

SOLUCIONES A LOS PROBLEMAS PROPUESTOS

CAPÍTULO 2

2.18. (a) 0,73 kg agua. (b) 6,56 K.

2.19. (a) 1,76. (b) 2,31 ml O₂·(g peso seco·hora)⁻¹.

2.20. 0,433 g C·m⁻²·día⁻¹ a 19,1°C.

2.21. 24,2°C.

2.22. (a) 2,25. (b) 5,0 chirridos·segundo⁻¹. (c) 20,5°C.

2.23. A partir de cada pareja de temperaturas (de 7 a 10°C, de 10 a 15°C, etc.) se puede calcular un coeficiente μ y, por consiguiente, un valor de Q_{10} . Si lo hacemos obtenemos que el valor de Q_{10} se mantiene aproximadamente constante alrededor de 2,5 hasta los 20°C y luego disminuye claramente.

2.24. El animal cilíndrico radiará 1,84 veces más energía que el animal esférico.

2.25. (a) $M = C' \cdot V^{3/4}$. (b) $M = C''' \cdot A^{9/8}$. (c) $M = C'' \cdot r^{9/4}$. (d) $M = C'''' \cdot (A/V)^{-9/4}$.

2.26. (a) M aumenta con una potencia de la masa cercana a 2/3 ($M = 536 \cdot m^{0,64}$; $R^2 = 0,98$). (b) M aumenta casi linealmente con la superficie ($M = 0,587 \cdot A^{0,97}$; $R^2 = 0,95$). (c) M disminuye con casi el cuadrado de A/m ($M = 2 \cdot 10^8 \cdot (A/m)^{-1,79}$; $R^2 = 0,99$). (d) Las tres variables son buenas predictoras de M , aunque el cociente A/m es la que tiene la mayor R^2 . (e) Los coeficientes son parecidos en ambos casos, aunque tanto para la relación con la masa como con el cociente A/m los valores observados son sensiblemente menores (en valor absoluto) que los predichos para una esfera.

2.27. En primer lugar, temperaturas corporales elevadas permiten mantener tasas metabólicas más altas y realizar más trabajo, lo cual representa una ventaja en muchos aspectos. En segundo lugar, el principal factor que los organismos pueden controlar para regular su temperatura es el metabolismo, el cual produce energía (calienta el cuerpo en lugar de enfriarlo), por lo que sería difícil mantener la temperatura corporal sistemáticamente por debajo de la ambiental. Finalmente, la ley de Stefan-Boltzmann implica que es relativamente fácil (por estar elevada a la cuarta potencia la temperatura del cuerpo) la regulación de la temperatura por el margen superior; en cambio, si el animal pretendiera estar más frío, enfriarlo sería mucho más difícil.

2.28. Si fijamos los valores de los parámetros y ejecutamos el *applet* 2.1 por un periodo de 10 h para animales de distinto tamaño (esferas de 0,5, 1, 2 y 3 m de radio, por ejemplo) y para distintas temperaturas ambientales (entre 10 y 45°C a intervalos de 5°C, por ejemplo), obtenemos las relaciones entre temperatura ambiental y temperatura corporal para cada tamaño. Los resultados indican claramente que la temperatura

corporal varía mucho menos en animales grandes. Esto se debe a que la relación superficie/masa disminuye con el tamaño, y a que las pérdidas de calor del animal dependen de la superficie externa, mientras que tanto la producción metabólica como la capacidad de almacenar calor son función de la masa.

2.29. (a) Para determinar la energía metabólica requerida para mantener la temperatura corporal constante podemos ejecutar el *applet* 2.1 imponiendo $C = 0$ (es decir, sin gasto metabólico). De este modo el balance energético instantáneo (1 segundo) cambiado de signo corresponderá a la energía metabólica que sería necesaria para mantener la temperatura corporal constante. Si lo hacemos obtenemos un valor de $5,47 \text{ W}$ si $S = 1000 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ y de $7,72 \text{ W}$ si $S = 100 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$. Por lo que respecta a las temperaturas corporales de equilibrio, si fijamos $C = 2,5 \text{ W}\cdot\text{kg}^{4/3}$ y ejecutamos el *applet* 2.1 hasta que la temperatura corporal deja de variar, obtenemos que cuando $S = 1000 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ la temperatura corporal de equilibrio es de $32,71^\circ\text{C}$, mientras que si $S = 100 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ ésta es de $26,11^\circ\text{C}$, casi 7°C más baja. (b) Las piedras tienen una capacidad calorífica baja y, por tanto, cuando hace sol se calientan más rápidamente que otros materiales (como el suelo o el material vegetal). Por tanto, un animal encima de una piedra perderá menos calor por conducción que uno encima de las otras superficies mencionadas.

2.30. (a) 23 minutos en el agua y 5 horas y 3 minutos en el aire. (b) Una persona esférica de $76,9 \text{ kg}$ de peso tiene un radio de $26,38 \text{ cm}$ y tardaría unas 14 horas en alcanzar los 24°C .

2.31. Los resultados indican claramente que existe una asociación entre mayores tamaños y mayor tolerancia térmica de las obreras. Dado que la temperatura varía durante el día, el hecho que las tolerancias térmicas sean variables permite que las obreras de distintos tamaños se alimenten preferentemente en distintos momentos del día (según la temperatura), lo cual aumenta el rango de condiciones y la cantidad total de tiempo durante el cual éstas pueden aportar alimento a la colonia, y revierte en una mayor cantidad de alimento capturado al cabo del día.

2.32. (a) Un aumento del área foliar provoca una disminución proporcional del potencial hídrico foliar, lo cual puede acarrear un cierto riesgo de embolización del sistema conductor. (b) Las distintas estrategias que puede adoptar la planta se encuentran en la misma ecuación: (1) reducir la conductividad estomática foliar (g) permanentemente o temporalmente, con el cierre estomático; (2) vivir en sitios con una atmósfera menos desecante (menor VPD); (3) no ser tan alta (Δh); (4) tener más xilema (A_x); (5) tener un xilema mejor conductor (k_x); (6) vivir en lugares más húmedos (mayor Ψ_s).

2.33. 11%.

2.34. (a) $57,3 \text{ kg}\cdot\text{día}^{-1}$. (b) $14,3 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$. (c) Teniendo en cuenta que se trata de una zona mediterránea (con una precipitación anual del orden de $600 \text{ l}\cdot\text{m}^{-2}$) y que en verano es precisamente cuando menos llueve, el flujo que hemos calculado es claramente insostenible. Durante el verano las encinas cierran los estomas, de manera que disminuyen la conductancia al vapor de agua de la copa y reducen notablemente las pérdidas de agua hacia la atmósfera.

2.35. (a) Puerto: $2,52\cdot10^{-4} \text{ kg}\cdot\text{s}^{-1}$, Abernethy: $9,72\cdot10^{-5} \text{ kg}\cdot\text{s}^{-1}$. (b) Puerto: $-0,126 \text{ MPa}\cdot\text{m}^{-1}$, Abernethy: $-0,049 \text{ MPa}\cdot\text{m}^{-1}$. (c) Puerto: $-2,89 \text{ MPa}$, Abernethy: $-1,73 \text{ MPa}$. (d) Pese a que las conductancias estomáticas máximas pueden ser similares en ambas zonas, las conductancias reales serán probablemente muy inferiores en los Puerto a causa del cierre estomático en respuesta a las condiciones de mayor estrés hídrico (para así ahorrar agua y evitar potenciales hídricos excesivamente negativos).

2.36. (a) Caso 1: las encinas transpiran más ($0,151 \text{ l}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$) que los labiérnagos ($0,079 \text{ l}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$) y operan a potenciales hídricos ligeramente más altos. Caso 2: la tasa de transpiración de las encinas disminuye drásticamente (hasta $0,067 \text{ l}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$; a causa de la gran disminución en la conductancia esto-

mática y en la conductividad del xilema, que compensan el aumento en el VPD), mientras que la del labiérnago aumenta ($0,096 \text{ l} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$; a causa del incremento en el VPD). La encina muestra también un cierre estomático al mediodía que no observamos en el labiérnago. Los potenciales hídricos foliares son parecidos para ambas especies. Caso 3: las encinas se secan mientras que el labiérnago sigue funcionando perfectamente y sólo reduce ligeramente la tasa de transpiración ($0,094 \text{ l} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$, con un potencial hídrico foliar mínimo de $-5,9 \text{ MPa}$). (b) Parece claro que las distintas características hidráulicas de ambas especies podrían explicar porqué en 1994, bajo unas condiciones similares a las del caso 3 estudiado en el apartado anterior, muchas encinas se secaron y murieron mientras que el labiérnago no se vio afectado. Prácticamente todos los modelos de cambio climático predicen un aumento de la aridez en la cuenca mediterránea, que estamos empezando a experimentar ya actualmente. Si sequías extremas como la de 1994 se hacen más frecuentes sería de esperar que las mortalidades de encinas resultaran en una progresiva sustitución de esta especie por plantas más resistentes a la aridez, como el labiérnago.

2.37. Consumo = $0,70 \cdot m^{0,71}$ ($R^2 = 0,99$). El consumo de O₂ específico (V_e) se obtiene dividiendo el consumo de O₂ por la masa del animal: $V_e = 0,70 \cdot m^{-0,29}$ ($R^2 = 0,95$). Es decir, los animales pequeños consumen, en proporción, mucho más oxígeno que los animales de mayor tamaño.

2.38. Para ver si la relación alométrica entre dos variables ha variado con el tiempo la mejor manera es representar la relación entre los logaritmos de ambas variables y determinar, primero, si existe una relación lineal entre ambas y, segundo, si ésta ha cambiado. En nuestro caso, aunque el tamaño de muestra es muy limitado, la relación sugiere que para los primeros tres puntos (hasta hace 400-550 miles de años) existe una relación alométrica positiva entre la masa corporal y la masa del cerebro (con un exponente de 1,52). Esta relación se pierde, y entre aproximadamente 250.000 y 90.000 años a. de C. el tamaño del cerebro aumenta sin que se produzca un incremento en la masa del cuerpo. Finalmente, para los tres puntos más recientes (desde hace unos 30.000 años) vuelve a existir una relación alométrica con una pendiente inferior a la original (0,86) pero con una ordenada de origen sustancialmente mayor que implica que para un mismo tamaño corporal la masa encefálica es mucho mayor ahora que en los primeros *Homo*.

2.39. Si representamos la relación entre el año y la temperatura media vemos que ésta aumentó claramente durante la segunda mitad del siglo XX ($R^2 = 0,76$), especialmente a partir de la década de 1970. Paralelamente, la floración del manzano se adelantó notablemente ($R^2 = 0,62$; ¡casi un mes en promedio!), mientras que la llegada de los primeros ruiseñores se retrasó un par de semanas en promedio ($R^2 = 0,63$). Muchos procesos biológicos requieren que el organismo acumule una determinada cantidad de calor y, por tanto, dependen de la temperatura. En nuestro caso, si representamos la relación entre la temperatura y el día de inicio de la floración observamos que la relación es todavía mejor que con el año ($R^2 = 0,68$ vs. $R^2 = 0,62$), lo cual sugiere que el adelanto de la floración está causado por el incremento en la temperatura ambiental. En el caso del ruiseñor la situación es menos clara y, probablemente, el retraso en la llegada a la zona de cría tiene más que ver con lo que ocurre en los cuarteles de invernada en África, donde se sabe que la disponibilidad de alimento para estas aves ha disminuido durante la segunda mitad del siglo XX debido a la deforestación y al incremento de la aridez. Cambios como los descritos en este problema tienen una enorme importancia por su rapidez y por el hecho que todo apunta a que los factores causantes (temperatura ambiental, cambios en los usos del suelo) van a seguir variando a un ritmo acelerado durante las próximas décadas.

2.40. Si representamos la evolución temporal del número de individuos de la población vemos que no existe una relación clara con el tiempo, sino que el tamaño poblacional parece fluctuar de manera más o menos aleatoria alrededor de los 200 individuos. Es razonable pensar que parte de la variabilidad responde a variaciones en las condiciones ambientales, ya que, tal como hemos visto, éstas afectan tanto a la supervivencia como a la fertilidad de los individuos. Existe una clara relación positiva entre la temperatura acumulada y el tamaño poblacional, lo cual sugiere que en la población estudiada un incremento en la energía acumulada estacionalmente hace disminuir la mortalidad, aumentar la fertilidad, o ambos.

CAPÍTULO 3

3.15. Es lógico pensar que las especies más generalistas (con un nicho más amplio) podrán ocupar más localidades distintas y, por tanto, presentarán una mayor área de distribución. Por el mismo motivo, una especie generalista podría ser capaz de explotar una mayor variedad de recursos/condiciones también a escala local, lo cual podría resultar en un “empaqueamiento” más denso de los individuos y, por tanto, en mayores abundancias locales.

3.16. (a) y (b) Recordar que la superficie total muestreada es de 160 m² en todos los casos.

Tamaño parcela (m ²)	Núm. parcelas	Peso seco (g·m ⁻²)	s_E (estandari- zado a 1 m ²)	% del área total a más de 0,25 m del borde de la parcela
1	160	18,2	0,57	75,0
2	80	15,8	0,72	58,21
4	40	16,0	0,86	43,75
8	20	15,9	1,07	32,23
16	10	15,9	1,23	23,44

Las parcelas más pequeñas presentan un efecto borde muy acusado, lo cual explica probablemente los valores anómalos de biomasa estimados con estas parcelas en el apartado anterior. Las parcelas de 2 m² serían las más adecuadas, ya que tienen el menor error estándar sin presentar evidencia de efecto borde.

3.17. El número total de individuos detectados es el mismo para ambas especies (= 216). Sin embargo, si representamos el número de individuos detectado en función de la distancia (sub-bandas) observamos que el patrón es muy distinto según la especie. Mientras que para la especie A éste empieza a decaer ligeramente a partir de los 40 m de distancia, en el caso de la especie B los individuos detectados decaen muy rápidamente ya en la segunda banda (20-39,9 m). Si no existe ningún motivo para suponer que la abundancia real de estas especies disminuye con la distancia al trayecto recorrido, la disminución en el número de individuos contados debe corresponder a una disminución en la detectabilidad. Por tanto, la manera más lógica de estimar la densidad de población de ambas especies sería considerar sólo las dos primeras bandas (especie A) o únicamente la primera (especie B). Obtenemos: especie A = 7,2 ind·ha⁻¹ y especie B = 19,3 ind·ha⁻¹.

3.18. Podemos aplicar la fórmula del muestreo estratificado si consideramos que la superficie total de cada estrato es análoga al número de unidades de muestreo. Densidades de población: *Cebus apella* = 5,29 ind·km⁻²; *Alouatta guariba* = 0,79 ind·km⁻² y *Brachyteles arachnoides* = 2,30 ind·km⁻². Tamaño de población: *Cebus apella* = 5292 ind.; *Alouatta guariba* = 785 ind. y *Brachyteles arachnoides* = 2300 ind.

3.19. Todas las distribuciones son aleatorias, excepto la de adultos de *Adalia decempunctata* y la de larvas de Coccinelidae que son agregadas.

3.20. (a) 1760 ind. (b) 1994 ind. (c) En el caso de la estima directa a partir del censo suponemos que el contejo ha sido exhaustivo y que la densidad de población es igual en la zona de la reserva que ha sido muestreada y en el 30% restante. En el caso de la estima según los datos de “captura-recaptura”, hemos de suponer que el tamaño de la población es constante entre ambos muestreos, que todos los individuos tenían la misma probabilidad de ser capturados en el primer muestreo, que marcar los individuos no afecta a su probabilidad de ser

observados, y que las marcas no se pierden y son siempre reconocidas. (d) El de la estimación directa a partir del censo, ya que es mucho menos costoso y, probablemente, también más exacto en este caso.

3.21. (a) Podemos utilizar los dos primeros muestreos como si fuera un estudio clásico de captura-recaptura, con lo que obtenemos 250 ind. o, lo que es lo mismo, 166,6 ind. \cdot ha $^{-1}$. (b) Entre el primer y segundo muestreo: 26%; entre el segundo y el tercero: 72% y entre el tercero y el cuarto: 23%.

3.22. El tamaño de población estimado es de 1275, 2938, 2457, 1223 y 855 individuos en 1988, 1989, 1990, 1991 y 1992, respectivamente. El tamaño fluctúa considerablemente pero parece haber disminuido de forma consistente desde 1989.

3.23. La manera más sencilla de responder a la pregunta del enunciado consiste en realizar conjuntos de simulaciones con la opción ‘Auto’ del *applet* 3.1 variando independientemente los valores de M y C . Tanto la precisión como la exactitud de la estima aumentan de forma similar (aunque no igual) con los valores de M y C . Aproximadamente, el mínimo de individuos que hemos de muestrear para que nuestra estima no sea sesgada es 100 ($M = C = 50$) y algo mayor, 200 individuos ($M = C = 100$), si queremos que el intervalo de confianza del 90% esté entre un 50% más y un 50% menos del valor real.

3.24. Los resultados muestran un claro ejemplo de facilitación, interacción positiva entre dos especies en la cual la presencia de una de ellas (en este caso *Z. lotus*) mejora la *fitness* de la otra (*A. albus*). Aunque el tamaño de las plantas no varía significativamente, *A. albus* tiende a producir más flores y semillas, y éstas tienen mayor probabilidad de sobrevivir, cuando crece bajo matas de *Z. lotus*. Con la información que se proporciona en el enunciado la explicación de este fenómeno debe ser especulativa, pero en todo caso parece claro que las matas de *Z. lotus* mejoran el micro-ambiente percibido por las plantas de *A. albus*. Teniendo en cuenta que se trata de un clima árido algunas explicaciones razonables serían: (1) las matas de *Z. lotus* protegen a los individuos de *A. albus* de la radiación solar directa, de manera que estos últimos experimentan un menor estrés hídrico; o (2) la presencia de *Z. lotus* mejora las cualidades del suelo, ya sea desde el punto de vista de la estructura (por un mayor contenido en materia orgánica), la disponibilidad de nutrientes (por un mayor aporte desde las raíces o la hojarasca), o la disponibilidad de agua (al disminuir la evaporación del suelo).

3.25. El cociente entre la distancia media observada y la distancia media esperada es cercano a 1 al principio, para luego ir aumentando paulatinamente, lo que indicaría una tendencia a convertirse en una distribución de tipo regular. Si calculamos el estadístico z obtenemos que la distribución es aleatoria ($|z| < 1,96$) hasta el tercer día para convertirse en regular ($|z| > 1,96$ y $\bar{r}_O > \bar{r}_E$) a partir del cuarto.

3.26. (a) 2383 individuos. (b) No, no sería razonable. Para comprobarlo creamos una población de 4000 individuos con el *applet* 3.1 y simulamos un marcaje de $M = 948$ ind. y una recaptura de $C = 421$ ind. Si repetimos la simulación $k = 1000$ veces obtenemos un intervalo del 90% de confianza para el valor de N comprendido, aproximadamente, entre 3480 y 4600 ind. Este intervalo deja claramente fuera el valor del tamaño de la población que hemos estimado en el apartado (a). Por lo tanto, o el experimento se realizó mal (o no se cumplieron alguno de los requisitos implícitos en el método) o quien afirma que la población es de 4000 individuos se equivoca.

CAPÍTULO 4

4.10. $6,89 \cdot 10^9$ personas.

4.11. $N_{2000} = 629$ millones de habitantes, un orden de magnitud por debajo del valor real. La población mundial creció de manera aproximadamente exponencial hasta el 1500 con una $r = 0,000785$ año $^{-1}$. Sin embargo, entre el 1500 y el 2000 el crecimiento se aceleró enormemente.

4.12. El valor de r es parecido en ambos casos ($r = 0,013 \text{ año}^{-1}$ y $r = 0,014 \text{ año}^{-1}$, para los períodos 1900-1990 y 1991-2000, respectivamente), por lo que no hay demasiado lugar para la esperanza en una desaceleración. Sin embargo, si se observa la relación entre población y año (sin logaritmos) se ve que durante la década de los 90 (y a diferencia de lo que ocurría anteriormente) un modelo lineal se ajusta mejor a los datos que el modelo exponencial. Si se aplica el modelo lineal la estimación para el 2050 es de unos $10 \cdot 10^9$ habitantes, substancialmente por debajo de los $12 \cdot 10^9$, aproximadamente, que se obtienen si se aplica el modelo exponencial.

4.13. 2,59.

4.14. Se trata efectivamente de un modelo exponencial; λ se puede estimar fácilmente a partir del cociente entre dos elementos sucesivos de la serie, valor que se aproxima asintóticamente a 1,618..., el llamado número áureo.

4.15. En 4 años (no en 3,5, puesto que cría sólo una vez al año).

4.16. 3125 polillas.

4.17. $r = 0,184 \text{ día}^{-1}$; $R^2 = 0,93$, significativo ($P = 0,0018$).

4.18. (a) $N_{200} = 23,0$ millones de habitantes (si partimos de la población en el 2001). (b) $r_{1900-1981} = 0,0088 \text{ año}^{-1}$, $N_{2001} = 45$ millones de habitantes.

4.19. En promedio el crecimiento es aproximadamente exponencial con $r = 0,285 \text{ año}^{-1}$, aunque durante los últimos años la población tiende claramente a la estabilidad.

4.20. La probabilidad de extinción aumenta con la desviación típica de λ , desde valores muy próximos a 0 para desviaciones típicas de 0,02 o 0,04 a valores del orden del 50% cuando la desviación típica es 0,64. La probabilidad de encontrar un año (o periodo) nefasto aumenta a medida que la desviación típica se hace mayor.

4.21. En ambos casos la probabilidad de extinción aumenta con el valor absoluto de b y d , desde valores cercanos a 0 para $b = 0,02 \text{ año}^{-1}$ hasta valores superiores al 80% para $b = 0,8 \text{ año}^{-1}$. La discrepancia entre los resultados de las simulaciones y el valor teórico se debe a que hemos fijado el tiempo de simulación a 50 años. La probabilidad de extinción aumenta, obviamente, con el horizonte temporal considerado.

4.22. El promedio de λ es 1,018, y su desviación estándar de 0,197. Si se usa el *applet* 4.1 para simular la dinámica de esta población con estocasticidad ambiental se obtiene que aproximadamente alrededor del 10% de las veces la población se extingue en menos de 100 años.

4.23. (a) La probabilidad de extinción es de aproximadamente el 15% utilizando el *applet* 4.2 con $t = 100$ años y del 23,1% usando la ecuación 4.6. (b) No, ya que no hemos considerado otros factores que pueden ser importantes, como, por ejemplo, el efecto de la estocasticidad ambiental.

4.24. $P(\text{extinción})$ aumentaría de 1,7% a 35,8%. Suposiciones: densidad de población constante dentro del área de distribución, parámetros demográficos idénticos a los de *Alchemilla alpigena*, más todas las del modelo exponencial (véase apartado 4.5).

CAPÍTULO 5

5.14. (a) Cuando la población es de 10 individuos disminuye su tamaño a corto plazo y a largo plazo se extingue (efecto Allee). Cuando es de 300 individuos la población también disminuye de tamaño a corto plazo, pero a la larga se estabiliza en 221 individuos. (b) $N = 117$ ind.; máximo crecimiento per cápita, $1,64 \text{ año}^{-1}$. (c) $N = 150$ ind.; máximo crecimiento de la población, $221,3 \text{ ind} \cdot \text{año}^{-1}$.

5.15. El mismo. $(dN_A/dt)_{\text{máx}} = r_A \cdot K_A/4 = (2 \cdot r_B \cdot K_B/2)/4 = r_B \cdot K_B/4 = (dN_B/dt)_{\text{máx}}$.

5.16. Puesto que la población ha mantenido un tamaño estable durante tanto tiempo, supondremos que $K = 5000$ ind. Por otra parte, al fundar una población con pocos individuos podemos suponer que habrá crecido exponencialmente, por lo que podemos calcular r a partir del tiempo de duplicación. Por lo tanto, $\text{PMS} = 289 \text{ ind} \cdot \text{año}^{-1}$.

5.17. Un modelo logístico con $r = 0,547 \text{ año}^{-1}$, $K = 12.000$ ind. y $N_0 = 36$ ind. se ajusta mucho mejor a los datos ($N_{\log} = 1,022 \cdot N_{\text{obs}} - 747,1$; $R^2 = 0,973$) que el modelo exponencial con $r = 0,285 \text{ año}^{-1}$ y $N_0 = 36$ ind. ($N_{\exp} = 0,218 \cdot N_{\text{obs}} - 243,8$; $R^2 = 0,834$).

5.18. Aunque globalmente la población mundial ha crecido de manera aproximadamente exponencial, si observamos la gráfica en detalle veremos que la población ha pasado al menos por dos etapas de estabilidad demográfica (años 200-500 dC; y años 1200-1400 dC) seguidas por periodos de crecimiento aproximadamente exponencial (cada vez con distinta r). La ocupación de nuevas tierras y, sobretodo, los avances técnicos han hecho aumentar dramáticamente la capacidad de carga de la Tierra. Dado que la Tierra es un sistema esencialmente cerrado en relación a la materia, los recursos disponibles son finitos y, por tanto, la cantidad de habitantes que pueden ser sustentados es también finita.

5.19. La tasa de natalidad decrece linealmente con el tamaño de la población ($b = -0,018 \cdot N + 4,68$; $R^2 = 0,53$, $P < 0,05$), mientras que en el caso de la mortalidad la relación no es significativa ($d = 0,001 \cdot N + 0,652$; $R^2 = 0,10$, $P > 0,05$). Dado que por lo menos una de las dos tasas depende de la densidad podemos aplicar el modelo logístico. La mayor parte de la dispersión que observamos en ambas relaciones se debe, probablemente, a factores climatológicos. De hecho el impacto de éstos es tal (por su efecto, por ejemplo, sobre la disponibilidad de alimento) que cuando representamos el tamaño de la población respecto al tiempo no observamos evidencias de que la población siga una dinámica logística.

5.20. (a) $m = 54,11 \cdot \rho^{-1}$; $R^2 = 0,46$. (b) Si $m = a \cdot \rho^{-1} \Rightarrow m \cdot \rho = \text{biomasa total} = a = \text{constante}$; los datos de la tabla muestran claramente que la biomasa total es independiente de la densidad, es decir que la biomasa no depende de si hay pocos o muchos árboles. Estos datos no se ajustan a la ley de Ioda que establece que la pendiente de la relación entre m y ρ vale $-3/2$ (y no -1 como en nuestro caso). Cuando se cumple la ley de Ioda la biomasa total aumenta a medida que disminuye la densidad de árboles, tal como ocurre naturalmente durante el desarrollo de la mayor parte de poblaciones vegetales.

5.21. (a) Si suponemos que $K = 125$ g y que $r = 0,073 \text{ g} \cdot \text{día}^{-1}$ (la tasa a la que crecen los individuos hasta el día 225, cuando el crecimiento se puede aproximar usando el modelo exponencial), obtenemos un ajuste muy bueno entre los valores observados y los estimados (pendiente = $0,941$, $R^2 = 0,983$). (b) En ambos casos (particularmente si se trata de organismos modulares) se llega a una situación en que los recursos son limitantes.

5.22. (a) La producción máxima se obtendrá cuando haya 1250 peces en cada tanque. (b) La producción máxima de cada uno de los tanques será de 62,5 peces al mes.

5.23. (a) 9464 peces. (b) Aproximadamente, 1 hora y 21 minutos.

5.24. (a) 13.333 ind. (b) $e \leq 0,05 \text{ año}^{-1}$.

5.25. (a) 10.000 individuos, (b) 25 ind. \cdot semana $^{-1}$.

5.26. En cualquiera de los dos casos se llega a una población de equilibrio de $1,33 \cdot 10^6 \text{ kg}$, correspondiente a una extracción de $1,33 \cdot 10^5 \text{ kg} \cdot \text{año}^{-1}$.

5.27. (a) Armadores: $800 \text{ t} \cdot \text{año}^{-1}$; inspectores: $450 \text{ t} \cdot \text{año}^{-1}$. (b) 5 barcos. (c) La población se extinguiría.

5.28. 2166 perdices \cdot temporada $^{-1}$; $N = 37.496$ perdices.

5.29. (a) 800 ind. (b) 50 días de caza al año.

5.30. (a) Aparentemente sí, ya que la relación entre capturas y esfuerzo es aproximadamente parabólica: capturas = $-987.757 \cdot e^2 + 1 \cdot 10^7 \cdot e + 3 \cdot 10^7$ ($R^2 = 0,957$); el hecho de que la intersección para un esfuerzo nulo sea en $3 \cdot 10^7$ y no en 0 podría indicar que se trata de un modelo mixto, con una parte de pesca basada en cuotas fijas y otra dependiente del esfuerzo de pesca. (b) El modelo sugiere que se ha superado el esfuerzo óptimo. (c) Además de las suposiciones del modelo logístico y de las expuestas en el enunciado, al aplicar la ecuación 5.9 suponemos que los datos corresponden a una situación de equilibrio.

5.31. Sí, ya que las capturas por unidad de esfuerzo disminuyen drásticamente a partir de 1992. [Nota: no podemos aplicar la ecuación 5.9 porque la relación entre capturas y esfuerzo aplicado no es parabólica.]

5.32.

$$t \approx \frac{-\ln\left(\frac{0,01}{n-1}\right)}{r}$$

5.33. $b = 15 \text{ ciervos} \cdot \text{año}^{-1}$ y $e = 0,03 \text{ año}^{-1}$.

5.34. (a) El 62,5% presentan un punto de equilibrio estable, el 29,2% ciclos estables y el 8,3% caos. (b) El tamaño poblacional varía entre 0 y aproximadamente 2700 ind. (con $r = 4,3$).

5.35. El tiempo de duplicación ya no es constante como en el modelo exponencial sino que decrece al aumentar N_0 . El tiempo de duplicación deja de tener sentido para valores de N_0 iguales o superiores a $K/2$:

$$\tau = \frac{1}{r} \cdot \ln\left(\frac{2 \cdot K - 2 \cdot N_0}{K - 2 \cdot N_0}\right)$$

CAPÍTULO 6

6.13. $R_0 = 0,91$; $G = 26,6$ años; $r_{\text{apx}} = -0,0037 \text{ año}^{-1}$; si en lugar de utilizar como edad representativa de cada clase de edad la edad media hubiésemos utilizado la edad a la que se inicia la clase los resultados hubieran resultado algo distintos para G (24,1 años) y para r ($-0,0041 \text{ año}^{-1}$), pero no para R_0 . ¿Por qué? ¿Por qué la diferencia entre las dos estimaciones de G es exactamente de 2,5 años? A largo plazo esperaríamos una disminución del tamaño de la población, lo cual no se ha producido en absoluto, aún

descontando el efecto de la emigración. La razón estriba en que la estructura de edades de la población no era estable.

6.14. En el ambiente de clima benigno las poblaciones de individuos de reproducción tardía crecen más rápido que las de reproducción temprana ($r_{\text{temprana}} = 0,69 \text{ año}^{-1}$; $r_{\text{tardía}} = 0,80 \text{ año}^{-1}$), mientras que en el ambiente con clima desfavorable los individuos de reproducción temprana tienen ventaja ($r_{\text{temprana}} = 0,47 \text{ año}^{-1}$; $r_{\text{tardía}} = 0,00 \text{ año}^{-1}$).

6.15. $R_0 = 6,55$; $G = 6,49$ años; $r_{\text{apx}} = 0,29 \text{ año}^{-1}$; $r_{\text{Euler}} = 0,38 \text{ año}^{-1}$.

6.16. (a) La distribución de edades no es estable. (b) 41% de los individuos en la primera clase de edad, 32% en la segunda y 27% en la tercera.

6.17. (a) $R_0 = 1,1$; $G = 1,636$ años; $r_{\text{apx}} = 0,058 \text{ año}^{-1}$; la población crecerá exponencialmente hasta que los recursos sean limitantes. (b) 84, 68 y 70 individuos en la primera, segunda y tercera clase de edad, respectivamente.

6.18. (a) $R_0 = 1,54$; $G = 3,455$ años; $r_{\text{apx}} = 0,125 \text{ año}^{-1}$. (b) 75, 70, 20 y 12 individuos en la primera, segunda, tercera y cuarta clase de edad, respectivamente.

6.19. La población estará formada por 200 ind. de cada clase de edad.

6.20.

$$\mathbf{L} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0,73 \\ 0,42 & 0 & 0 \\ 0 & 0,70 & 0,72 \end{bmatrix}$$

(b) $\mathbf{n}_{2006} = (567, 249, 742)$. (c) $r_{\text{apx}} = -0,046 \text{ año}^{-1}$. (d) $\mathbf{n}_{2006} = (445, 201, 568)$.

6.21. (a) El tamaño de la población (y su estructura) fluctúa periódicamente sin llegar nunca a estabilizarse. (b) Las fluctuaciones se deben a que hay un único elemento distinto de cero en la primera fila de la matriz (o, lo que es lo mismo, una única clase de edad fértil). (c) Por definición, todas las especies semelparas (animales) o monocárpicas (plantas) pertenecen a este tipo.

6.22. (a) $R_0 = 1,92$; $G = 1,604$ años; $r_{\text{apx}} = 0,407 \text{ año}^{-1}$; $r_{\text{Euler}} = 0,422 \text{ año}^{-1}$. (b) De la segunda clase de edad, puesto que tiene el valor reproductivo más alto (3,8).

6.23.

$$\mathbf{L} = \begin{bmatrix} 0 & 0,01 & 0,09 & 0 \\ 0,92 & 0,86 & 0 & 0 \\ 0 & 0,08 & 0,80 & 0,83 \\ 0 & 0,02 & 0,19 & 0 \end{bmatrix}$$

$r = 0,01 \text{ año}^{-1} > 0$, pero hay que considerar los efectos de la estocasticidad ambiental y demográfica.

6.24. En ambos casos lo mejor es utilizar cabras de la tercera clase de edad (de 4 a 6 años) porque son las que tienen un mayor valor reproductivo.

6.25. (a) La estructura estable en estadios corresponde a la siguiente distribución: (0,2808, 0,0154, 0,1318, 0,1462, 0,2873, 0,1383). (b) 2402 ind. (c) 158 ind.

6.26.

$$B_t = \int_0^k B_{t-x} \cdot l_x \cdot b_x \cdot dx = C \cdot e^{r \cdot t}; \quad C \cdot e^{r \cdot t} = \int_0^k C \cdot e^{r \cdot (t-x)} \cdot l_x \cdot b_x \cdot dx = C \cdot e^{r \cdot t} \cdot \int_0^k e^{-r \cdot x} \cdot l_x \cdot b_x \cdot dx$$

Si se simplifica $C \cdot e^{r \cdot t}$ a ambos lados de la ecuación y sustituimos la edad infinitesimal (integral) por la edad discreta (sumatorio) obtenemos la ecuación de Euler (6.28).

6.27. (a) $R_0 = 0,65$; $G = 26,0$ años; $r_{\text{apx}} = -0,0165$ año $^{-1}$ (hemos considerado como edad representativa de cada clase la de inicio de la misma). (b1) 984 niñas. (b2) 989 mujeres. (b3) 2,13%. (b4) 0,741. (c) 82,4 años. (d) En la década entre los 80 y los 90 años de edad (en la que mueren el 40,56% de todas las mujeres).

6.28. (a) 5,61 millones de habitantes. (b)

x_i (años)	N_i (mill.)	c_i (%)	x_i (años)	N_i (mill.)	c_i (%)
0	0,41	7,3	50	0,57	10,1
10	0,40	7,1	60	0,60	10,7
20	0,41	7,2	70	0,93	16,6
30	0,57	10,1	80+	1,07	19,0
40	0,66	11,8			

(c) No, puesto que todavía sigue variando a cada iteración del modelo.

[Nota: los cálculos con el *applet* 6.1 se han realizado con una matriz de Leslie correspondiente a las 11 clases de edad del problema 6.27. Sin embargo, puesto que desconocemos la población de las clases de edad de 90 y 100 años, hemos puesto cero en el vector inicial de estas clases de edad. En el momento de presentar los resultados del apartado (b) se han vuelto a sumar los tamaños de las clases de edad de 80, 90 y 100 años.]

6.29. (a) Tipo I. (b) La esperanza de vida al nacer es de 3,53 años para los machos y de 3,21 años para las hembras.

6.30. $N_{2000,1h} = 1062$ millones de habitantes; $N_{2050,1h} = 607$ millones de habitantes; $N_{2000,2h} = 1257$ millones de habitantes; $N_{2050,2h} = 1382$ millones de habitantes.

CAPÍTULO 7

7.14. (a) $P = 0,958$. (b) 44 poblaciones locales.

7.15. Cinco estanques.

7.16. (a) 0,026. (b) En primer lugar ajustamos la relación entre área y probabilidad de extinción usando una función logarítmica; en el caso de reducir a la mitad el tamaño de las tres poblaciones mayores la

probabilidad de persistencia regional es ligeramente mayor ($1 - 0,052 = 0,948$) que en el caso de eliminar las tres poblaciones de menor tamaño ($1 - 0,068 = 0,932$). (c) En los apartados anteriores hemos supuesto que las probabilidades de extinción local de las distintas poblaciones son independientes. Sin embargo, es probable que en realidad estas probabilidades estén relacionadas, ya que los factores adversos (como un año climatológicamente duro, la escasez de alimento, o una epidemia) pueden afectar a más de una población al mismo tiempo.

7.17. (a) $df/dt = (c - p_e) \cdot f \cdot [1 - f/(1 - p_e/c)]$. (b) Sí, $c - p_e$ corresponde a la “tasa intrínseca de crecimiento” de la metapoblación, a la cual se tiende cuando f es próxima a 0, mientras que $1 - p_e/c$ es equivalente a la “capacidad de carga”, el equilibrio estable al cual tiende la metapoblación.

7.18. (a) $f = 0,6$. (b) 4 manchas.

7.19. Supondremos que la proporción de manchas ocupadas que se da en el enunciado es la de equilibrio. (a) $f = 0, p_c = 0,0; f = 0,05, p_c = 0,005; f = 0,1, p_c = 0,01; f = 0,5, p_c = 0,05; f = 0,9, p_c = 0,09$. (b) Reducir p_e de 0,09 a 0,08; aumentar c de 0,1 a 0,1125.

7.20. (a) Modelo de Levins, con $c = 0,2$ y $p_e = 0,05$. (b) $f^* = 0,75$.

7.21. (a) $f^* = 0,333$. (b) $f^* = 0,25$. (c) $f^* = 0$.

7.22. (a) El de islas-continente, puesto que la relación lineal entre p_c y f no es significativa. (b) $N = 33$ [tomando la p_e del modelo como el promedio de las distintas p_e anuales].

7.23. (a) $P^* = 0,57$. (b) $P^* = 0,09$.

7.24. En primer lugar los resultados ilustran empíricamente los efectos negativos de la fragmentación. En segundo lugar, demuestran la existencia de efecto rescate, ya que tal como éste predice la probabilidad de extinción aumenta al disminuir la conectividad entre los fragmentos (o el número de fragmentos ocupados) y, además, este efecto está mediado por una disminución en las densidades de población en los fragmentos ocupados.

7.25. El valor medio de f oscila alrededor del valor de equilibrio, aunque tiende a acercarse a él al aumentar n ; la desviación típica disminuye dramáticamente con n . [Nota: por efecto del azar, estos resultados pueden variar en distintas repeticiones del ejercicio.]

7.26. El resultado principal de este ejercicio es que cuando n es pequeño la metapoblación se puede extinguir a pesar de que el valor esperado de f en el equilibrio (f^*) sea mayor que cero (0,33 en este caso). Esto es resultado de la estocasticidad. Por azar se producen una serie de años “malos” que acaban con la metapoblación. Este resultado es parecido al que obteníamos para poblaciones individuales que creían según un modelo exponencial con estocasticidad demográfica (capítulo 4). [Nota: dado que el modelo tiene un componente estocástico, los resultados numéricos exactos pueden variar entre simulaciones.]

7.27. (a) $P_{\text{ext}}(10 \text{ años}) = 0,0; P_{\text{ext}}(100 \text{ años}) = 0,0; P_{\text{ext}}(1000 \text{ años}) = 0,2$. (b) $P_{\text{sup}}(100 \text{ años}) > 0,9, P_{\text{sup}}(1000 \text{ años}) < 0,5$. (c) Como en (b). [Nota: dado que el modelo tiene un componente estocástico, los resultados numéricos exactos pueden variar entre simulaciones.]

7.28. $P_{\text{sup}}(500 \text{ años}) = 0,6; P_{\text{sup}}(1000 \text{ años}) = 0,15; P_{\text{sup}}(5000 \text{ años}) = 0,0$. [Nota: dado que el modelo tiene un componente estocástico, los resultados numéricos exactos pueden variar entre simulaciones.]

7.29. 268 ± 176 días (media \pm desviación estándar). [Nota: dado que el modelo tiene un componente estocástico, los resultados numéricos exactos pueden variar entre simulaciones.]

7.30. (a) $f^* = 1 - D - (p_e/c)$. (b) $D_c = 1 - (p_e/c)$; si $D > D_c$, la metapoblación se extingue irremisiblemente.

CAPÍTULO 8

8.14. (a)

$$\begin{aligned}\frac{dN_A}{dt} &= r_A \cdot K_A \cdot \frac{K_A - N_A - \alpha \cdot N_B}{K_A} \\ \frac{dN_B}{dt} &= r_B \cdot K_B \cdot \frac{K_B - N_B}{K_B}\end{aligned}$$

(b) $N_A^* = K_A - \alpha \cdot N_B$; $N_B^* = K_B$. (b) A corto plazo la población de ambas especies aumentará. A largo plazo esto conducirá a la exclusión competitiva de la especie A y a un valor de N_B igual a su capacidad de carga (= 250 ind.)

8.15. (a) $K_A > 100$. (b) $200 \leq K_A$

8.16. $K_B \geq 200$ ind.

8.17. (a) $\alpha = 1,31$ y $\beta = 0,66$. (b) Efectivamente, ya que se cumple la desigualdad $1/\beta > K_A/K_B > \alpha$

8.18. (a) Competencia interespecífica. (b) Exclusión competitiva. (c) Sí, probablemente como efecto indirecto de la variabilidad en las condiciones ambientales. (d) La abundancia total es más estable que la de cualquiera de las dos especies por separado, pero presenta fluctuaciones importantes, probablemente debidas a la variabilidad climática, a decalajes en las interacciones entre ambas especies, o a los efectos del resto de especies de la comunidad.

8.19. (a) Ninguna de las dos especies de alga es imprescindible; sin embargo, los requerimientos alimenticios mínimos de las dos especies de rotíferos se invierten dependiendo de la especie de alga que consideremos. (b) Cuando *Tetraselmis* es el recurso más abundante, *Brachionus ibericus* saldrá beneficiado, ya que podrá disminuir su concentración hasta valores que son insuficientes para permitir el crecimiento de *Brachionus ibericus*. La situación se invertirá a medida que *Nannochloris* se haga más abundante, lo cual concuerda con los resultados experimentales. (c) El modelo de Lotka y Volterra no considera explícitamente la existencia de más de un recurso. Si bien sería posible explicar los resultados experimentales con este modelo variando los valores de α y β en la dirección correspondiente, el modelo de Lotka y Volterra no nos permite predecir el resultado de la competencia en estos casos.

8.20. (a) $N_A = 63$ ind. y $N_B = 188$ ind. (b) $N_A = 494$ ind. y $N_B = 0$ ind.

8.21. (a) Si el alimento es el factor limitante para el crecimiento de ambas especies, las capacidades de carga de las dos especies creciendo por separado nos darán una idea del consumo de recursos per cápita de una especie en relación al de la otra. Si tal como sugiere el enunciado, la competencia se produce porque ambas especies consumen el mismo alimento, un mayor consumo de alimento per cápita implicaría un mayor efecto sobre la otra especie y, por tanto, el cociente entre la K de una especie y la de su competidora nos daría idea del efecto de la competidora sobre aquella. En nuestro caso, el hecho de que K_A sea menor que K_B indica que el consumo de recursos per cápita es mayor en *Paramecium*

caudatum y que, consecuentemente, $\alpha < 1$ y $\beta > 1$. Concretamente, $\alpha = 0,61$ y $\beta = 1,64$. (b) Las isoclinas de ambas especies son idénticas y, por tanto, ambas especies coexisten con un tamaño poblacional que depende de las condiciones iniciales. (c) No, no concuerda en absoluto ya que las simulaciones del apartado anterior muestran que lo que cabría esperar según el modelo de Lotka y Volterra sería la coexistencia de ambas especies. Evidentemente la discrepancia se puede deber a múltiples factores. Por ejemplo, puede ser que la interacción entre ambas especies sea más compleja y no se reduzca a la competencia por un recurso alimenticio común. Pero aún suponiendo que esto no sea así cabe hacer dos consideraciones importantes: (1) Es razonable pensar que las tasas de crecimiento (r) tengan alguna influencia en el resultado de la competencia, de manera que la especie capaz de crecer más rápido (en nuestro caso *Paramecium aurelia*) salga beneficiada; esto no se considera en el modelo simple de Lotka y Volterra. (2) En cierto sentido tener un consumo per cápita inferior confiere ventajas, ya que permite a los individuos de esta especie sobrevivir con concentraciones menores de este recurso. Este sería nuevamente el caso de *Paramecium aurelia* en el estudio que estamos considerando. Este aspecto de la competencia no se considera en el modelo de Lotka y Volterra pero es central en otros modelos, como el de Tilman.

8.22. El punto E.

8.23. (a) Ambas disminuirán. (b) N_V disminuye, N_P aumenta.

8.24. (a) Ciclos de amplitud prácticamente constante alrededor de 9,4 años; amplitudes variables entre 27.000 ind. (1853-1857) y 73.000 ind. (1881-1886), probablemente en respuesta a las condiciones ambientales. (b) Ejemplo clásico del modelo depredador-presa de Lotka y Volterra, aunque la interpretación real parece ser más compleja (véase Lloyd & May 1999).

8.25. Las fluctuaciones conjuntas de ambas poblaciones siguen una trayectoria aproximadamente elíptica en sentido antihorario, tal como predice el modelo de Lotka y Volterra. Los datos de los últimos años sugieren que la amplitud de las oscilaciones disminuye a cada ciclo, lo cual sugiere que nos hallamos en el caso en que el crecimiento de la población de presas es dependiente de la densidad.

8.26. (a) Los datos sugieren la existencia de ciclos tanto en la población de presas como en la de depredadores, con un periodo de alrededor de 5 años, y muestran una trayectoria elíptica inclinada pero casi perfecta que, tal como predice el modelo simple de Lotka y Volterra, gira en sentido antihorario y se cierra sobre sí misma. (b) Una condición necesaria para que la interacción entre depredador y presa cause oscilaciones en sus tamaños poblacionales es que haya un desfase en el efecto de uno sobre otro. Por este motivo, el hecho que los efectos de la exclusión de los depredadores no se observaran hasta 3 años después de haber comenzado el tratamiento, es una evidencia muy fuerte en favor de que en este caso la interacción depredador-presa es la causante de los ciclos.

8.27. En este caso sería de esperar la siguiente secuencia de eventos: (1) Ante una presión de predación elevada la población de presas se ve dominada por clones resistentes a los depredadores. (2) Cuando la mayoría de las presas son resistentes a los depredadores la población de éstos permanecerá baja aunque la población de presas se recupere. (3) Como la resistencia implica un coste, al disminuir la presión de los depredadores las presas se verán dominadas por clones no resistentes. (4) Ante el incremento de presas susceptibles, la población de depredadores aumenta de nuevo, con lo que nos encontramos otra vez en la situación inicial y comienza un nuevo ciclo.

Bajo una dinámica como la que se acaba de describir los máximos poblacionales de las presas coinciden con los mínimos de los depredadores, y viceversa, de manera que los ciclos están completamente desfasados; es decir, con un desfase igual a la mitad del periodo, a diferencia del desfase de un cuarto del periodo que predice el modelo simple de Lotka y Volterra.

8.28. (a) $N_V = 94$ ind., $N_p = 73$ ind. (b) 11 veces. (c) $N_V^* = 200$ ind., $N_p^* = 80$ ind.

8.29. (a) La oscilación disminuye al disminuir K_V ; la competencia intraespecífica en las presas actúa como un freno al aumento de su población cuando hay pocos depredadores, con lo que los ciclos se van atenuando. La atenuación es mayor cuando crece la competencia entre las presas (disminuye K_V). (b) $N_V^* = 200$ ind. en los tres casos; N_p^* varía con K_V : para $K_V = 5000$ ind., $N_p^* = 77$ ind.; para $K_V = 2000$ ind., $N_p^* = 72$ ind.; para $K_V = 1000$ ind., $N_p^* = 64$ ind.

8.30. (a) La ecuación de la especie A no se modifica, mientras que la de la especie B pasa a ser $k_B = K_B \cdot (b) K_B$. (c) k_A (calculado para un valor de $N_B = 0$); k_A puede ser $k_A > 0$ si $C_A > 0$, o $k_A = 0$ en caso contrario. (d) $N_A^* = 126$ ind., $N_B^* = 100$ ind. (e) Habría que utilizar los máximos valores permitidos de b y de C_B : 10 y 100, respectivamente; con ello se obtiene una isocлина de crecimiento cero cercana a una línea horizontal, que es la que corresponde a la función $k_B = K_B$.

8.31. (a) Aunque parte de los datos concuerdan con el modelo de Dean (la presencia de las hormigas aumenta las tasas de crecimiento per cápita de los áfidos, la tasa de crecimiento per cápita de los áfidos disminuye con la densidad inicial de éstos), los datos son contrarios al modelo en, al menos, dos aspectos: según éstos el efecto del mutualismo (medido como la diferencia entre la tasa de crecimiento per cápita de los áfidos con y sin hormigas) disminuye con la densidad de áfidos, y la relación entre la tasa de crecimiento per cápita de los áfidos y su densidad es logarítmica (y no lineal negativa como implica el modelo). (b) El hecho que el modelo de Dean suponga que el efecto mutualista aumenta con la densidad de una de las especies si la densidad de la otra permanece constante no es muy realista, ya que claramente a medida que aumente el tamaño poblacional de una de las especies llegará un momento en que el efecto mutualista quedará diluido

8.32. (a) Mutualismo facultativo; experimentos manipulativos trasplantando plantas. (b) Probablemente se trata de un cambio en las propiedades del suelo que mejoran su fertilidad o su capacidad de retener el agua cuando las dos especies están presentes.

8.33. (a) Obligado. (b) $N_A^* = N_B^* = 0$ ind. (c) $N_A^* = 251$ ind., $N_B^* = 298$ ind.

8.34. (a) $\chi^2 = 6,0$, *F. subrufa* y *F. rufibarbis* están segregadas la una de la otra con $P = 0,014$. (b) *P. pallidula* y *L. grandis* no se segregan en el espacio ($\chi^2 = 1,7$, $P = 0,193$).

CAPÍTULO 9

9.14. No, ya que los intervalos del 95% de las curvas de rarefacción presentan un elevado grado de superposición.

9.15. (a) Si conectamos los argumentos que proporciona el enunciado obtenemos: (1100 especies de escarabajos por especie árbol en la copa) · (0,15 especies específicas por especie) · (2,5 especies de insectos por especie de escarabajo) · (1,5 especie árbol por especie en la copa) · (50.000 especies árboles tropicales) = 31 millones de especies de insectos en bosques tropicales.

(b) La estima anterior se basa en un gran número de simplificaciones. De entre ellas, las que entrañan una mayor incertidumbre son probablemente las siguientes: (1) en promedio, la fracción de especies especializadas es del 15%, aunque nada nos garantiza que se pueda extrapolar a otras especies de árboles o a otros grupos de insectos. (2) Los escarabajos representan el 40% de las especies de insectos. No disponemos de información exacta, pero hay diversos grupos de insectos menos conocidos que los escarabajos cuya diversidad parece ser, como mínimo, comparable; es pues probable que la estima del

40% sea excesiva, con lo que la cifra de especies en la Tierra sería todavía mayor. (3) Una especie adicional en el árbol por cada 2 especies en la copa. Diversos estudios sugieren que la riqueza de la fauna edáfica es mucho mayor de lo que se creía, por lo que esta suposición probablemente es también una subestima. (4) Aún aceptando que la estima de 1100 especies de escarabajos en las copas de *Luehea seemanii* en la zona estudiada sea correcta, es razonable pensar que el número total correspondiente a toda el área de distribución de la especie sería mayor. Por otra parte, es también razonable pensar que una misma especie de insecto puede estar especializada en distintas especies de árboles en otras zonas. Existe evidencia empírica en favor de ambas consideraciones. Véase May (1990, 1992) para una discusión más detallada.

9.16. (a) 2,153 bits·ind.⁻¹. (b) 7,5 especies (rango = 5-10).

9.17. El total de individuos aumenta espectacularmente, pero la diversidad disminuye porque el incremento en la abundancia es especialmente notable en la especie más abundante.

9.18. Similitudes. En ambos casos se trata de sistemas constituidos por piezas discretas (especies, componentes electrónicos) conectadas entre ellas para formar una “supra-entidad” funcional.

Diferencias. Probablemente la principal diferencia desde un punto de vista conceptual es que en el caso de los sistemas construidos la estructura es fruto de un diseño “consciente”, orientado a optimizar la eficiencia en el desarrollo de una tarea determinada, mientras que en el caso de las comunidades las estructuras posibles son más bien “filtradas” según su funcionalidad. Es esperable que la redundancia, a todos los niveles, sea mayor en los sistemas ecológicos. Obviamente, muchas otras consideraciones son posibles. Por ejemplo, Margalef & Gutiérrez (1983) encontraron que la diversidad tenía tendencia a ser mayor en los sistemas construidos que en los sistemas ecológicos que estudiaron, especialmente en el caso de los circuitos electrónicos.

9.19.

Variable	4-marzo	20-marzo	4-abril	24-abril	4-mayo	20-mayo	4-junio
<i>N</i> (ind.)	2	6	14	18	33	45	87
<i>S</i>	1	2	4	6	7	5	9
<i>H</i> (bit·ind. ⁻¹)	0,00	0,92	1,69	2,30	2,56	1,99	2,36
<i>J</i>	0,00	0,92	0,85	0,89	0,91	0,86	0,75

9.20. (1) Diversidad ambiental, (2) variabilidad espacio-temporal en el ambiente, (3) requerimientos complejos de las especies, (4) proceso de especiación, (5) límites físicos y compromisos entre caracteres que hacen que no exista una única “solución evolutiva” universalmente válida, (6) existencia de barreras...

9.21. Las diversidades de la dieta son: 1,5 y 1,7 para crías y adultos, respectivamente, en el Delta del Ebro, y 2,6 y 2,3 para crías y adultos, respectivamente, en las Chafarinas. Las diferencias entre edades no son muy marcadas. Entre localidades la dieta es más rica y más diversa en las islas Chafarinas, lo cual sugiere que en el Delta las gaviotas dependen en mayor medida de los descartes pesqueros, lo cual resulta en un empobrecimiento de su dieta. Para confirmarlo debería estudiarse primero si la oferta trófica es distinta en ambas localidades.

9.22. Índice de Jaccard. Las comunidades de prados se separan claramente de las demás (1, 2). Sin embargo, los bosques de pinos más viejos (7, 8) se parecen más a los robledales (9) que a bosques jóvenes de pinos (5, 6). Los prados con matorrales (3, 4) se parecen bastante a los bosques jóvenes de pinos (5, 6). Ambas técnicas, ACoP y *cluster* muestran resultados similares. Los dos primeros ejes de ACoP recogen el 64,8% de la variancia total.

Distancia euclídea (con logaritmos). El ACoP muestra unos resultados comparables a los obtenidos con el índice de Jaccard, aunque se observa una cierta continuidad de todos los estadios, desde el 1-2 hasta el 9; la secuencia es la de la sucesión temporal, aunque es difícil ver grupo alguno. Las dos primeras coordenadas principales recogen el 75% de la variancia total. El *cluster* también presenta el grupo 1-2 y el grupo 7-8-9. Los grupos 3-4 (matorrales) y 5-6 (pinares jóvenes) se separan algo más que antes. En resumen, parece que las comunidades de aves están más relacionadas con la edad de la vegetación que con su composición específica.

9.23. (a) Observamos que se forman dos grandes grupos de insectos. Por una parte el 1-2-3-9 (abeja de la miel, abejas grandes, abejorros y mariposas) y por otro el grupo 4-5-7-8-6 (abejas pequeñas, hormigas, dípteros y coleópteros). Los heterópteros, poco importantes por otra parte, quedarían bastante separados de los dos grupos. El primer grupo correspondería a insectos relativamente grandes y especializados en la explotación de recursos florales y el segundo a insectos más pequeños y más generalistas (con la excepción de las abejas pequeñas, también especialistas).

(b) El número de grupos que se pueden formar en un dendrograma es hasta cierto punto arbitrario, ya que depende de la distancia a la que se decide cortar horizontalmente el dendrograma. En este caso, si cortamos a una distancia entre 0,45 y 0,49 se obtienen cuatro grupos de plantas:

– (1, 2) Los dos grupos de la izquierda (9-8-15-13-11-16) corresponden a cuatro especies de leguminosas, a una dipsacácea y a una crasulácea. Todas ellas tienen flores grandes y vistosas (la excepción es *S. sediforme*, aunque también ofrece abundante recompensa a los polinizadores en forma de néctar). Estas plantas son visitadas sobre todo por abejas de la miel, abejorros y otras abejas.

– (3) El grupo de la derecha (6-5-4-10-2) comprende dos umbelíferas, dos crucíferas y una euforbiácea; todas ellas tienen flores más bien pequeñas y un periodo de floración relativamente largo (excepto *D. carota*). Sus flores no suelen ser visitadas por abejas grandes, sino por abejas pequeñas, hormigas, coleópteros y dípteros.

– (4) El grupo central (17-1-14-12-7-3) está formado por 5 compuestas y una papaverácea. Estas plantas no suelen ser visitadas por abejorros ni abejas grandes, aunque sí por la abeja de la miel (*Apis mellifera*). Como resultado general se puede afirmar que es posible apreciar algunos grupos tanto de plantas como de polinizadores. Sin embargo, y esto se observa ya en la tabla de datos, no existe especialización extrema planta-insecto, puesto que ninguna planta es polinizada por un solo grupo de insectos, ni tampoco ningún grupo de insectos está especializado en una única especie de planta.

CAPÍTULO 10

10.12. (a) Al cabo de 100 años esperaríamos que hubiera un 0,6% de abedules (*Betula*), un 29,4% de *Nyssa sylvatica*, un 39,3% de arces (*Acer*) y un 30,7% de hayas (*Fagus*). (b) A largo plazo, tendremos un 0,1% de abedules, un 4,8% de *Nyssa sylvatica*, un 8,5% de arces, y un 86,6% de hayas.

10.13. (b) La matriz de transición es

$$\begin{bmatrix} 0 & 0,1 & 0,3 & 0,5 \\ 1 & 0,45 & 0 & 0 \\ 0 & 0,45 & 0,35 & 0 \\ 0 & 0 & 0,35 & 0,5 \end{bmatrix}$$

(c) (0,202, 0,367, 0,254, 0,178). (d) La proporción de territorio quemado en 10 años es simplemente la cantidad de territorio de tipo A en la distribución estacionaria (20,2%). Un 18% de los incendios corresponde a vegetación de tipo B, un 38% a vegetación de tipo C y un 44% a vegetación de tipo D.

10.14. (a) Distribuciones estacionarias:

- Sin extinción (problema anterior): (0,202, 0,367, 0,254, 0,178)
- Capacidad baja: (0,181, 0,345, 0,267, 0,207)
- Capacidad moderada: (0,159, 0,315, 0,271, 0,256)
- Capacidad elevada: (0,115, 0,230, 0,223, 0,433)

El aumento de la capacidad de extinción hace que aumente la proporción del territorio que se encuentra en las fases más maduras de la sucesión.

(b) La superficie total quemada en 10 años es simplemente el primer elemento de los anteriores vectores.

(c) La superficie quemada de cada tipo de vegetación se calcula como el producto del vector de la distribución estacionaria por la primera fila de la matriz de transición correspondiente:

	Sin extinción	Capacidad baja	Capacidad moderada	Capacidad elevada
Sobre B	$0,1 \cdot 0,367 = 0,0367$ (18%)	$0,05 \cdot 0,345 = 0,0173$ (10%)	$0,01 \cdot 0,315 = 0,0032$ (2%)	0
Sobre C	$0,3 \cdot 0,254 = 0,0762$ (38%)	$0,225 \cdot 0,267 = 0,0601$ (33%)	$0,15 \cdot 0,271 = 0,0407$ (26%)	$0,03 \cdot 0,223 = 0,0067$ (6%)
Sobre D	$0,5 \cdot 0,178 = 0,0890$ (44%)	$0,50 \cdot 0,207 = 0,1035$ (57%)	$0,45 \cdot 0,256 = 0,1152$ (72%)	$0,25 \cdot 0,433 = 0,1083$ (94%)
Total	0,2019 (100%)	0,1808 (100%)	0,1590 (100%)	0,1149 (100%)

Este resultado muestra que al aumentar la capacidad de extinción aumenta también la proporción de incendios sobre los tipos de vegetación más maduros. Si suponemos que estos tipos de vegetación acumulan también más biomasa, vemos que la virulencia de los incendios aumenta paralelamente con la capacidad que se utiliza para extinguirlos. Este problema ilustra también el hecho de que los fuegos que se apagan son los de poca intensidad, mientras que es mucho más difícil apagar los de gran intensidad.

10.15. (a) La matriz de transición es

$$\begin{bmatrix} 0,9928 & 0,0004 & 0 & 0,0008 \\ 0,0069 & 0,9955 & 0,0001 & 0,0002 \\ 0,0002 & 0,0011 & 0,9987 & 0 \\ 0,0001 & 0,0030 & 0,0012 & 0,9990 \end{bmatrix}$$

[Nota: Ha habido que cambiar el redondeo de algún valor para que la suma de las columnas sea 1.]

(b) P = 7,84%, M = 15,13%, C = 14,02%, y D = 63,00%.

10.16. Incendios-no pastoreo: P = 34,4%, M = 20,6%, C = 23,6%, y D = 21,4%.

Pastoreo-no incendio: P = 18,8%, M = 20,6%, C = 25,2%, y D = 35,4%.

El hecho de que haya incendios (pero no pastoreo) reduce mucho la dehesa y provoca el aumento, sobre todo, de los prados. El pastoreo (sin incendio) reduce también la dehesa y lleva a un aumento de los otros tres tipos de vegetación respecto la situación sin perturbaciones; respecto de cuando hay incendios au-

menta menos la proporción de prados. Sin perturbaciones (problema 10.15) la proporción de vegetación más madura, de mayor porte, es mayor que cuando hay incendios o pastoreo.

10.17. (a) La nueva matriz de transición es

$$T' = \begin{bmatrix} 0,05 & 0,01 & 0,00 & 0,00 \\ 0,36 & 0,57 & 0,14 & 0,10 \\ 0,50 & 0,25 & 0,55 & 0,29 \\ 0,09 & 0,17 & 0,31 & 0,61 \end{bmatrix}$$

(b) 0,2% de *B. populifolia*, 21,9% de *N. sylvatica*, 38,1% de *A. rubrum*, y un 39,9% de *F. grandifolia*. Observamos que la proporción de *N. sylvatica* y *A. rubrum* ha aumentado mucho a expensas de la reducción en la proporción de *F. grandifolia*.

10.18. (b) 17,5% rocas, 33% algas, 49,5% mejillones. **(c)** 19,11% rocas, 30,57% algas, 50,32% mejillones. **(d)** 12,71% rocas, 20,34% algas, 66,95% mejillones.

10.19. (a) Si utilizamos el orden sanos-enfermos-muertos para la matriz, obtenemos

$$\begin{bmatrix} 0,6 & 0,3 & 0 \\ 0,3 & 0,4 & 0 \\ 0,1 & 0,3 & 1 \end{bmatrix}$$

(b) 60% sanos, 30% enfermos, 10% muertos. **(c)** A largo plazo todos estarán muertos. A un estado de una cadena de Markov en el que una vez se llega ya no se sale se le denomina estado absorbente. Esto ocurre cuando en la matriz de transición existe un uno en la diagonal principal. **(d)** Deberán transcurrir 16 meses (con ayuda del applet 10.1).

10.20. (a) 22,5% arbustos, 62,3% terreno agrícola, 12,0% bosques, 2,9% sin vegetación, y 0,3% regadío. **(b)** La distribución en el equilibrio es: 23,2% arbustos, 58,9% terreno agrícola, 14,1% bosques, 3,5% sin vegetación, y 0,3% regadío. Estas proporciones son sólo ligeramente distintas a las que había en 1984, por lo que podemos concluir que la distribución de usos del suelo era ya entonces prácticamente estable. Las principales diferencias son que se produce un ligero incremento en la superficie de bosques y de terreno sin vegetación a expensas, principalmente, del terreno agrícola.

10.21. Empezando por el segundo de los resultados, es razonable pensar que las especies rebrotadoras, como las encinas, presentarán una recuperación más rápida después del fuego, ya que en ese caso la regeneración no implica desarrollar una nueva planta sino que aprovecha los tejidos que han sobrevivido al incendio (p. ej., sistema radicular). Sin embargo, en ambos casos la regeneración será más difícil si se producen incendios frecuentes: en el caso de las rebrotadoras porque se agotan las reservas subterráneas (p. ej., en el lignotúber) y en el de las germinadoras porque la presencia de incendios recurrentes limita la capacidad de almacenaje de semillas.

10.22. (a) La riqueza de árboles sigue el patrón esperado en el marco de la hipótesis de la perturbación intermedia, con riquezas máximas en los estadios intermedios de la sucesión (bosque mixto). Esto ocurre para cualquiera de las áreas muestreadas. Sin embargo, si consideramos la riqueza de plantas epítitas observamos que ésta crece con la madurez de la comunidad y es máxima en el bosque de *Cynometra alexandrii*. Estos resultados ponen de manifiesto la importancia de no ceñirse a un único grupo de especies, ya que a menudo se observan tendencias contrarias para distintos tipos de organismos. Es perfectamente

posible que el bosque más maduro, pese a contener menos especies de árboles, presente una estructura más compleja y, por consiguiente, una mayor riqueza de ambientes adecuados para otros tipos de organismos. (b) Maximizar la biodiversidad (o la riqueza de especies) es uno de los criterios ecológicos más utilizados por los gestores de los espacios naturales. Este ejemplo muestra que las medidas de riqueza pueden llevar a conclusiones muy distintas dependiendo del grupo de organismos que se considere (o del nivel de organización al que se tomen las medidas). En este sentido es siempre aconsejable incluir un amplio espectro de organismos en los estudios destinados a caracterizar la biodiversidad de una zona. No hemos de olvidar tampoco que cada especie es distinta y que, a menudo, éstas no son intercambiables, ni en relación a su "valor" desde el punto de vista de la conservación, ni en relación a su papel en el funcionamiento de la comunidad o el ecosistema.

10.23. En el *applet* 10.2 se considera que todas las especies que podrán aparecer en la comunidad tienen la posibilidad de colonizarla desde el comienzo, de manera que la diversidad o bien disminuye con el tiempo o, más a menudo, presenta un máximo. Sin embargo, en situaciones reales es frecuente que las especies que más tarde formarán parte de la comunidad no estén en un principio "disponibles", ya sea porque no están presentes en el *pool* local y sólo llegan a la zona más tarde, ya sea porque las condiciones ambientales iniciales no son adecuadas para su crecimiento o su supervivencia. En este último caso, cuando es la presencia de determinadas especies la que permite la colonización por parte de otras, hablamos de facilitación entre especies. Estos procesos, no incluidos en el *applet* 10.2, podrían dar lugar a un aumento sostenido de la diversidad con el tiempo.

10.24. Las tres variables analizadas (N , número de parejas nidificantes; S , número de especies; H , diversidad de Shannon) aumentan con la edad de la comunidad. Todas las funciones aumentan más al principio que al final, lo que da lugar a unos ajustes significativos con curvas logarítmicas o potenciales. Este conjunto de datos se ajusta a la visión tradicional de aumento de la biomasa y diversidad al avanzar la sucesión. Faltaría por ver qué hubiese ocurrido si se hubiesen muestreado comunidades todavía más maduras.

10.25. (a)

$$T = \begin{bmatrix} 0,5840 & 0,3591 & 0,1605 & 0,1611 & 0,3214 \\ 0,1431 & 0,1854 & 0,2457 & 0,0581 & 0,0357 \\ 0,1741 & 0,3781 & 0,5517 & 0,0955 & 0,0714 \\ 0,0965 & 0,0763 & 0,0415 & 0,6772 & 0,2143 \\ 0,0024 & 0,0012 & 0,0006 & 0,0082 & 0,3571 \end{bmatrix} \quad E_{1978} = \begin{bmatrix} 0,3107 \\ 0,1491 \\ 0,2767 \\ 0,2594 \\ 0,0040 \end{bmatrix}$$

(b) (c)

$$E_{2000} = \begin{bmatrix} 0,3225 \\ 0,1553 \\ 0,2882 \\ 0,2294 \\ 0,0046 \end{bmatrix} \quad E_{\text{equilibrio}} = \begin{bmatrix} 0,3369 \\ 0,1660 \\ 0,3103 \\ 0,1826 \\ 0,0042 \end{bmatrix}$$

(d) La principal diferencia es la menor cantidad de bosque (A + B) y mayor de matorral (C) que existe en la realidad respecto a lo que predice el modelo de Markov. Esto se debe a un cambio del régimen de incendios entre el periodo anterior y posterior a 1978. Entre 1978 y 2000 ha ardido mucha más superficie que antes, con lo que se han transformado grandes extensiones de arbolado en matorral. Este ejemplo ilustra el hecho de que cuando no se cumplen las suposiciones del modelo éste deja de ser aplicable: aquí

lo que han cambiado son las reglas del juego, la matriz de transición, que el modelo de Markov supone constantes en el tiempo.

$$\mathbf{E}_{2000}(\text{estimado}) = \begin{bmatrix} 0,3225 \\ 0,1553 \\ 0,2882 \\ 0,2294 \\ 0,0046 \end{bmatrix} \quad \mathbf{E}_{2000}(\text{real}) = \begin{bmatrix} 0,1703 \\ 0,0178 \\ 0,5536 \\ 0,2381 \\ 0,0208 \end{bmatrix}$$

10.26. (a) Consideremos los tres estadios en el orden S-L-A. La matriz de transición es la siguiente (el diagrama se puede construir fácilmente a partir de la matriz). Para resolver este apartado hay que recordar que la suma de cada columna de matriz ha de ser 1 (es lo mismo que decir que todas las flechas que salen de un compartimento han de sumar la unidad):

$$\begin{bmatrix} 0,984 & 0,016 & 0,270 \\ 0,002 & 0,984 & 0,005 \\ 0,014 & 0 & 0,725 \end{bmatrix}$$

- (b) A los 20 años: S = 3,15%, L = 96,83%, A = 0,02%
 (c) En el equilibrio: S = 83,91%, L = 11,82%, A = 4,27%

10.27. (a) Un 60% de los años habrá encontrado mejillones. (b) Encontrará mejillones el año 2006 con una probabilidad de 0,7.

CAPÍTULO 11

11.13. (a) $z = 0,327$, $c = 5,33$ especies. (b) 18 especies.

11.14. (a) $A = 59.049 \text{ km}^2$ (59% de la región). (b) Teóricamente sí, aunque todo depende del grado de coincidencia entre las especies de las dos reservas. Podría ocurrir que las especies de ambas reservas fueran idénticas, con lo que nada ganaríamos al hacer una reserva adicional (siempre utilizando el número de especies actuales como criterio único). En el otro extremo, podría ocurrir que las especies de una y otra reserva fueran muy distintas entre sí. En este caso podríamos llegar a conservar el 100% de las especies originales. La realidad se encuentra en algún lugar intermedio. Si las dos zonas que se dedican a reserva son cercanas y parecidas entre sí, estaríamos más cerca del primer caso. Si se eligieran zonas alejadas y de características muy distintas (en cuanto a clima, altitud, humedad, etc.) estaríamos más cerca de la segunda situación.

11.15. En la isla de 1 km^2 habrá 1,58 veces más especies del grupo A que del B; en la isla de 100 km^2 , en cambio, habrá 1,58 veces más especies del grupo B que del A.

11.16. La pendiente z vale 0,298, con una R^2 de 0,99.

11.17. La relación obtenida vale $S = 33,1 \cdot A^{0,024}$; sin embargo, la correlación es muy baja ($R^2 = 0,11$) y no es estadísticamente significativa. En animales que se dispersan muy eficientemente (como pájaros o mariposas) el valor de la pendiente z suele ser más bajo que en otros grupos de organismos, por lo que las variaciones del número de especies con el área son menos importantes o, si el rango de áreas explorado es pequeño, incluso inexistentes.

11.18. La estima oscila entre 791 (considerando sólo la superficie de los continentes) y 933 (considerando la superficie total de la Tierra). Ambos valores son muchísimo menores que el valor real, puesto que hemos extrapolado nuestra relación fuera del ámbito donde podía ser utilizada. Los cuatro territorios representados en la tabla corresponden a la misma región biogeográfica (el Paleártico), mientras que en el conjunto de la Tierra existen seis grandes regiones zoogeográficas, con faunas muy distintas entre ellas. En particular, nuestro análisis ha excluido las regiones tropicales, cuya biodiversidad es mucho mayor que la de las regiones templadas.

11.19. La riqueza de especies forestales se ve mucho más afectada por la superficie de los fragmentos que la de especies generalistas. Esto es perfectamente lógico si consideramos que el hábitat de las especies generalistas puede incluir zonas no forestales. Una consecuencia importante de estos resultados es que la fragmentación no afecta igualmente a todas las especies sino que afecta preferentemente a aquellas con unos requerimientos de hábitat más específicos, las cuales acostumbran a ser también las más valiosas desde el punto de vista de la conservación. La fragmentación no sólo empobrece las comunidades sino que también las banaliza.

11.20. (a) $E = 20 \text{ especies} \cdot \text{año}^{-1}$. (b) $T = 10 \text{ especies} \cdot \text{año}^{-1}$.

11.21. No. $S_A < 10 \cdot S_B$, para todo $C_B > 0$.

11.22. (a) $E = 20 \text{ especies} \cdot \text{año}^{-1}$, $T = 6,67 \text{ especies} \cdot \text{año}^{-1}$. (b) 38 especies.

11.23. (a) 32 especies. (b) 300 especies.

11.24. A partir de la curva de acumulación de especies observamos que en ST 2 parece haberse llegado a un equilibrio muy cercano a la riqueza inicial de artrópodos en la isla, mientras que en E 1 el número de especies estaba todavía creciendo en el momento de terminarse los muestreos, sin haberse alcanzado la riqueza inicial. Estos resultados son compatibles con el modelo de MacArthur y Wilson y con el hecho que la isla ST 2 se halla más cerca del continente. Sin embargo, sólo las tasas de extinción en ST 2 se relacionan significativamente con el número de especies (S) de acuerdo con el modelo de MacArthur y Wilson. Es importante señalar que pese a que la relación entre las tasas de colonización y extinción y la riqueza no sea siempre como la que predice el modelo, la dinámica general sí que corresponde a un equilibrio dinámico, en el que la riqueza de las islas tiende a estabilizarse en un valor cercano al existente antes de las fumigaciones (como mínimo en ST 2), y este número de especies se mantiene aproximadamente constante pese a que se siguen produciendo colonizaciones y extinciones ($T = 0,33 \text{ especies} \cdot \text{día}^{-1}$ en ST 2).

11.25. (a) $C = 3,8 \text{ especies} \cdot \text{año}^{-1}$ y $E = 11,0 \text{ especies} \cdot \text{año}^{-1}$. (b) 22 especies, $T = 2,9 \text{ especies} \cdot \text{año}^{-1}$. [Nota: los resultados (es decir, los valores de los parámetros de las funciones ajustadas) son meramente orientativos, puesto que cada ejecución del modelo es única y ofrece resultados ligeramente distintos.]

11.26. (a) $C_{100} = 13,0 \text{ especies} \cdot \text{año}^{-1}$; $C_{200} = 5,3 \text{ especies} \cdot \text{año}^{-1}$; $C_{300} = 3,0 \text{ especies} \cdot \text{año}^{-1}$; y $C_{400} = 0,8 \text{ especies} \cdot \text{año}^{-1}$. Observemos que C disminuye exponencialmente, y no linealmente, con la distancia al continente, puesto que es así como el *applet* simula la dispersión de los propágulos. (b) $S_{100}^* = 19$ especies; $S_{200}^* = 31$ especies; $S_{300}^* = 62$ especies; y $S_{400}^* = 78$ especies. [Nota: los resultados numéricos son meramente orientativos, puesto que cada ejecución del modelo es única y ofrece resultados ligeramente distintos.]

11.27. Cuando la capacidad de dispersión es alta, la riqueza se estabiliza más rápidamente y en valores más elevados (unas 84 especies respecto a 59) en el caso del incendio de pequeñas dimensiones; es decir, cuando la zona central se halla más cercana al borde y, por tanto, a las fuentes de propágulos. Cuando

la capacidad de dispersión es baja, las diferencias entre los dos incendios se acentúan, y para el incendio de gran tamaño la zona central permanece sin colonizar 400 años después del fuego (se producen colonizaciones esporádicas, pero las especies se extinguen antes de que lleguen nuevas colonizadoras). Evidentemente este ejercicio es sólo ilustrativo: en casos reales la colonización se produce en bandas, de manera que primero se regeneran las zonas cercanas a los bordes y de ahí se progresó hacia el centro de la zona quemada. Sin embargo, los resultados de nuestro sencillo ejercicio implican que, en el mejor de los casos, la regeneración de la vegetación después de un incendio de grandes dimensiones tomará un tiempo desproporcionadamente mayor que en el caso de un incendio pequeño. [Nota: los resultados numéricos son meramente orientativos, puesto que cada ejecución del modelo es única y ofrece resultados ligeramente distintos.]

11.28. (a) Efectivamente, los puntos se ajustan a la función $S = 1,68 \cdot A^{0,329}$, la cual es estadísticamente significativa ($R^2 = 0,57$). (b) En primer lugar hay que estimar cuántas (sin preocuparse de cuáles son) especies es probable que se extinguieran en cada macizo. Para ello consideraremos el efecto de la reducción del área en cada uno de ellos, calculando el cociente S_F/S_P a partir del cociente A_F/A_P (el subíndice F indica el futuro y el P el presente). El segundo paso consiste en averiguar cuáles de estas especies serán las afectadas en cada macizo y en el conjunto de la región. Si consideramos que las faunas implicadas conforman un subconjunto anidado, de forma que se extinguirán antes las especies menos frecuentes, *Ochotona princeps*, *Zapus princeps*, *Spermophilus beldingi* y *Lepus townsendii* son las cuatro especies con mayores probabilidades de desaparecer de la región. Para más información sobre esta interesante aplicación de la relación especies-área animamos al lector a consultar el artículo original de McDonald & Brown (1992).

11.29. En una primera aproximación podemos estudiar la relación del número de especies con el área de la isla y con la diversidad de hábitats que contiene. Ésta es muy buena en ambos casos: lineal para el número de hábitats y logarítmica, en este caso, para el área de la isla (no podemos ajustar una función potencial por la presencia de ceros en el eje de las y). Sin embargo, estos resultados no son fáciles de interpretar, puesto que el área de las islas y la diversidad de hábitats que contienen están, obviamente, muy relacionadas ($R^2 = 0,84$). Una manera de responder a la pregunta del enunciado consiste en agrupar las islas según su diversidad de hábitats y determinar si dentro de los grupos resultantes todavía se observa una relación entre el área de la isla y la riqueza de especies. Si agrupamos las islas según si contienen 1, 2, 3, 4-5, 7-9 o 11-13 hábitats distintos, obtenemos que en todos los casos sigue existiendo una relación logarítmica positiva entre el área de la isla y su riqueza específica, aunque esta relación no siempre es significativa (p. ej., casos con 2, 3 y 4-5 especies) y, en cualquier caso, es claramente peor que la que existía cuando combinábamos los efectos del área y de la diversidad de hábitats. Estos resultados indican que tanto el área *per se* como el número de hábitats contribuyen a aumentar el número de especies de las islas. Con un análisis un poco más sofisticado que el nuestro los autores del estudio concluyeron que el efecto de la diversidad de hábitats era, en este caso, ligeramente más importante que el efecto directo del área.

11.30. A partir de los datos de la tabla observamos que el número de localidades invadidas (de ambas especies) decrece muy rápidamente al alejarnos de los núcleos urbanos. Estos resultados sugieren que las invasiones son el resultado de la dispersión antropogénica, probablemente a partir de jardines o por la plantación deliberada en zonas peri-urbanas. El hecho que las invasiones se produzcan mayormente en zonas cuyo uso del suelo ha cambiado recientemente es muy general, y se produce principalmente porque la mayor parte de modificaciones en las propiedades de los ecosistemas resultan en la aparición de nuevos nichos desocupados y, por tanto, de oportunidades para que las especies invasoras colonicen y se expandan.

11.31. Existe una estrecha relación potencial positiva entre la riqueza regional de especies y el número de especies que forman parte de una comunidad localmente. Este resultado es compatible con el modelo de MacArthur y Wilson, puesto que, si los otros parámetros no varían, a mayor riqueza regional (P) corres-

ponde una tasa de colonización más elevada (ecuación 11.4) y una tasa de extinción menor (ecuación 11.5) y, en consecuencia, un mayor número de especies en el equilibrio. Sin embargo, el modelo de MacArthur y Wilson predice una relación lineal positiva (ecuación 11.7), mientras que en nuestro caso el ajuste de los datos es mejor (aunque no mucho) con una relación potencial que con una función lineal ($R^2 = 0,75$). Estos resultados sugieren, una vez más, que el modelo de MacArthur y Wilson predice correctamente los patrones generales pero que existen otros factores, no considerados por el modelo, que afectan las relaciones cuando las consideramos con mayor detalle.

CAPÍTULO 12

12.16. (a) 542 pies·ha⁻¹. (b) $V_{\text{madera}} = 652,47 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$, $V_{\text{corteza}} = 92,34 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$. (c) $B_{\text{madera}} = 334,64 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, $B_{\text{corteza}} = 32,55 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, $B_{\text{ramas}} = 53,44 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, $B_{\text{hojas}} = 14,41 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, $B_{\text{total}} = 420,58 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$. (d) 4,83 m³.

12.17. 3,27 t MO·ha⁻¹·año⁻¹.

12.18. (a) La proporción entre la energía endosomática y exosomática fue del 11,9% en el año 1987 y del 8,7% el 1997. (b) La energía exosomática en 1997 ($5,34 \cdot 10^{16} \text{ J} \cdot \text{año}^{-1}$) supuso aproximadamente el 10% de la radiación solar incidente ($5,53 \cdot 10^{17} \text{ J} \cdot \text{año}^{-1}$). Éstas son cuestiones relevantes tanto para entender el microclima especial de las grandes ciudades como, también, la enorme cantidad de territorio externo necesario para mantener las ciudades en funcionamiento.

12.19. El balance es favorable a la producción ($1,20 \cdot 10^6 - 0,19 \cdot 10^6 = 1,01 \cdot 10^6 \text{ t} \cdot \text{año}^{-1}$). Si como pérdida nos limitamos al efecto de los incendios, los bosques de Tarragona estarían acumulando biomasa.

12.20. (a) 9800 m³·día. (b) 8800 m³·día.

12.21. 1,02 mg·l⁻¹ a la salida de A y 1,14 mg·l⁻¹ a la salida de B.

12.22. (a) $V_1 = 69,9 \text{ l}$ y de $V_2 = 47,98 \text{ l}$. (b) V_1 se equilibra en 100 l al cabo de, aproximadamente, 450 segundos (= 7,5 minutos). (c) Si aumentamos el tiempo de simulación (por ejemplo, con “t sim.” = 10.000 y “dt sim.” = 1) veremos que V_2 se equilibra en 1000 l al cabo de unos 6000 s (100 min). (d) Los dos flujos de salida serán idénticos e iguales al de entrada (1 l·s⁻¹). (e) Al cabo de 10 minutos los volúmenes serán: $V_1 = 0,25 \text{ l}$ y $V_2 = 609,5 \text{ l}$.

12.23. (a) A largo plazo el 40% de los libros ($X_1 = 2000$) estará en el depósito, el 20% ($X_2 = 1000$) estará expuesto en los estantes del bar y el 40% restante ($X_3 = 2000$) estará en manos de los clientes. (b) La cantidad total de libros disminuye con el tiempo hasta que todos desaparecen del sistema (es decir, todos pasan a estar en posesión de los clientes desalmados que se los quedan). (c) 100 libros por día.

12.24. Primer compartimento: 9,09 años; segundo compartimento: 1000 años.

12.25. (a) 0,5 año⁻¹. (b) 600 g C·m⁻². (c) 320 g C·m⁻². (d) Condiciones apartados (a) y (b): 2 años, condiciones apartado (c): 1,6 años. Obsérvese que no hay diferencia cuando aumenta el flujo (constante) de entrada, pero sí cuando cambia la constante de descomposición. Esto es así porque ésta última entra en el cálculo de τ (a diferencia del flujo de entrada, que no lo hace).

12.26. (a) $X_1 = 0,1 \text{ mg P} \cdot \text{l}^{-1}$, $X_2 = 1 \text{ mg P} \cdot \text{l}^{-1}$. (b) Al cabo de 30 días la cantidad de P disuelto habrá disminuido hasta 47,28 kg, lo que equivale a 0,047 mg P·l⁻¹. A más largo plazo, una vez en funcionamiento la depuradora, la cantidad de P en X_1 y en X_2 pasa a ser de 10 y 100 kg, respectivamente. Esto corresponde a unas concen-

traciones de $0,01 \text{ mg P}\cdot\text{l}^{-1}$ y de $0,1 \text{ mg P}\cdot\text{l}^{-1}$ en X_1 y en X_2 , respectivamente. (c) El aporte de una tonelada de P al lago hace que, instantáneamente, haya 1010 kg de P disuelto en el lago ($= 1,01 \text{ mg P}\cdot\text{l}^{-1}$). Si aumentamos a 1010 kg la cantidad inicial de P en X_1 en el *applet* y lo ejecutamos, obtenemos que al cabo de 10 días la cantidad de P en X_1 habrá disminuido hasta 173 kg P ($0,17 \text{ mg P}\cdot\text{l}^{-1}$), y la de X_2 habrá aumentado hasta 884 kg P ($0,88 \text{ mg P}\cdot\text{l}^{-1}$). A largo plazo se volverá a las condiciones de equilibrio que ya conocímos: $0,01 \text{ mg P}\cdot\text{l}^{-1}$ y $0,1 \text{ mg P}\cdot\text{l}^{-1}$ en X_1 y en X_2 , respectivamente. Es decir, todo el P del camión acabará en el sedimento del lago.

12.27.

$$T = \frac{Q + k \cdot V_0}{Q \cdot k} = \frac{V_0}{Q} + \frac{1}{k}$$

12.28. (a) El consumo total consistirá en la cantidad total de agua que entra a Barcelona (230 hm^3), ya que aunque no toda sea finalmente utilizada sí que es necesaria para satisfacer el consumo (con la eficiencia actual). El consumo promedio por habitante será, pues, de $416 \text{ l}\cdot\text{hab.}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$, de éstos sólo $1 \text{ l}\cdot\text{hab.}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$ (el 0,24%) corresponde a consumo directo en la bebida. (b) El agua que llega del exterior de la ciudad a través de la red de suministro corresponderá al total menos los aportes de la precipitación y las extracciones del suelo ($= 153 \text{ hm}^3$). El 66,5% del agua que es utilizada en Barcelona proviene de fuentes externas a la ciudad. (c) 255 km^2 . Si consideramos que Barcelona ocupa una superficie de aproximadamente 100 km^2 , vemos que es necesaria una área adicional dos veces y media mayor que la de la ciudad para abastecerla de agua. Esto, suponiendo que toda el agua de lluvia se pudiera utilizar. En realidad sólo se puede aprovechar la pequeña parte que va a parar a los ríos y a las aguas subterráneas, de forma que el área de captación debería ser mucho mayor (5-10 veces).

12.29. (a) Podemos describir la situación descrita en el enunciado utilizando un modelo con un único compartimento, al cual se producen una entrada y dos salidas distintas (R = respiración de la materia orgánica, P = producción de compost maduro; siendo $T = R + P$). Con ello obtenemos $k_R = k_T - k_P = 0,0693 - 0,0389 = 0,0304 \text{ mes}^{-1}$. (b) Dado que el contenido de la pila de compost permanece constante, podemos deducir que nos encontramos en condiciones de equilibrio. Por tanto, el tiempo que tarda a producirse el compost lo podemos estimar como el inverso de k_P (25,7 meses). (c) La pila debería ser el doble de grande.

12.30. (a) 30 días: $\text{N}_{\text{org}} = 222 \mu\text{mol}$, $\text{NH}_4^+ = 499 \mu\text{mol}$, $\text{NO}_2^- = 241 \mu\text{mol}$, $\text{NO}_3^- = 37 \mu\text{mol}$; 120 días: $\text{N}_{\text{org}} = 2 \mu\text{mol}$, $\text{NH}_4^+ = 94 \mu\text{mol}$, $\text{NO}_2^- = 399 \mu\text{mol}$, $\text{NO}_3^- = 504 \mu\text{mol}$; 365 días: $\text{N}_{\text{org}} = 0 \mu\text{mol}$, $\text{NH}_4^+ = 0 \mu\text{mol}$, $\text{NO}_2^- = 27 \mu\text{mol}$, $\text{NO}_3^- = 972 \mu\text{mol}$. (b) $0,1 \mu\text{mol NH}_4^+ \cdot \text{día}^{-1}$; $5,0 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{día}^{-1}$.

CAPÍTULO 13

13.19. (a) Todos los bosques incluidos en el estudio excepto uno de los de Suecia (#1) están absorbiendo carbono ($\text{PNE} < 0$). Si consideramos que la distribución de puntos de muestreo es representativa del conjunto de Europa, los datos indican que los bosques europeos están creciendo (PNE promedio = $-3,1 \text{ t C}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$). (b) En casi todas las localidades recogidas en la tabla $|R| > |\text{PNE}|$ y, por tanto, la respiración es el principal componente de la producción bruta y del balance de carbono del ecosistema. La respiración representa, en promedio, el 76% de la producción bruta de los bosques. (c) La PNE tiende a disminuir (en valor absoluto) al aumentar la latitud. Las localidades más lluviosas crecen a una mayor tasa y presentan una mayor PNE (en valor absoluto). (d) La PBE prácticamente no varía con la latitud ni con las variables climáticas de que disponemos. [Nota: con la convención de signos para la PNE, PBE se calcula como $\text{PBE} = -\text{PNE} + R$.]

13.20. (a) $B_{\text{madera}} = 13,92 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ y $B_{\text{total}} = 21,52 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$. (b) $P_{\text{madera}} = 1,15 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ y $P_{\text{total}} = 2,46 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ (incluyendo producción de hojas).

13.21. (a) $B_{1979} = 137,82 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$, $B_{1987} = 184,62 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$, $B_{1993} = 219,97 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$, $B_{1999} = 230,26 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$, $B_{2003} = 254,34 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$. (b) $P_{\text{madera}, 1979-1987} = 4,66 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$, $P_{\text{madera}, 1987-1993} = 4,75 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$, $P_{\text{madera}, 1993-1999} = 1,59 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$, $P_{\text{madera}, 1999-2003} = 4,97 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$; la producción es relativamente constante excepto en el periodo 1993-1999, cuando fue mucho más baja, probablemente debido a que durante ese periodo se dieron dos de los veranos más secos de la segunda mitad del siglo XX (1994 y 1998), lo cual redujo el crecimiento e incrementó la mortalidad. (c) $10,4 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$, valor en el que se incluye el incremento de biomasa, la producción anual de hojas y la mortalidad de hojas. (d) Autotala: primero va aumentando el peso medio de los árboles debido al crecimiento. A partir del tercer muestreo, y a causa de la competencia intraespecífica, mueren algunos pies (disminuye la densidad) y, por otra parte, sigue aumentando el peso medio de los árboles (debido al crecimiento y a la muerte diferencial de los más pequeños). Si ajustamos una función potencial a los tres últimos años obtenemos un valor del exponente de $-1,43$, bastante cerca del que predice la ley de Ioda ($-3/2$). (e) No, hay diferencias en el crecimiento según el árbol. El crecimiento diametral para el periodo 1979-1987 varió entre 0 y 5 cm. En general, los árboles mayores crecieron más. (f) El crecimiento diametral en el periodo 1987-1979 fue de $2,72 \pm 0,28 \text{ cm}$ (media \pm error estándar) para los árboles dominantes y de $0,11 \pm 0,03 \text{ cm}$ para los suprimidos. El año 2003, sólo 2 de los 22 árboles considerados dominantes en 1979 (un 9%) estaban muertos, mientras que en el caso de los suprimidos lo estaban 7 de 11 (un 64%). (g) LAI = 5,5.

13.22. Producción = cambio neto de biomasa + pérdidas por mortalidad = $65 + 60 = 125 \text{ kg}$.

13.23. (a) 0,022%. (b) La principal razón es que el pescado corresponde a organismos de niveles tróficos medios (merluza) o altos (atún). Como en cada transferencia de un nivel trófico al nivel superior se puede “perder” fácilmente del orden del 90% de la energía, la fracción de ésta que llega a los niveles tróficos superiores (los que se explotan) es muy pequeña, mucho menor que la PPN.

13.24. La producción primaria aumenta con la cantidad de P en el lago. Para valores bajos el aumento en la producción es prácticamente lineal, pero a concentraciones más altas el aumento se hace cada vez menor (se tiende asintóticamente a una producción máxima). A la par que aumenta la producción, ésta se va desplazando hacia la superficie del lago. Con la cantidad más baja de P, la zona fótica (allí donde llega más del 1% de la radiación incidente) alcanza el fondo de lago. A medida que aumenta la concentración de P, la zona iluminada del lago va haciéndose cada vez más estrecha. El proceso que simula el modelo es precisamente el que ocurre cuando un lago oligotrófico es contaminado por un aporte elevado de nutrientes (eutrofización).

13.25. Se puede observar que la producción disminuye cuando aumenta la profundidad del lago. La principal razón es que la misma cantidad de P está diluida en un volumen más grande de agua, lo cual determina una menor concentración de P y la consiguiente reducción en la fotosíntesis.

13.26. Podemos variar la cantidad de P total del lago a la vez que cambiamos el valor de su profundidad, de tal forma que la concentración de P en el agua del lago sea constante. El efecto de la profundidad se reduce mucho al mantener constante la concentración de P. Sin embargo, sigue existiendo un cierto efecto, en el sentido que lagos más someros son más productivos que lagos más profundos. Este efecto es atribuible a que en los lagos profundos parte de la capacidad de producción (fitoplancton y nutrientes) se encuentra en zonas menos iluminadas, en profundidad, con lo cual disminuye la fotosíntesis.

13.27. Control: 0,21%; enriquecido: 0,47%. La disponibilidad de nutrientes aumenta notablemente la capacidad de fijar energía de los productores primarios, lo cual nos indica que éstos limitan la producción en este ecosistema.

13.28. En primer lugar debemos determinar el valor de la tasa de descomposición k para cada estación (véase capítulo 2 para ver qué significa una relación exponencial de un proceso con la temperatura). Obtenemos: invierno, $k = 0,141 \text{ año}^{-1}$; primavera, $k = 0,256 \text{ año}^{-1}$; verano, $k = 0,408 \text{ año}^{-1}$; otoño, $k = 0,183 \text{ año}^{-1}$. Ahora ya podemos aplicar el modelo de descomposición de la hojarasca secuencialmente, por períodos de 3 meses, con los distintos valores de k . El resultado es que a finales de invierno queda el 96,5% de la hojarasca inicial, a finales de primavera el 90,5%, a finales de verano el 81,8% y a finales de otoño el 78,1%. Cabe señalar que en este ejemplo no hemos tenido en cuenta el papel que juega la humedad en la descomposición, el cual es muy importante en zonas secas.

13.29. (a) Maials: $0,104 \text{ año}^{-1}$, Montesquiu: $0,347 \text{ año}^{-1}$. (b) Maials: 6,6 años, Montesquiu: 2,0 años. La descomposición de la hojarasca es mucho más rápida en Montesquiu, ya que se trata de un lugar más húmedo (522 mm y 888 mm de precipitación anual en Maials y Montesquiu, respectivamente).

13.30. *Fraxinus* (Doñana): $0,48 \text{ año}^{-1}$; *Fraxinus* (Sauceda): $1,41 \text{ año}^{-1}$; *Cistus* (Doñana): $0,16 \text{ año}^{-1}$; *Cistus* (Sauceda): $0,36 \text{ año}^{-1}$. La mayor humedad en la Sauceda acelera la descomposición de la hojarasca de las dos especies. La hoja más esclerófila de la jara se descompone con mayor dificultad que la del fresno.

13.31. (a) La producción primaria bruta (PPB) del ecosistema corresponde a la suma de la energía fijada en la fotosíntesis por *Spartina* y la fijada por las algas: $36.380 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$. La producción primaria neta (PPN) es la fracción de ésta que es disponible para los siguientes niveles tróficos. En nuestro caso: $8205 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$. (b) La PPN representa el 1,37% de las $600.000 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ que provienen de la radiación solar. (c) Existen dos niveles de productores secundarios: los herbívoros y detritívoros (insectos e invertebrados detritívoros) producen $171 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$; mientras que los carnívoros (arañas y cangrejos) producen $11 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$. (d) Insectos: 26,6%, cangrejos carnívoros: 19,4%. (e) *Spartina*: $27.995 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ (el 81% de la producción primaria bruta), arañas carnívoras: $23 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$ (el 82% de la PSB). (f) Entre otras posibles transferencias es seguro que todos los compartimentos (y no sólo *Spartina*) presentan un flujo de energía hacia las bacterias descomponedoras, ya que cualquier organismo produce detritos y, eventualmente, muere y es descompuesto por éstas.

13.32. (a) $Q_{10,\text{total}} = 2,3$, $Q_{10,\text{raíces}} = 2,1$, $Q_{10,\text{hojarasca}} = 3,5$, $Q_{10,\text{MOS}} = 2,9$; la respiración de la hojarasca es claramente la más sensible a la temperatura. (b) Todos los modelos de cambio climático predicen un aumento de la temperatura del orden de 5°C en promedio para el presente siglo (véanse los capítulos 2 y 15). Si la respiración del suelo se multiplica por 2,3 cada 10°C de aumento térmico, hemos de esperar un aumento muy considerable de la respiración (del 52% si consideramos el valor obtenido en este estudio). Esto hará aumentar notablemente la respiración de los bosques, probablemente a una tasa mucho mayor que la fotosíntesis, cuya Q_{10} sabemos que es menor, por lo que se reducirá el crecimiento de los bosques y su capacidad de absorber carbono. Esto crearía una retroalimentación positiva sobre el cambio climático, ya que haría disminuir la capacidad de los bosques de tamponar el aumento en la concentración de CO_2 en la atmósfera. Sin embargo, hay que considerar también otros aspectos. En ecosistemas mediterráneos, como el considerado en este problema, el agua es a menudo el factor limitante (tanto de la respiración como de la fotosíntesis) y, por tanto, hemos de conocer también como afectará el cambio climático a la disponibilidad de agua en el suelo, y cómo las variaciones en ésta afectarán a los procesos implicados en el balance de carbono de los bosques.

13.33. (a) *O. meridionalis*, 0,42; *O. validus*, 0,41; *A. conspicuus*, 0,75; *A. hodgsoni*, 0,68; *Perknaster* (adulto), 0,81; *Perknaster* (juvenil), 0,77; *A. mcmurdensis*, 0,61; conjunto de la comunidad, 0,59. (b) $0,81 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$.

CAPÍTULO 14

14.15.

Flujo ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)	N	P	K	Ca	Mg
Retorno	26,7	2,2	36,1	34,9	4,2
Retención	3,3	0,9	2,9	11,4	0,7
Absorción	30,0	3,1	39,0	46,3	4,9
Requerimiento	37,3	3,6	20,1	35,9	3,5
Reciclaje	7,3	0,5	-18,9	-10,4	-1,4
Reciclaje/Requerimiento	0,20	0,14	-	-	-

14.16. (a):

Flujo ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$)	N	P	K	Ca	Mg
(k) Retorno = e + f + g	7,30	0,33	4,06	9,54	1,77
(l) Retención = a + b	2,84	0,18	1,33	2,18	0,27
(m) Absorción = k + l	10,14	0,51	5,39	11,72	2,04
(n) Requerimiento = l + c + d	13,11	0,74	4,61	7,39	1,38
(o) Reciclaje = n - m	2,97	0,23	-0,78	-4,33	-0,66
(p) Reciclaje/Requerimiento	0,23	0,31	-	-	-
(q) Balance = h + i - j	0,23		0	0,10	0,04
(r) Fuente externa = q / n	0,02		0	0,01	0,03

(b) Observamos que la proporción de nutrientes procedentes de fuera del ecosistema es muy baja, de 1-3%. Si no provienen de fuera del ecosistema, obligatoriamente han de proceder de dentro, mayoritariamente de la mineralización de la materia orgánica del suelo, aunque también tendríamos que considerar la meteorización de la roca madre, fuente importante en algunos casos.

14.17. Hay una clara tendencia a que la relación entre biomasa subterránea y biomasa aérea sea mayor en bosques pobres en nutrientes. Las concentraciones de nutrientes en la biomasa aérea (cociente entre el contenido de nutrientes de esa biomasa y la biomasa total) son siempre más altas en los bosques sobre sustratos relativamente ricos (particularmente en el caso del P), excepto en aquellos casos en que las relaciones entre biomasa subterránea y biomasa aérea son muy altas (localidades C, D y E en Venezuela). Estos datos parecen sugerir una limitación por nutrientes, ya que sobre los sustratos más pobres los bosques o bien presentan concentraciones más bajas de nutrientes, o bien presentan una ratio biomasa subterránea:biomasa aérea muy elevada. Dado que las hojas son los únicos órganos capaces de asimilar CO_2 , mientras que las raíces básicamente abastecen a las partes aéreas con agua y nutrientes, tener una

elevada ratio entre biomasa subterránea y biomasa aérea implica tener que invertir mucho más tejido en crear estructura (raíces) para una misma cantidad de tejido productor (hojas).

14.18. (a) LC: $279 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ (21,9% de la precipitación), RP: $237 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$ (22,6% de la precipitación).
(b), (c) y (d) Unidades: kg elemento·ha⁻¹·año⁻¹:

	PO_4^{3-}	Cl^-	SO_4^{2-}	NO_3^-	NH_4^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+	K^+
LC (protegido)									
(b) Dep. global	0,13	10,08	7,97	4,98	5,70	9,20	1,08	5,33	1,72
(c) TR + EC	0,62	17,49	9,54	3,42	3,79	14,59	2,97	6,22	18,27
(d) TR neto	0,49	7,41	1,57	-1,56	-1,91	5,39	1,89	0,89	16,55
RP (expuesto)									
(b) Dep. global	0,14	11,48	8,10	5,14	5,56	7,35	1,04	5,20	1,75
(c) TR + EC	0,41	20,72	12,16	5,54	6,31	17,17	3,23	7,63	28,17
(d) TR neto	0,27	9,24	4,06	0,40	0,75	9,82	2,19	2,43	26,42

(e) Los aportes por deposición global son similares en las dos localidades. Por el contrario, la trascolación neta es sistemáticamente superior (excepto para el P) en la localidad más expuesta (RP). Aunque habría que confirmarlo con otros métodos, es de suponer que la deposición seca sea superior en el sitio más expuesto y que esto se traduzca en unos mayores aportes de nutrientes causados por la contaminación industrial o agrícola.

14.19. (a)

Cuenca	$P (\text{mm}\cdot\text{año}^{-1})$	$Q (\text{mm}\cdot\text{año}^{-1})$	$E_A (\text{mm}\cdot\text{año}^{-1})$
Prades	547	41	506
Montserrat	891	312	579
Severn	2510	1904	606
Hubbard Brook	1403	876	527

(b) En Prades, la más árida de las cuencas, E_A está muy correlacionada con P , mientras que Q lo está menos, ya que el exceso de lluvia de los años más lluviosos se evapora. Contrariamente, en las cuencas de zonas más húmedas (Severn y, especialmente, Hubbard Brook), E_A es prácticamente constante entre años, mientras que Q está muy correlacionada con P : el exceso de lluvia de los años más lluviosos va a parar a los ríos. La cuenca del Montseny se encuentra en una situación intermedia, quizás más cercana a las cuencas húmedas.

(c) Expresemos las medias que hemos calculado en el apartado (a) en relación a la evapotranspiración potencial, E_T . Estas nuevas variables vienen a ser las mismas variables hidrológicas normalizadas con respecto a la demanda evaporativa del lugar. Cuando $P/E_T < 1$ (cuencas de sitios áridos, Prades) el agua

de lluvia se emplea esencialmente en satisfacer la demanda evaporativa, con lo que hay poco drenaje. La cuantía de éste depende en estos casos fundamentalmente de como se distribuye la lluvia a lo largo del año (muy repartida, en grandes episodios,...). Cuando $P/E_T > 1$ (cuencas de sitios húmedos, como Severn y Hubbard Brook) la demanda evaporativa se satisface siempre (E_A/E_T cercano a 1) y el exceso de agua es drenado. El Montseny se encuentra en una situación intermedia, con un cociente P/E_T cercano a la unidad; no es posible satisfacer completamente la demanda evaporativa porque las lluvias no se distribuyen uniformemente a lo largo del año y no pueden ser aprovechadas íntegramente por la vegetación.

14.20. (a) Inmediatamente después de la tala, E_A se redujo en unos $350 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$. Esta reducción ha ido disminuyendo con el tiempo, pero al cabo de 20 años todavía quedaba un cierto efecto (reducción de alrededor de $30 \text{ mm}\cdot\text{año}^{-1}$). (b) En los años anteriores al experimento W3 tenía una E_A promedio 78 mm superior a la de W2. Este valor lo debemos descontar de las diferencias observadas entre cuencas, ya que es atribuible a las características particulares de éstas. Si lo hacemos obtenemos una estimación de la reducción de la evapotranspiración ocasionada por la tala. Vemos que el efecto es muy importante en los primeros 4 años, se mantiene de forma apreciable hasta 12 años después de la tala, pero más adelante ya no es visible. De hecho, en los últimos años parece que W2 alcanza una E_A superior (en comparación a W3) a la que tenía antes de la tala experimental.

14.21. (a)

Ión	W2 (experimental)			
	(kg·ha ⁻¹)	1965	1966	1967
Ca ²⁺		10,8	76,7	85,5
Mg ²⁺		2,22	16,1	17,1
K ⁺		1,14	22,8	33,5
Na ⁺		5,21	18,0	17,4
Al ³⁺		1,32	17,8	22,6
NH ₄ ⁺		0,84	0,83	0,57
NO ₃ ⁻		5,63	457	599
SO ₄ ²⁻		40,7	45,2	41,9
Cl ⁻		3,23	10,6	8,49
HCO ₃ ⁻		4,79	1,19	0,00

Dado que la escorrentía también aumentó a causa de la tala, el aumento en las exportaciones totales es todavía mayor al que veíamos considerando sólo las concentraciones. Si quisieramos afinar un poco más po-

dríamos utilizar los cambios en la escorrentía en la cuenca control (W6) para normalizar las salidas de W2, ya que los años 1966 y 1967 fueron claramente más lluviosos que el 1965. En cualquier caso, el espectacular aumento en las exportaciones de casi todos los iones (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , Na^+ , NO_3^- , Cl^-) responde a la mineralización de los restos de tala y posterior lavado de los iones resultantes. En el caso del Cl^- como mínimo parte del aumento observado se debe a la aplicación de un herbicida clorado a la cuenca después de la tala para impedir una recuperación rápida de la vegetación. El hecho que la concentración de amonio tienda a disminuir después de la tala se debe a que en ausencia de vegetación casi todo es oxidado a nitrato y, en cualquier caso, su pequeño decremento es más que compensado por el gran aumento en las exportaciones de nitrato. La disminución en la concentración de ión bicarbonato está relacionada con la disminución en el pH de la escorrentía que se produjo después de la tala. Esta acidificación explica el aumento en la concentración de Al^{3+} . El sulfato es el único ión correspondiente a un nutriente importante cuya concentración en la escorrentía (aunque no las exportaciones totales) disminuye después de la tala.

14.22. (a) La evapotranspiración real (precipitación – escorrentía) es de $519,8 \text{ l}\cdot\text{m}^{-2}$ en l'Avic, $574,7 \text{ l}\cdot\text{m}^{-2}$ en TM9 y $690,9 \text{ l}\cdot\text{m}^{-2}$ en TM0.

(b) En $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$

Avic			TM9			TM0			
Entrada	Salida	Balance	Entrada	Salida	Balance	Entrada	Salida	Balance	
K	1,79	0,67	1,12	1,44	0,32	1,76	0,92	0,84	
Ca	6,61	34,60	-27,99	10,21	14,76	-4,55	10,32	13,54	-3,22
Mg	0,70	4,29	-3,59	1,04	5,72	-4,68	1,07	5,39	-4,32
N	3,24	0,03	3,21	5,24	0,05	5,19	5,68	0,06	5,62
S	4,10	6,58	-2,48	6,25	9,27	-3,02	6,46	9,24	-2,78

Las tres cuencas retienen fuertemente casi todo el N atmosférico, el cual usan para producir nueva biomasa vegetal. El K también es retenido aunque en menor proporción. Hemos de considerar que en este caso existe otra fuente adicional de K, además de la atmosférica: la meteorización de la roca. Calcio y magnesio son exportados en gran cantidad; el exceso sobre la precipitación procede también de la meteorización de la roca. Hay también una exportación neta de S. En este caso el exceso no puede proceder de la roca, puesto que ésta casi no contiene S, sino que, seguramente, proviene de la deposición seca de S (aerosoles que impactan en la vegetación).

14.23. (a)

	N	P	S	Ca	Mg	K
Madera	37,4	1,6	3,5	57,5	7,2	19,5
Corteza	25,5	0,6	2,5	99,4	3,6	3,4
Hojas	26,8	1,7	2,9	18,3	5,1	7,9
Ramas	52,6	3,8	5,8	127,2	12,6	33,4
TOTAL	142,3	7,7	14,7	302,4	28,5	64,2

Para todos los elementos, la fracción con mayor mineralomasa es la de ramas. La menor cantidad de ramas respecto a la de madera se compensa con una mucha mayor cantidad de nutrientes en las ramas. La segunda fracción más importante es la de madera (para N, S, Mg y K), la de hojas (para el P) y la corteza (para el Ca).

(b) Para el incendio de baja intensidad tenemos:

Proporción quemada	N	P	S	Ca	Mg	K
Madera	0	0	0	0	0	0
Corteza	0	0	0	0	0	0
Hojas	0,8	21,5	1,3	2,3	14,6	4,1
Ramas	0,2	10,5	0,8	1,2	25,4	2,5
TOTAL	32,0	2,1	3,5	40,0	6,6	13,0

Y para el de alta intensidad:

Proporción quemada	N	P	S	Ca	Mg	K
Madera	0,5	18,7	0,8	1,7	28,7	3,6
Corteza	0,5	12,7	0,3	1,2	49,7	1,8
Hojas	1	26,8	1,7	2,9	18,3	5,1
Ramas	1	52,6	3,8	5,8	127,2	12,6
TOTAL	110,8	6,6	11,6	223,9	23,1	52,7

(c) El requerimiento es la suma de la retención en troncos y ramas más los nutrientes de las hojas del año. La primera cantidad nos la proporciona el enunciado ($2,3 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$), aunque no sabemos que proporción corresponde a troncos, cuál a corteza y cuál a ramas. Si suponemos que es la misma proporción que en la biomasa (60,2% en troncos, 17,0% en corteza y 22,8% en ramas) tendríamos una retención de $1,4 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ en troncos, $0,4 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ en corteza y de $0,5 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$ en ramas. La segunda cantidad no la sabemos. Si fuera una especie caducifolia, entonces la biomasa de hojas sería equivalente a la producción anual de hojas. En nuestro paso podemos suponer, sin equivocarnos demasiado, que la vida media de las hojas es de un año, por lo que la producción anual de hojas debe ser de alrededor de $2,2 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$.

	N	P	S	Ca	Mg	K
Aporte incendio baja intensidad	0	2,1	3,5	40,0	6,6	13,0
Aporte incendio alta intensidad	0	6,6	11,6	223,9	23,1	52,7
Requerimiento	31,8	1,92	3,5	30,8	6,2	10,4

Los aportes extra de nutrientes del incendio de baja intensidad son del mismo orden de magnitud que el requerimiento de los pinos. Por lo tanto, es un aporte de nutrientes que puede ser perfectamente aprovechado. El aporte del incendio de más intensidad es mucho mayor que los requerimientos y, aún suponiendo que la vegetación pueda crecer al mismo ritmo que antes del fuego, no podrá absorber todos los nutrientes el primer año, con lo que, probablemente, una parte importante de los nutrientes se perderá por disolución en cenizas en el agua de escorrentía.

14.24. En todos los casos hay un incremento inicial que corresponde, fundamentalmente, al crecimiento de las hojas. Este incremento es mucho más rápido en la especie caducifolia (*A. monspessulanum*). Después de alcanzarse el máximo el contenido disminuye a causa de la disminución en la concentración de nutrientes en las hojas producto de la retranslocación de éstos a otros tejidos de la planta. La retranslocación la podemos estimar simplemente como cien menos el contenido de nutrientes en las hojas en el momento de la caída respecto al máximo. En este caso es mucho mayor en *A. monspessulanum* (61% para el N y 74% para el P) que en *Q. rotundifolia* (16% para el N y 15% para el P). Dado que las especies caducifolias pierden las hojas (y los nutrientes contenidos en ellas) con mayor frecuencia, tiene sentido que los reciclen en mayor medida que las especies perennifolias.

14.25. $80 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ de N, $132 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ de P_2O_5 y $72 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ de K_2O .

14.26. No existe ninguna combinación de los tres fertilizantes que proporcione, exactamente, las cantidades deseadas. Por tanto, para alcanzar, como mínimo, las cantidades requeridas de los tres nutrientes tendremos que añadir alguno en exceso.

14.27. Septiembre 2001: 0,13 km; enero 2002: 1,79 km; junio 2002: 0,32 km. Observemos que existe una importante variabilidad entre fechas de muestreo, de más de un orden de magnitud. Los factores que más influyen en la capacidad de retener o procesar nutrientes son la temperatura del agua y el caudal del río. En este ejemplo el factor más importante es la temperatura del agua.

14.28.

Biomasa en el año 10 ($\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$)	Salidas hidrológicas y exportaciones de nutrientes con los restos ($\text{kg P}\cdot\text{ha}^{-1}$)	Años hasta alcanzar de nuevo la biomasa inicial
Restos <i>in situ</i>	69,0	1,8
Quema	66,0	2,7
Retirada restos	56,5	5,2

El encinar crece más si se dejan los restos de tala allí mismo. El crecimiento menor se obtiene cuando se retiran los restos. La razón de este resultado no es más que la pérdida de P del ecosistema. En el caso de la retirada de los restos eliminamos los $5,2 \text{ kg P}\cdot\text{ha}^{-1}$; en el caso de la quema se pierde con el agua de escorrentía el 52% de esa cantidad; en el caso de dejar los restos allí mismo las pérdidas se reducen al 35%. Con el sistema de dejar los restos *in situ* podríamos realizar este tratamiento comercial cada 50 años de forma sostenida; mientras que en los otros dos casos la rotación debería ser más larga.

14.29. (a) $X_1 = 300 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$, $X_2 = 600 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$ y $X_3 = 10 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$. (b) $X_1 = 319,8 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$, $X_2 = 639,6 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$ y $X_3 = 10,6 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$. (c) $X_1 = 342,2 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$, $X_2 = 556,4 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$ y $X_3 = 11,4 \text{ kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$.

14.30.

	$\text{kg N}\cdot\text{ha}^{-1}$				
	$t = 0$	$t = 30 \text{ días}$	$t = 365 \text{ días}$	$t = 3650 \text{ días}$	equilibrio
X_1	300	313,10	353,15	329,07	319,8
X_2	600	600,05	603,86	630,43	639,6
X_3	70	56,84	12,99	10,50	10,6

Al cabo de 10 años todavía no se ha llegado al equilibrio. Estos procesos llevan tiempo y a menudo nunca se alcanza la situación de equilibrio ya que las condiciones ambientales cambian antes que éste pueda alcanzarse. Obsérvese que algunos compartimentos (por ejemplo, X_3 en este caso) se acercan al equilibrio más rápidamente que otros.

- 14.31. (a) $X_1 = 0,25\%$, $X_2 = 28,32\%$ y $X_3 = 71,43\%$. (b) $X_1: 0,5$ días, $X_2: 56,64$ días, $X_3: 142,86$ días.
(c) $X_1 = 18,58\%$, $X_2 = 28,32\%$ y $X_3 = 53,10\%$.

14.32. (a) Cuando no hay mezcla vertical la producción va disminuyendo porque desaparecen los nutrientes de la zona fótica. En poco más de un año se detiene la producción primaria. (b) Con mezcla vertical se van inyectando periódicamente nutrientes a la zona iluminada, con lo que la producción se mantiene prácticamente constante, aunque la tendencia es decreciente. La razón última de la leve disminución que se produce en la producción es que una parte de los nutrientes se pierde en el sedimento del lago y deja de estar disponible para los organismos. El lector puede comprobar este hecho eliminando la sedimentación del hipolimnion al fondo, en cuyo caso la productividad se mantiene constante o incluso aumenta. En situaciones reales, los lagos tienen entradas externas de nutrientes (aportes de los ríos, por ejemplo), lo cual les permite mantener la fertilidad.

14.33.

Sedimentación EPI (sem. ⁻¹)	Prod. acumulada semana 48 (g·m ⁻²)	Prod. acumulada semana 96 (g·m ⁻²)	Diferencia (semanas 96 – 48) (g·m ⁻² ·año ⁻¹)
0	9,858	26,039	16,181
0,01	8,422	20,812	12,390
0,02	7,234	16,919	9,685
0,04	5,463	11,873	6,410
0,08	3,338	6,602	3,264

La producción primaria disminuye con la tasa de sedimentación del plancton. La razón estriba simplemente en la retirada de los nutrientes contenidos en el fitoplancton y en el zooplancton de la zona iluminada. En lagos oligotróficos el plancton debe presentar una elevada flotabilidad para garantizar su permanencia en la columna de agua; de otra forma, su producción primaria no compensaría las pérdidas por sedimentación.

- 14.34. (a) Entraron $19,2 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ de nutriente, de los cuales $8,9 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ fueron a parar al sedimento del lago. El coeficiente de retención del P es, pues, del 46,2%.

(b)

Out EPI (año^{-1})	Retención en el embalse (%)
0,01	60,5
0,05	53,8
0,10	46,2
0,15	40,8

Esta tendencia es la que precisamente se observa en el embalse de Sau: los años en los que hay más renovación de agua (caudales más altos) la retención de P en el sedimento es menor.

14.35. Verano: el 4,2% NO_3^- , el 24,4% N particulado, el 50,1% N orgánico disuelto y el 21,3% NH_4^+ . Invierno: el 40,2% NO_3^- , el 12,7% N particulado, el 23,0% N orgánico disuelto y el 24,1% NH_4^+ . En verano hay muy poco NO_3^- , ya que el balance entre asimilación y nitrificación (g_1/g_5) es claramente favorable a la primera. Esto comporta que una cantidad importante del N forme parte de organismos (N particulado). En invierno, con una reducción de la producción primaria (probablemente limitada por la falta de luz), se produce una gran acumulación de N en forma de nitrato.

CAPÍTULO 15

15.17. Atmósfera: 3,5 años; vegetación: 4,7 años; suelos: 25,0 años. Hemos usado el promedio de los flujos de entrada y de salida para estimar los flujos a través de cada compartimento en el equilibrio. En realidad sabemos que no nos encontramos en el equilibrio, puesto que la concentración de CO_2 en la atmósfera aumenta año tras año.

15.18. El aumento en la evaporación se traducirá en un aumento global en las precipitaciones (aunque localmente puede no ser así). Esto incrementará globalmente el caudal de los ríos y la transpiración de la vegetación. En conjunto, se producirá una aceleración del ciclo del agua. Sin embargo, el aumento de las precipitaciones puede tener diferentes efectos regionalmente. En zonas relativamente áridas es probable que la mayor disponibilidad de agua sea empleada fundamentalmente en aumentar las tasas de transpiración. En regiones más húmedas, puesto que las necesidades evaporativas de las plantas ya están satisfechas, el exceso de agua disponible será eliminado por el sistema de drenaje (escorrentía superficial y infiltración).

15.19. (a) Se observa un claro aumento en la concentración de CO_2 entre 1995 y 2004, de aproximadamente 0,15 ppmv CO_2 por mes o, lo que es lo mismo, 1,8 ppmv CO_2 por año. **(b)** Globalmente, en primavera-verano la fotosíntesis es mayor que la respiración; es decir, la vegetación actúa como un sumidero neto de CO_2 . En invierno, en cambio, muchos bosques pierden las hojas (y, por tanto, no realizan la fotosíntesis) y, a gran escala, domina la respiración (especialmente producto de la descomposición en el suelo), por lo que la biosfera se convierte en una fuente neta de CO_2 . Recordemos que la mayor parte de la vegetación terrestre se halla en el hemisferio norte. De lo anterior se deduce que la amplitud de la oscilación intraanual en la concentración de CO_2 atmosférico es una medida de la actividad de la Biosfera en general y del crecimiento de los bosques en particular. Durante los últimos 10 años esta amplitud se ha mantenido aproximadamente constante alrededor de 6 ppmv CO_2 . Se sabe, sin embargo, que la amplitud de las oscilaciones aumentó entre 1958 y mediados de la década de 1990.

15.20. (b) En el año 2000: 14,1 °C.

En el año 2050: A1B, 16,1 °C; A1T, 15,7 °C; A1F1, 16,5 °C; A2, 16,1 °C; B1, 15,6 °C; B2, 15,5 °C.

En el año 2100: A1B, 18,0 °C; A1T, 16,5 °C; A1F1, 20,8 °C; A2, 19,5 °C; B1, 16,2 °C; B2, 17,0 °C.

En el año 2050, casi independientemente de lo que hagamos, la temperatura será de entre 15,5 y 16,5 °C, lo cual representa un aumento respecto la temperatura actual de 1,4-2,4 °C. En el año 2100 el rango de variación en la temperatura es mayor (16,2-20,8 °C), lo que representa un incremento respecto el año 2000 de 2,1-6,7 °C.

15.21. (a) Si la concentración disminuye exponencialmente con el tiempo, el forzamiento radiativo (R) entre el tiempo 0 y t' se puede calcular como la integral del producto de la eficiencia radiativa y la cantidad de gas restante

$$R = \int_0^{t'} (\alpha \cdot m_0 \cdot e^{-k \cdot t}) dt = \alpha \cdot m_0 \cdot \int_0^{t'} e^{-k \cdot t} dt = \frac{\alpha \cdot m_0}{-k} \cdot [e^{-k \cdot t}]_0^{t'} = \frac{\alpha \cdot m_0}{-k} (e^{-k \cdot t'} - 1) = \frac{\alpha \cdot m_0}{k} (1 - e^{-k \cdot t'})$$

(b) Durante el primer año el gas B tiene un forzamiento radiativo mucho mayor (casi 5 veces) que el gas A; durante los primeros 10 años el gas B sigue teniendo un forzamiento radiativo acumulado 3,7 veces mayor que el gas A; el forzamiento radiativo (acumulado) de los dos gases se iguala al cabo de 100 años; más adelante se invierten los términos, y al cabo de 1000 años el gas A tiene un forzamiento radiativo (acumulado) doble que el del gas B. (c) Si realizamos los cálculos igual que en el apartado anterior obtenemos que durante los primeros 100 años el CFC-114 absorbe 1,57 veces más radiación que el CFC-115. Si integramos la absorción durante los primeros 1000 años observamos que la situación se invierte: el CFC-115 absorbe 1,22 veces más que el CFC-114. La peligrosidad de los CFCs radica tanto en su elevada eficiencia radiativa como en su larga vida media.

15.22. (a) En el año 2002 España tuvo unas emisiones de CO₂ un 44% superiores a las de 1990. La UE (con España) las incrementó en un 1,4% y sin España las redujo en un 1,7%. En términos absolutos: España: +8,3·10¹² g CO₂·año⁻¹ (+3,7% anual referido al año 1990); UE (con España): +5,9·10¹² g CO₂·año⁻¹ (+0,2% anual referido al año 1990); UE (sin España): -2,4·10¹² g CO₂·año⁻¹ (-0,1% anual referido al año 1990). Atendiendo al compromiso de aumentar sólo un 15% en España y de reducir un 8% en Europa, no parece que se vaya por el buen camino en ninguno de los dos casos. (b) Estados Unidos: +78·10¹² g CO₂·año⁻¹ (+1,6% anual referido al año 1990).

15.23. -19,2 °C. [Nota: se ha tomado una emisividad $\epsilon = 1$ ya que suponemos que no hay ninguna sustancia en la atmósfera que reduzca la radiación infrarroja de la Tierra.]

15.24. (a) 608 W·m⁻². (b) -61,4 °C. En realidad Marte está algo más caliente porque en realidad sí que tiene atmósfera (aunque tenua) y ésta contiene algunos gases con efecto invernadero.

15.25. La precipitación anual no ha variado significativamente a lo largo del siglo XX ($R^2 = 0,08$) mientras que la evapotranspiración potencial sí ha aumentado a una tasa de 0,71 l·m⁻²·año⁻¹ ($R^2 = 0,79$). En cuanto a las temperaturas, la mínima no ha sufrido variación ($R^2 = 0,05$), mientras que la máxima ha aumentado a una tasa de 0,0186 °C·año⁻¹ ($R^2 = 0,77$) y la oscilación térmica a una tasa de 0,0159 °C·año⁻¹ ($R^2 = 0,83$). En resumen, el clima se ha vuelto más seco (llueve lo mismo pero la demanda evaporativa es mayor, 71 l·m⁻² en un siglo) y más caluroso durante el día (1,9 °C en un siglo), aunque no durante la noche.

15.26. Al principio la mayor parte del C está todavía en la atmósfera, que es donde ha ido a parar después de haber sido quemado. A largo plazo la mayor parte del C va a parar al océano profundo, aunque todos los compartimentos conservan un cierto aumento en el contenido de C (no proporcional al contenido total). Vale la pena indicar que en las simulaciones a más largo plazo empezaría a tener que considerarse algún otro flujo, como el enterramiento de C en los sedimentos oceánicos.

ΔC en cada compartimento en el año indicado respecto año 0 (en Pg C)					
	10	110	510	1010	2010
Terrestre	56	304	153	119	114
Atmósfera	830	345	160	127	123
Oc. superficial	95	50	26	21	21
Oc. profundo	20	301	662	733	742
TOTAL	1000	1000	1000	1000	1000

15.27. 2082 años, mucho mayor que el del C (problema 15.17). Hemos calculado el flujo de O₂ a partir del flujo medio de entrada y salida de C a la atmósfera de la Figura 15.2.

15.28. Preindustrial: $2,5 \cdot 10^7$ años; actual: $1,5 \cdot 10^7$ años.

15.29. (a) La concentración de N inorgánico en la solución del suelo aumenta en los suelos más antiguos, particularmente entre hace 2100 y 20.000 años, mientras que la de P sigue un patrón inverso. Puesto que el P proviene fundamentalmente de la meteorización de la roca madre, en suelos jóvenes el rápido desarrollo de la vegetación hace que este elemento sea relativamente abundante. Las entradas de N, en cambio, ocurren mayoritariamente por fijación biológica. Dado que al comienzo el N es el nutriente limitante, la fijación biológica se ve favorecida, lo cual causa un progresivo aumento en la concentración (y las pérdidas) de N durante el desarrollo de los suelos. El P parece ser el elemento limitante en suelos maduros. El hecho que tanto las concentraciones como las salidas de N sigan siendo elevadas durante millones de años sugiere que la fijación biológica sigue siendo elevada, lo cual no concuerda con la interpretación clásica según la cual la fijación biológica disminuye cuando el N deja de ser el nutriente limitante. (b) Si calculamos la relación entre N y P inorgánico en la solución del suelo y representamos su evolución temporal observamos que, efectivamente, en suelos relativamente jóvenes el N es limitante ($N:P_{\text{suelo}} < N:P_{\text{hojas}}$), mientras que en suelos viejos ocurre lo contrario ($N:P_{\text{suelo}} > N:P_{\text{hojas}}$).

15.30. (a) La producción de cereales per cápita aumentó durante las décadas de 1960 y de 1970 pero viene disminuyendo desde mediados de la década de 1980, mientras que la producción de carne per cápita aumenta exponencialmente. (b) Dado que hacen falta 5 kg de grano para obtener 1 kg de carne, basta con multiplicar por 5 la producción de carne para obtener la cantidad total de cereales consumidos por el ganado. El porcentaje de la producción de cereales dedicada a la producción de carne ha aumentado de un 40% en 1960 a casi un 57% en la actualidad. Buena parte de este incremento se ha producido desde 1980, y no muestra ningún indicio de detenerse. Es decir, no sólo disminuye la producción de cereales per cápita a nivel global sino que una proporción creciente de ésta no es utilizada para consumo humano directo sino en un alargamiento de la cadena trófica muy ineficiente desde el punto de vista energético.

15.31. A muy corto plazo, quizás no, puesto que los productores primarios estarían limitados por el N. A más largo plazo esperaríamos un aumento de los organismos fijadores de N que contribuiría a aumentar la disponibilidad de N y, por tanto, la producción primaria. Si se dobrara la disponibilidad de P, como sugiere el enunciado, esperaríamos que la producción primaria del océano también se dobrara (aproximadamente).

15.32. (a) El consumo de los tres tipos de fertilizantes creció linealmente hasta 1990; después disminuyó ligeramente o se estabilizó. La caída en el consumo fue debida a la crisis de los países de la antigua Unión Soviética y del Este Europeo. (b) Si calculamos la media del consumo de P entre 1990 y 2000 tenemos un valor de $33,2 \cdot 10^{12} \text{ g P}_2\text{O}_5 \cdot \text{año}^{-1}$. A esta tasa, las reservas durarían entre 109 y 241 años y las reservas potenciales entre 332 y 663 años. (c) Con la tasa de consumo más realista de $70 \cdot 10^{12} \text{ g P}_2\text{O}_5 \cdot \text{año}^{-1}$ las reservas

durarían 51-114 años y las reservas potenciales 157-314 años. Puesto que no existe ninguna otra fuente importante de P, es de esperar que a finales del siglo XXI o en el siglo XXII, o como mucho en el siglo XXIII, los fertilizantes de P escaseen seriamente, lo cual pondría en peligro la agricultura a escala mundial.

15.33.

Origen	μM			% del total	
	SO_4^{2-}	Cl^-	SO_4^{2-} marino	SO_4^{2-} en exceso	SO_4^{2-} en exceso
Africano	28,6	47,9	2,5	26,1	91
Europeo	38,9	29,4	1,5	37,4	96
Local	26,5	21,2	1,1	25,4	96
Oceánico	17,2	22,4	1,2	16,0	93

La mayoría de SO_4^{2-} que llega al Montseny (más del 90% para todas las procedencias) no es de origen marino. Observemos que es más abundante en las lluvias que proceden del continente europeo, lo cual indica su probable origen en emisiones biogénicas (combustión de carbón y petróleo). Las lluvias de este origen son también más ácidas que el resto. La procedencia con menor concentración de SO_4^{2-} es la oceánica, lo cual se corresponde con zonas con menor concentración de gases de S en la atmósfera. No todo el SO_4^{2-} en exceso que llega al Montseny es producto de la contaminación, sino que una pequeña parte es atribuible a polvo con minerales de SO_4^{2-} , como el yeso.

15.34. (a) El pH ha aumentado significativamente ($0,07$ unidades $\text{pH}\cdot\text{año}^{-1}$); la concentración media de excsO_4^{2-} ha disminuido significativamente ($-0,59 \mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$), al igual que las emisiones de SO_2 en España ($-68 \text{ Gg}\cdot\text{año}^{-1}$). (b) Podemos calcular los aportes como el producto entre la concentración de SO_4^{2-} (en exceso) y la precipitación, expresado, por ejemplo, en $\text{mol}\cdot\text{ha}^{-1}$. La disminución de los aportes de SO_4^{2-} con el tiempo es menos marcada que la disminución en la concentración media, aunque sigue siendo significativa ($-4,2 \text{ mol}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{año}^{-1}$). (c) Sí, la relación es significativa ($R^2 = 0,39$; $P = 0,015$). Globalmente estos datos sugieren una disminución de la contaminación por S en las últimas décadas del siglo XX. Este patrón ha sido observado en buena parte del hemisferio Norte, particularmente en países muy industrializados en los que las emisiones antrópicas de S (aunque no de otros contaminantes) han disminuido drásticamente (descenso en la utilización de carbón, uso de tecnologías más limpias...).

15.35. Las emisiones biogénicas de DMS contribuyen a enfriar la superficie terrestre unos $3,1^\circ\text{C}$.

15.36. (a) Al principio, cuando la luminosidad solar es baja, el planeta está frío y hay sobretodo margaritas oscuras (esp. A), las cuales contribuyen a calentar el planeta. Más adelante, con mayor luminosidad del sol, las margaritas claras (esp. C) aumentan en importancia, puesto que contribuyen a reflejar la luz del sol y a evitar que se caliente excesivamente el planeta. Las margaritas de color intermedio (esp. B) son cuantitativamente importantes a luminosidades intermedias, pero nunca dominan. (b) En principio, no producir el pigmento correspondiente supone un ahorro energético. Por tanto, en un planeta con otras margaritas (claras y oscuras), las margaritas de color intermedio actuarían como *free riders*, en el sentido que se verían beneficiadas por las modificaciones ambientales causadas por las otras especies sin contribuir a ellas en modo alguno. Sin embargo, es importante darse cuenta de que es improbable que este comportamiento desestabilice el sistema de regulación térmica del planeta, puesto que las margaritas de color intermedio sólo obtienen una ventaja selectiva cuando la radiación incidente es próxima a los valores para los que la regulación térmica no es necesaria. A temperaturas suficientemente extremas ser capaz

de acercar la temperatura ambiental al óptimo para el crecimiento (especies A y C del apartado anterior) siempre compensa el gasto energético de producir los pigmentos requeridos.

15.37. $X_1 = 466 \cdot 10^{15}$ g C; $X_2 = 1594 \cdot 10^{15}$ g C y $X_3 = 750 \cdot 10^{15}$ g C.

CAPITULO 16

16.2. (a) $y = C - (C/P) \cdot x$. (b) $y = 4 - 3 \cdot x$. (c) $y = 3 \cdot x$. (d) Ecuación indeterminada (es una recta vertical). (e) $y = 2$ (es una recta horizontal).

16.4. (a) $x = y^2/1,69$. (b) $x = 9/y^{2/3}$.

16.5. $35,1/x$.

16.6. $y = \sqrt{2} \cdot a \cdot z^{3/8}$.

16.7. $y = x^{2/3}$.

16.10. $y = x \cdot \log_{10} 2$.

16.11. $\log_{10} 4 / \log_{10} 2 = \ln 4 / \ln 2 = 2$.

16.12. 3311 años.

16.13. (a) $182 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$. (b) $92,1 \text{ m}$.

16.15. (a) Máximo en $x = 0,5$. (b) Máximo en $x = 1$, mínimo en $x = -1/3$. (c) No hay máximos ni mínimos, el punto $x = 0$ es un punto de inflexión. (d) Hay un punto crítico en $x = a/(2 \cdot b)$, en cual es un máximo si $b > 0$ y un mínimo si $b < 0$. (e) Máximo en $c = 10 \cdot \ln 5$.

16.16. Un cuadrado de 0,25 m de lado.

16.17.

(a) $\begin{bmatrix} 12 & 7 & 4 \\ 26 & 7 & 19 \\ 56 & 17 & 22 \end{bmatrix}$ (b) no es posible (c) $\begin{bmatrix} 3 & 6 & 9 \\ 30 & 43 & 56 \\ 3 & 4 & 5 \end{bmatrix}$ (d) $\begin{bmatrix} 3 & 12 \\ 18 & 48 \end{bmatrix}$ (e) $\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$ (f) $\begin{bmatrix} 2 & 0 & 1 \\ 2 & 4 & 0 \\ 5 & 2 & 2 \end{bmatrix}$ (g) no es posible

(h) $\begin{bmatrix} 6 & 13 \\ 21 & 53 \end{bmatrix}$ (i) $\begin{bmatrix} 96.300 & 9630 & 963 \\ 606.000 & 60.600 & 6060 \\ 54.300 & 5430 & 543 \end{bmatrix}$ (j) $\begin{bmatrix} 300 \end{bmatrix}$

16.21. Sistema inconsistente, que no admite solución.

16.22. $x_1 = 26, x_2 = -16, x_3 = 5$.

16.23. $x_1 = 11,33, x_2 = -6,17, x_3 = 3,67$.

16.24. $x_1 = 12, x_2 = -4,5, x_3 = -20,5, x_4 = 1,5.$

16.25. 23, 46 y 92 años.

16.27. (a) 0,64118. (b) 0,25753. (c) -0,86425.

16.28. 1,7320; se consigue resolviendo la ecuación $x^2 - 3 = 0$.

16.30. (a) 1/6. (b) 1/9.

16.31. (a) 0,000001. (b) 0,0294.

16.32. 1/23.

16.33. La baraja de mus tiene 40 cartas, de las cuales 8 son reyes (los reyes propiamente dichos y los treses). Las medias de reyes son 3 reyes y cualquier otra carta; se trata de una buena mano. Tendremos medias de reyes en aproximadamente una de cada 50 manos. La probabilidad exacta es $P(\text{medias de reyes}) = 0,01961$.

16.36. 1/5.

16.37. La probabilidad de padecer efectivamente la enfermedad habiendo dado positivo el test es únicamente de 0,000989. Por esta razón no se hacen tests generalizados de enfermedades raras, aunque se disponga de un buen test diagnóstico.

16.39. Promedio RC = 3,35 mm, promedio AD = 4,16 mm; mediana RC = 3,40 mm, mediana AD = 4,15 mm; variancia RC = 0,052 mm², variancia AD = 0,234 mm²; desviación típica RC = 0,23 mm, desviación típica AD = 0,48 mm.

16.41. $t = 0,42, P = 0,34$. No hay diferencias significativas entre el control y el tratamiento.

16.42. $t = 2,53, P = 0,0177$.

16.44. Sí, la relación es velocidad = $469 \cdot \text{longitud}^{0,36}$, $R^2 = 0,82, P = 0,000027$.

16.46. $\chi^2 = 11,15$, *F. subrufa* y *F. rufibarbis* están segregadas la una de la otra con $P = 0,00084$.