

Ayuda didáctica

Modelos en ecología ¹

Rodolfo A. Golluscio, Pablo A. Roset, Osvaldo E. Sala y José M. Paruelo

*Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas a la Agricultura (IFEVA).
Departamento de Ecología, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín
4453, 1417, Buenos Aires, Argentina*

Resumen. Los modelos suelen estar rodeados por un "halo de misterio" que restringe su uso. Nuestro objetivo es desmitificarlos, a fin de promover su difusión en la solución de los variados problemas que afrontan quienes deben manejar ecosistemas. Los puntos centrales de este artículo son los conceptos de modelo como simplificación de un sistema y de sistema como todo conjunto con dos o más partes interrelacionadas. Del análisis de esos conceptos se deduce que los problemas básicos, tanto para construir como para usar modelos, son la definición del sistema y la identificación de sus partes y de las interacciones entre ellas. No existe un único tipo de modelos ni un único método para construirlos: la estructura, el desarrollo y los alcances de cada modelo dependen estrechamente del problema que se quiere resolver con él. A modo de ejemplo se detallan las diferentes etapas que se siguieron para la construcción de un modelo, utilizado con fines didácticos, que simula la dinámica de la biomasa de los pastos en la estepa del Sudoeste de Chubut y su variabilidad en respuesta a diferentes condiciones ambientales. Se discute la necesidad de reformular supuestos básicos del modelo a fin de que sus resultados resulten más acordes con el conocimiento actual del sistema estudiado.

Abstract. Models are usually surrounded by an atmosphere of mystery that limits their use. Our aim is to end this myth in order to promote the diffusion of models as tools to solve the problems faced by ecosystem managers. The main points of this article are the concepts of a model as a simplification of a system, and system as a whole that contains at least two interrelated parts. The three basic problems of constructing and using models, which can be deduced from the analysis of those concepts, are the definition of the system, their parts, and the interactions among them. There is not a single kind of model or method to construct it: the structure, the construction, and the achievements of each model closely depend on the problem to be solved with it. As an example, this paper details the different steps followed to construct a model, used with educational purposes, which predicts the biomass dynamics of the steppe of SW Chubut, Argentina, and its variability in response to environmental conditions. We discuss some discrepancies between the results of the model and our knowledge of the system, and show how some of the basic assumptions must be reformulated.

Conceptos generales sobre modelos

Un modelo es una simplificación de un sistema. Cualquier fenómeno que tenga por lo menos dos partes e interacciones entre ellas puede ser considerado como un sistema. Este concepto de modelo incluye desde un simple dibujo hasta un complicado sistema de ecuaciones. Sobre esa base, el problema principal, tanto para el usuario como para quien construye modelos, es definir cuáles son

¹ Una versión resumida de este artículo fue publicada en Golluscio, Paruelo y Sala (1992). Proceder Agrotecnológico 1:46-57. Los interesados en una versión del modelo en diskette pueden dirigirse a los autores.

los límites, las partes y las interacciones más importantes en el sistema a estudiar.

Los límites

La definición de los límites espaciales, temporales y conceptuales de un sistema presenta más complicaciones que las que podría suponerse *a priori*. Un automóvil, por ejemplo, constituye un sistema, con componentes y límites discernibles. Sin embargo, las partes que lo conforman, como la batería o el radiador, también son sistemas más o menos complejos. Por otra parte, el automóvil es un componente de sistemas más grandes, como una playa de estacionamiento o la red caminera de un país. Es evidente entonces que cualquier sistema a estudiar forma parte de una jerarquía: está incluido en sistemas más grandes y, a su vez, está constituido por sistemas más pequeños. Somos nosotros quienes debemos decidir en qué nivel de dicha jerarquía centraremos nuestro interés. Esta decisión debe estar guiada por el problema a resolver. Una vez elegido el nivel jerárquico de interés, es necesario mantener en perspectiva su relación con los niveles superiores e inferiores. "Cada nivel de complejidad encuentra explicación a sus mecanismos en el nivel inferior y su significado en los niveles superiores" (Hall y Day 1977).

Las partes

En general, los modelos constan de diferentes clases de "partes": fuentes, destinos, variables de estado y variables de control. En ecología, la mayor parte de los modelos simula el flujo de energía o de alguna forma de materia (agua, nitrógeno, carbono, individuos, etc.) entre distintas partes del sistema: desde la o las fuentes hasta el o los destinos, pasando por las diferentes variables de estado. Las variables de control regulan la magnitud de los diferentes flujos mediante flujos de información, es decir sin necesidad de que a través de ellas circule la sustancia cuyo movimiento se simula. Por ejemplo, en el modelo de circulación de agua en el motor del automóvil, el agua del radiador y el agua en el motor son dos variables de estado mientras que la temperatura del agua del motor es una variable de control: ella determina que el termostato abra o cierre el flujo de agua entre el radiador y el motor.

Ningún modelo puede, ni debe, incluir todas las partes de un sistema, ya que dejaría de ser un modelo (Jørgensen y Koryavov 1990). Por otra parte, la implementación de modelos complicados puede traer aparejadas varias consecuencias: falta de datos, formulaciones matemáticas inmanejables, insuficiente capacidad de cálculo en las computadoras o falta de conocimientos respecto a determinados aspectos del modelo (Sklar et al. 1990). La elección de los atributos más relevantes del sistema es uno de los desafíos que enfrenta el modelador. No existen reglas inequívocas para tal elección: fundamentalmente es una cuestión de "sentido común" y de conocimiento del sistema a modelar, y debe estar orientada por el problema que se quiere resolver. Por ejemplo, si se quiere desarrollar un modelo que permita diseñar un sistema óptimo de refrigeración del motor de un automóvil, probablemente no se necesite considerar a la batería del vehículo como una parte relevante del sistema. Por el contrario, si lo que se quiere es desarrollar un modelo que permita minimizar los metros de cable utilizados en el automóvil será imprescindible incluir la batería como parte del sistema, pero probablemente pueda obviarse el radiador.

Las interacciones

No todas las partes de un modelo están vinculadas entre sí, ni todas las interacciones posibles son relevantes. Qué interacciones incluir en el modelo es un problema estrechamente vinculado a los objetivos del mismo. Por ejemplo, algunos automóviles rusos funcionan con la calefacción permanentemente encendida, lo cual no acarrea problemas cuando se los usa en su país de origen, pero ha dificultado mucho su exportación a Brasil. Los ingenieros que los diseñaron establecieron una interacción excesivamente simple entre el motor y la calefacción (si se enciende uno, se enciende la otra) y no asignaron al conductor el papel habitual de variable de control del encendido de la calefacción. Tal decisión probablemente obedezca a que en su país de origen la calefacción es imprescindible y, entonces, incorporar la posibilidad de controlar su encendido encarecería innecesariamente el vehículo.

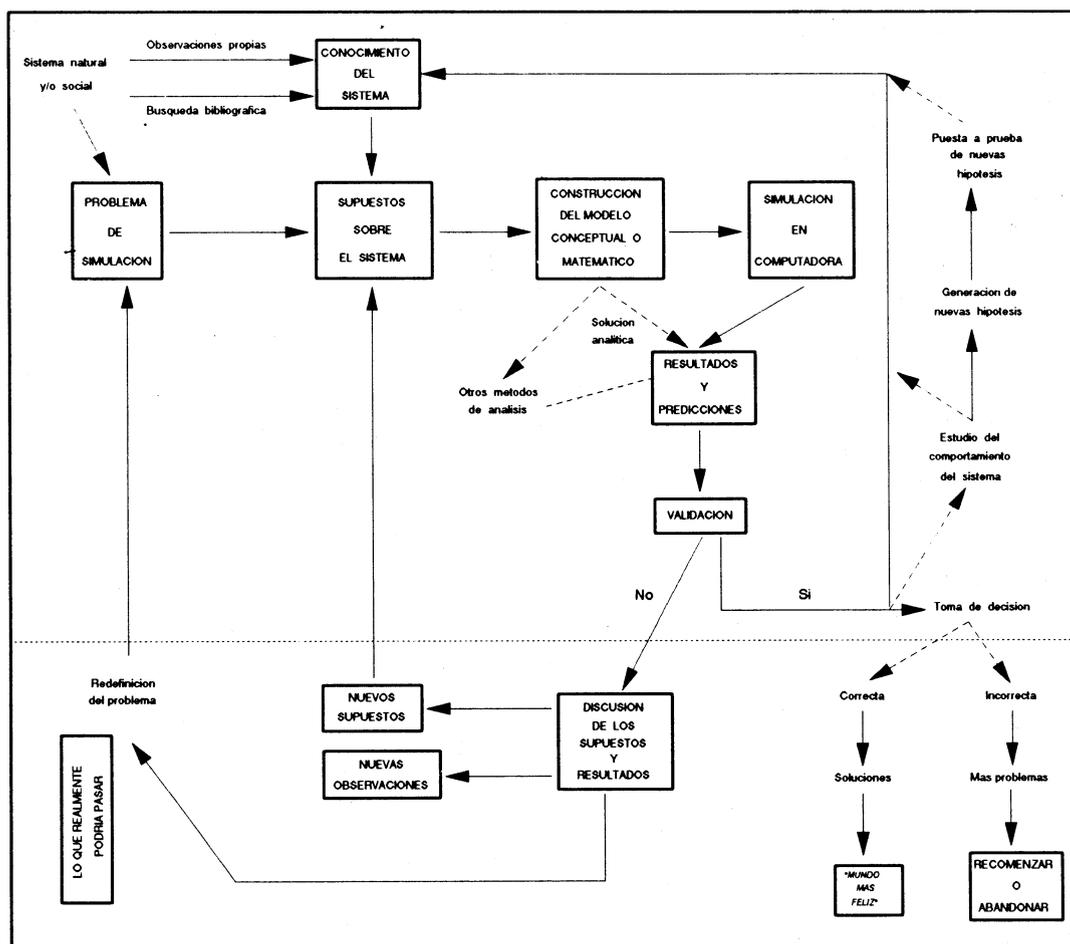


Figura 1. Modelo diagramático del proceso de construcción de modelos. Tomado de Hall y Day (1977).

Figure 1. Diagrammatic model of the construction process of models. From Hall and Day (1977).

¿Para qué sirven los modelos?

Los modelos resultan una herramienta valiosa en la generación de conocimiento y en la solución de problemas porque permiten comprender y optimizar sistemas más o menos complicados, descubrir propiedades emergentes de los mismos y generar hipótesis acerca de su funcionamiento. Por ejemplo, la creación de la Tabla Periódica de los elementos, modelo conceptual de la estructura físico-química de la materia, permitió en su momento concebir la existencia de elementos desconocidos hasta entonces.

Los modelos permiten, mediante ejercicios de simulación, predecir las consecuencias de acciones difíciles y hasta imposibles de implementar ya sea debido a sus costos en dinero, tiempo y/o trabajo o a que su ejecución puede poner en peligro la subsistencia de los sistemas reales. Valgan como ejemplo los modelos sobre los efectos de la guerra atómica, de la reducción de la capa de ozono o del aumento de la concentración de anhídrido carbónico en la atmósfera. Sin embargo, es preciso alertar contra la seducción de su uso indiscriminado, particularmente en el delicado aspecto de las predicciones generadas a partir de modelos. Que un modelo se ajuste bien a varios juegos de datos independientes de los usados para construirlo no permite afirmar que se ajustará bien a cualquier juego de datos. Los modelos no son la panacea: si bien ayudan a comprender la realidad, deben ser comparados frecuentemente con ella para comprobar que la representen adecuadamente. Un recurso muy valioso en ese sentido es la combinación del uso de modelos con la experimentación.

Finalmente, la construcción de modelos sencillos, su paulatina complicación y la discusión de

sus supuestos, son herramientas didácticas de gran utilidad, especialmente si se cuenta con el auxilio de computadoras. Por una parte, permiten reemplazar la experimentación "in vivo" por la experimentación numérica en clase (Geyer 1983). Por otra parte, ejercitan la estructura lógica del pensamiento, ayudan a comprender el sistema y permiten la generación de nuevas hipótesis (Hall y Day 1977, Golluscio et al. 1990).

¿Cómo se construyen los modelos?

El desarrollo de un modelo supone una serie de pasos sucesivos (Hall y Day 1977, Lauenroth y Kirchner 1986, Jorgensen y Koryavov 1990) (Figura 1). El primero de ellos es la definición del *objetivo* del modelo, en función de un problema claramente identificado. Posteriormente se deben definir los *límites* del sistema a modelar, sus *componentes* y procesos, los *supuestos* acerca de los mismos y la escala de tiempo y espacio en que se trabajará. Una vez caracterizado el sistema a analizar, se pueden construir modelos de complejidad creciente. El primero de ellos es un *modelo verbal*, es decir una descripción de la estructura del modelo. El segundo es un *modelo diagramático*, consistente en el diseño de un diagrama de flujo mediante alguno de los métodos corrientes (Forrester 1961, Odum 1972). El tercero es un *modelo matemático* que exprese en forma algebraica los flujos que relacionan las distintas componentes entre sí. A partir del modelo matemático, se elabora un *programa de computación* que permita realizar diversas *simulaciones*, una vez que se haya constatado la exactitud de las operaciones hechas por el programa y la ausencia de contradicciones entre los resultados del modelo y el "sentido común" o el sustento teórico disponible. Una herramienta clave en este último aspecto es el *análisis de sensibilidad*, mediante el cual se analiza la magnitud de los cambios en los resultados del modelo ante cambios en las condiciones iniciales o en los valores elegidos para los parámetros. La *validación* es el paso fundamental para probar la utilidad del modelo, en relación al objetivo propuesto, ya que permite evaluar la extrapolabilidad de sus resultados mediante la comparación entre éstos y datos de la realidad independientes de los utilizados para desarrollarlo. Tanto los análisis de sensibilidad como la validación pueden conducir a la *reformulación* del modelo, que puede incluir desde un replanteo de sus supuestos hasta la incorporación de supuestos nuevos o la realización de experimentos que permitan dilucidar interacciones entre variables no consideradas inicialmente (Figura 1).

La construcción de un modelo no resulta, sin embargo, de la sucesión lineal y automática de etapas. Prácticamente desde cualquiera de ellas se puede volver al comienzo: el problema de simulación (Figura 1). Por lo tanto, antes que una sucesión de etapas, la construcción de modelos supone una sucesión de iteraciones conducentes a una representación cada vez más fiel del sistema a modelar, y a una solución cada vez más satisfactoria del problema que dio origen al modelo, sin incurrir en aumentos exagerados de la complejidad. Además, el paso de una etapa a la siguiente depende en muchos casos de un adecuado nivel de conocimientos acerca del sistema a modelar. Por otra parte, no es obligatorio que los modelos contemplen todos estos pasos. En muchos casos, el problema que motiva el desarrollo de un modelo queda satisfactoriamente resuelto con un modelo verbal o bien con un modelo diagramático. Por ejemplo, el combate del *saguaipé* es una necesidad perentoria en muchas áreas del país. Un modelo diagramático del ciclo de ese parásito demuestra que, durante una parte de su ciclo, el *saguaipé* requiere la presencia de un caracol que sólo puede vivir en zonas muy húmedas. No hace falta desarrollar un modelo matemático para concluir que el combate del *saguaipé* se hace innecesario en donde no existen tales ambientes. En cambio, un modelo matemático será seguramente muy útil para determinar cuál es la densidad de caracoles a partir de la cual se justifica el uso de antiparasitarios.

El valor de los parámetros y la cuantificación de la influencia de las variables de control sobre los flujos pueden resultar de mediciones en el sistema, de la bibliografía o de meros supuestos. Los alcances del modelo planteado estarán muy ligados a la vía utilizada para definir estos valores. Las ecuaciones que relacionan flujos y variables (de estado o de control) pueden ser más o menos explicativas. Por ejemplo, en América del Norte, a latitudes mayores a los 30°, el límite altitudinal entre los bosques y los pastizales de altura disminuye 110 m por cada grado de latitud (Daubenmire 1954). En cambio, a partir de la misma latitud, en América del Sur dicho límite desciende 75 m por cada grado de latitud (Perelman, comunicación personal a partir de datos de Hueck (1978)). Como

consecuencia, si bien los dos *modelos descriptivos* de la variación del límite altitudinal entre bosques y pastizales han sido aceptablemente validados dentro de los límites definidos para cada uno, su extrapolación a otros sistemas arroja resultados erróneos. Sería mucho más explicativo, en cambio, un modelo que relacione la ubicación del mencionado límite altitudinal con una serie de factores ambientales que se modifican con la altura y determinan el tipo de vegetación: régimen de temperatura, insolación, vientos y precipitaciones pluviales y nivales. Este es un *modelo explicativo o mecanístico*, ya que ahonda en los mecanismos por los cuales una variable (altura) influye sobre otra (límite altitudinal). El mismo sería mucho más extrapolable a los dos subcontinentes ya que el perfil de aquellos factores en función de la altura es diferente en ambos.

Ejemplo: Modelo de la dinámica de la biomasa de los pastos en la estepa patagónica

A continuación se presenta un modelo sencillo con el objeto de mostrar cómo se desarrolla un modelo de simulación siguiendo los pasos esbozados en la Figura 1.

Objetivo

El objetivo específico del modelo es describir la dinámica de la biomasa verde y seca de los pastos en la estepa árida patagónica y analizar su comportamiento ante variaciones intra e interanuales de las condiciones ambientales. Un modelo de este tipo permitiría, por ejemplo, estimar la marcha anual de la productividad primaria neta aérea, estrechamente correlacionada, a su vez, con la carga animal (McNaughton et al. 1990, Oesterheld et al. 1992).

Características del sistema

El sistema a estudiar es la comunidad del pastizal de coirón amargo en el Sudoeste de Chubut, cuyas características estructurales y funcionales son aceptablemente conocidas (Soriano et al. 1976, 1980 y 1987, Soriano y Sala 1983 y 1986, Golluscio et al. 1982, Paruelo et al. 1988, Sala et al. 1989, Fernández Aldúncin et al. 1991). Esta comunidad está dominada por pastos (2/3 de la cobertura total) y arbustos (1/3 de la cobertura total) y presenta una alta proporción de suelo desnudo (40 a 60%). Sus temperaturas medias mensuales oscilan entre los 2°C en julio y los 14°C en enero. La precipitación anual se concentra en otoño e invierno y alcanza un promedio de alrededor de 150 mm.

Modelo verbal

Los supuestos del modelo verbal son:

- (a) La biomasa pasa sucesivamente por tres compartimentos: verde, seco y broza. En el modelo no se tiene en cuenta a la broza, que incluye a los compartimentos muerto y mantillo, porque presenta coeficientes de variación mucho más elevados que los compartimentos verde y seco, lo cual hace que su estimación sea mucho menos confiable (Soriano et al. 1976, Ares 1978, Fernández A. et al. 1991).
- (b) La temperatura y el contenido hídrico del suelo son los principales factores ambientales que controlan la dinámica de la biomasa. La marcha marcadamente estacional de ambos parámetros y el régimen mediterráneo de precipitaciones -cuando llueve hace frío y cuando hace calor no llueve- determinan que ni la radiación ni la disponibilidad de nutrientes puedan ejercer un efecto tan importante sobre la dinámica de la biomasa.

Partiendo de la descripción del ecosistema y de los supuestos realizados podemos desarrollar un modelo verbal del mismo. El CO₂ atmosférico (ATMOSFERA1) es fijado en la biomasa verde (BIOVERDE) mediante el proceso de *productividad primaria neta aérea* (Flujo F_{av}). Este proceso es controlado por la cantidad de biomasa verde existente y por otras dos variables de control: la temperatura y el contenido hídrico del suelo. La biomasa verde se transforma en biomasa seca (BIOSECA) en el proceso de *senescencia* (Flujo F_{vs}), flujo controlado por la cantidad de biomasa verde presente, la temperatura y la disponibilidad de agua. Este flujo resulta de la combinación de la senescencia debida a la fenología de los pastos con la senescencia inducida por el déficit hídrico. La

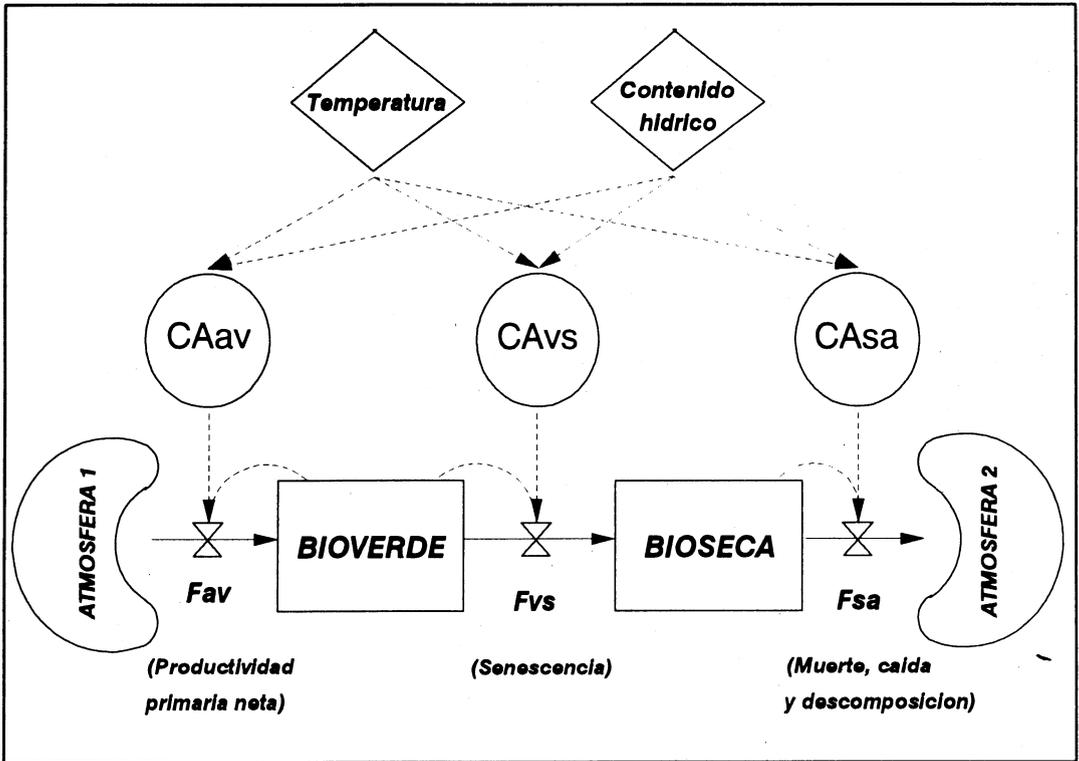


Figura 2. Modelo diagramático de los componentes y los flujos de materia e información en la estepa del Sudoeste de Chubut.

Figure 2. Diagrammatic model of components and fluxes of matter and information in the steppe of SW Chubut.

biomasa seca se transforma en CO_2 , que regresa a la atmósfera (Flujo F_{sa}). Este flujo resulta de la sucesión de 3 flujos distintos: la transformación del material seco en material muerto en pie, la caída de éste al suelo y su posterior descomposición (Bertiller y Defossé 1990). Estos procesos son función de la cantidad de material seco presente, el agua disponible y la temperatura. El destino final para el CO_2 producido es la atmósfera (ATMOSFERA2).

Modelo diagramático

La Figura 2 representa el diagrama de flujo del modelo mediante los símbolos pictóricos propuestos por Forrester (1961). Cada uno de los compartimentos antes definidos (BIOVERDE y BIOSECA) constituye una *variable de estado* (rectángulos). El conocimiento de los valores que asumen en un instante determinado brinda información acerca del estado del sistema en dicho momento. Las flechas llenas representan los *flujos de materia* entre variables de estado. Dichos flujos varían de acuerdo al *flujo de información* (flechas punteadas) proveniente de las *variables de control* temperatura y agua (cajas romboidales). En muchos casos las variables de estado pueden actuar además como variables de control. La atmósfera constituye a su vez *fuentes y destino* del CO_2 (formas arruñadas) y se la considera infinita.

Este modelo está emparentado con el desarrollado por Ares (1978) con el objetivo de evaluar la influencia de distintos regímenes de pastoreo sobre la dinámica de la biomasa en el mismo sistema. Aquel modelo constaba de diez variables de estado porque no sólo le interesaba la dinámica de la biomasa de 3 especies vegetales (*Poa ligularis*, *Stipa speciosa* y *Stipa humilis*) sino que incluía la biomasa muerta en pie de las tres especies y la broza de toda la comunidad. Como contrapartida, dado que no tenía por objetivo evaluar la influencia de las variables ambientales sobre la dinámica de la biomasa, no incluía ningún factor abiótico como variable de control.

Modelo matemático

Supuestos del modelo matemático. a) Se simulan intervalos de un año, comenzados en el mes de enero. Las variables de estado se expresan en gramos de materia seca por metro cuadrado (g/m^2) y las de flujo de materia se expresan en gramos de materia seca por metro cuadrado y por mes ($g/m^2/mes$).

b) Ninguna variable de estado puede ganar o perder en un mes más biomasa de la que tenía al comienzo del mismo. Así, todos los flujos son menores o iguales a una proporción máxima de la variable de estado que los controla (por mes). Dicha proporción máxima se mide en mes^{-1} y se denomina K_{xy} , donde x es la variable de estado donde se origina el flujo e y es aquella adonde llega el flujo.

c) Los valores de K_{xy} se consideran constantes e independientes de la biomasa que los controla.

d) Los flujos de información provenientes de las variables de control agua y temperatura reducen la magnitud de los flujos de materia respecto a sus valores máximos arriba definidos. Dado que la influencia del contenido hídrico y la temperatura es diferente sobre cada flujo, se definió un *Coficiente Ambiental* diferente para cada uno. Los Coeficientes Ambientales son función de los valores medios mensuales de temperatura y contenido hídrico total del suelo registrados en el sistema en cuestión (Puelo 1991) y oscilan entre un máximo de 1 (el flujo respectivo alcanza su máximo valor) y un mínimo de 0 (el flujo correspondiente se hace cero). Haciendo una analogía con las instalaciones sanitarias de una casa, K_{xy} representa el diámetro de los caños, que determina el máximo caudal posible, y CA_{xy} representa las canillas, que regulan ese flujo entre 0 (canilla cerrada) y el caudal máximo (canilla completamente abierta).

Ecuaciones de las variables de estado. A partir del modelo diagramático resulta sencillo plantear las ecuaciones que constituyen el modelo matemático. Como en otros modelos (Ares 1978, Bertiller y Defossé 1990), el valor de una variable de estado cualquiera en un momento dado (t) (por ejemplo $BIOVERDE(t)$), resultará de sumar su valor en el período previo ($t-1$) más la cantidad de materia ganada (Flujo F_{av} , en ese caso) menos la cantidad de materia perdida (Flujo F_{vs} , en ese caso) en el intervalo $t-(t-1)$, llamado Δt (ecuaciones 1 y 2):

$$BIOVERDE_{(t)} = BIOVERDE_{(t-1)} + [(F_{av} - F_{vs}) \cdot \Delta t] \quad (1)$$

$$BIOSECA_{(t)} = BIOSECA_{(t-1)} + [(F_{vs} - F_{sa}) \cdot \Delta t] \quad (2)$$

Ecuaciones de los flujos. De acuerdo a los supuestos b, c, y d, las ecuaciones de los flujos son las siguientes:

$$F_{av} = BIOVERDE_{(t-1)} \cdot K_{av} \cdot CA_{av} \quad (3)$$

$$F_{vs} = BIOVERDE_{(t-1)} \cdot K_{vs} \cdot CA_{vs} \quad (4)$$

$$F_{sa} = BIOSECA_{(t-1)} \cdot K_{sa} \cdot CA_{sa} \quad (5)$$

donde F_{xy} = flujo desde la variable de estado x hasta la variable de estado y para el período Δt ; K_{xy} = máximo valor que puede asumir mensualmente cada flujo medido como proporción de la variable de estado que lo controla. Oscila siempre entre 0 y 1; CA_{xy} = Coeficiente Ambiental que controla el flujo de x a y durante el período Δt . (cada Coeficiente Ambiental depende de la temperatura y el contenido hídrico en una forma característica. Oscila siempre entre 0 y 1); a = atmósfera; v = biomasa verde; s = biomasa seca.

Funcionamiento del modelo

Todo modelo brinda determinados resultados a partir de determinados datos. Los resultados que brinda este modelo son los valores mensuales de biomasa verde y seca. Los datos que requiere son un valor inicial para cada compartimento de biomasa, un valor para cada K_{xy} , y datos mensuales de temperatura y contenido hídrico del suelo. Con los datos ambientales calcula los Coeficientes Ambientales correspondientes a cada mes. Luego calcula los 3 flujos para cada mes, multiplicando cada Coeficiente Ambiental por el K_{xy} respectivo y por la biomasa del mes anterior (verde o seca

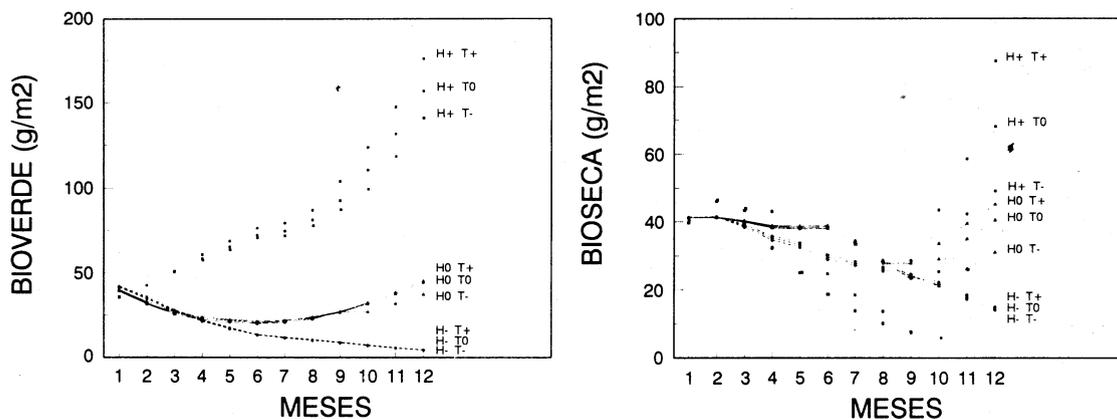


Figura 3. Resultados obtenidos con el modelo en las nueve combinaciones posibles de regímenes de contenido hídrico del suelo y temperatura.

Figure 3. Model output for the nine possible combinations of the soil water content and temperature data.

según de qué flujo se trate; ver ecuaciones 3 a 5). Finalmente calcula los valores de BIOVERDE y BIOSECA de cada mes sumándole a la biomasa del mes anterior el flujo de entrada y restándole el flujo de salida (ver ecuaciones 1 y 2).

Cálculo de los parámetros específicos del modelo

Para calcular los parámetros del modelo se utilizaron datos de biomasa verde y seca (Soriano et al. 1976), temperatura y contenido hídrico del perfil medidos en el sistema en estudio (Paruelo 1991). La secuencia de cálculos para obtener los parámetros del modelo fue exactamente opuesta a la que sigue el modelo: a partir de los datos de biomasa se calcularon los flujos mensuales utilizando algoritmos como los detallados en Bertiller (1984). A partir de éstos se calcularon los valores de K_{xy} y los Coeficientes Ambientales mensuales (ver Apéndice). Estos últimos se relacionaron con los datos de temperatura y contenido hídrico para hallar las funciones específicas que cuantifican la influencia de los factores ambientales sobre los flujos (ver Apéndice).

Programa de computación

El programa permite elegir entre seis archivos de datos mensuales de temperatura y contenido hídrico contruidos a partir de una serie de 19 años de datos climáticos diarios (Paruelo 1991). A partir de estos datos, el programa calcula los valores de los Coeficientes Ambientales. Los datos de contenido hídrico corresponden a un año promedio (el promedio de la serie), un año seco (el más seco de la serie) y un año húmedo (el más húmedo de la serie). Los datos de temperatura corresponden a un año promedio (el promedio de la serie), un año frío (temperatura mensual 20% por debajo del promedio) y un año cálido (20% por encima del promedio).

Las salidas del programa son un gráfico de la biomasa verde y seca en función de los meses del año, y una tabla en la que figuran los valores mensuales de temperatura, contenido hídrico, coeficientes ambientales, flujos y variables de estado. El programa está diseñado de manera que puedan conservarse o no todos o algunos de los valores iniciales de las variables de estado o de los K_{xy} . De esa forma puede ponerse a prueba fácilmente la sensibilidad del modelo ante cambios en alguno de aquéllos. Para facilitar la simulación de secuencias de años de determinadas características se incluye la posibilidad de utilizar los datos de diciembre de un año como datos iniciales del siguiente.

Análisis de sensibilidad

En la Figura 3 se comparan los resultados del modelo para las nueve combinaciones de condiciones ambientales posibles (tres regímenes de temperatura por tres de contenido hídrico del suelo). Se observa que el modelo resulta más sensible a las modificaciones de las condiciones de humedad que a las de temperatura y que la biomasa verde es mucho más sensible que la seca a los cambios ambientales: al cabo de un año húmedo se cuadruplica la biomasa verde. Tal magnitud de la sensibilidad del modelo a la humedad del suelo excede en gran medida las respuestas observadas en el sistema (Fernández Alduncin et al. 1991). Mediante una reducción del valor asignado a K_{av} en años húmedos, el modelo arroja, en cambio, resultados más razonables.

Reformulación del modelo

A partir de los análisis de sensibilidad realizados, y antes de intentar cualquier validación del modelo, se lo debería reformular incorporando el supuesto de que K_{av} no es independiente de la biomasa verde. Este nuevo supuesto se sustenta en que la Productividad Primaria Neta de un ecosistema (F_{av} en nuestro modelo) presenta una respuesta de tipo óptimo respecto a su biomasa. A medida que la biomasa aumenta, la Productividad Primaria Bruta alcanza un *plateau* debido al sombreado, mientras que la Respiración continúa creciendo (McNaughton and Wolf 1979). Este nuevo supuesto explicaría por qué en un año húmedo, en el que se acumula más biomasa verde que en años normales, los resultados del modelo son más razonables si se reduce el valor de K_{av} (=máximo valor de $F_{av}/BIOVERDE_{(t-1)}$, ver Apéndice) respecto al de años promedio. Este somero ejercicio muestra cómo la simulación permitió identificar otra variable que controla la dinámica de la biomasa en la estepa patagónica y formular hipótesis acerca de su funcionamiento. En este sentido se hace evidente de qué manera los modelos pueden contribuir al avance del conocimiento.

Agradecimientos. A los alumnos y docentes de los cursos de Ecología 1988-1993 de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires por sus valiosas sugerencias. Una mención especial merecen los comentarios de dos revisores anónimos y de Martín Oesterheld, Editor de Ecología Austral.

Bibliografía

- Ares J.O. 1978. Un modelo de la dinámica de la biomasa aérea en tres especies dominantes de un pastizal patagónico. *Deserta* 5:45-56
- Bertiller M.B. 1984. Specific primary productivity dynamics in arid ecosystems: a case study in Patagonia, Argentina. *Acta Oecologica* 5:365-381.
- Bertiller M.B. y G.E. Defossé. 1990. Clipping effects upon primary productivity and senescence: study case on *Festuca pallescens* (St. Yves) Parodi in a Patagonian semiarid grassland, Argentina. *Acta Oecologica* 11:79-92.
- Daubenmire R.F. 1954. Alpine timberlines in the Americas and their interpretation. *Butler Univ. Bot. Stud.* II: 119-136.
- Dimitri M.J. 1972. La región de los bosques Andino-Patagónicos. Sinopsis general. Colección Científica del INTA. Tomo X. Buenos Aires. 381 pp.
- Fernández Alduncin R.J., O.E. Sala y R.A. Golluscio. 1991. Woody and herbaceous aboveground production of a Patagonian steppe. *Journal of Range Management* 44:434-437.
- Forrester J.W. 1961. *Industrial dynamics*. M.I.T. Press. 464 pp.
- Geyer T.A. 1983. An introduction to writing computer programs in ecology: its educational value. *Journal of Biological Education* 17:237-242.
- Golluscio R.A., R.J.C. León y S.B. Perelman. 1982. Caracterización fitosociológica de la estepa del Oeste de Chubut; su relación con el gradiente ambiental. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 21:299-324.
- Golluscio R.A., J.M. Paruelo y M.R. Aguiar. 1990. Simulation models for educational purposes: an example on the coexistence of plant populations. *Journal of Biological Education* 24: 81-86.
- Hall C.A.S. y J.W. Day. 1977. Systems and models: terms and basic principles. En Hall C.A.S. y J.W. Day (eds) *Ecosystem modelling in theory and practice: an introduction with case histories*: 6-36. John Wiley and sons, New York.
- Hueck K. 1978. Los bosques de Sudamérica. Ecología, composición e importancia económica. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica (GTZ). 476 pp.
- Jorgensen S.E. y P.P. Koryavov. 1990. Modelling ecosystem dynamics. En B.C. Petten et al. (editores) *Wetland and shallow continental waterbodies*. Vol 1: 691-702. SPB Academic Publishing bv. The Hague, Netherlands.
- Lauenroth W.K. y T.B. Kirchner. 1986. Ecological modelling using microcomputers. *Proceedings of a workshop held at Colorado State University*. June 23-27, 1986.
- McNaughton S.J. and L.L. Wolf. 1979. *General Ecology*. Second edition. Holt, Rinehart and Winston. New York. 702 pp.

- McNaughton S.J., M. Oesterheld, D.A. Frank and K.J. Williams. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* 341:142-144.
- Odum H.T. 1972. An energy circuit language for ecological and social systems: its physical basis. En B.C. Patton (Ed) *Systems analysis and simulations in ecology* Vol. II. Academic Press, New York. 592 pp.
- Oesterheld M., O.E. Sala y S.J. McNaughton. 1992. Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature* 356:234-235.
- Paruelo J.M., M.R. Aguiar y R.A. Golluscio. 1988. Soil water availability in the Patagonian arid steppe: Gravel content effect. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 2:67-74.
- Paruelo J.M. 1991. Principales controles de las pérdidas de agua en la estepa patagónica. Tesis para optar al grado de Magister Scientiae de la Escuela para graduados de la UBA. Director: Dr. Osvaldo Sala.
- Sala O.E., R.A. Golluscio, W.K. Lauenroth y A. Soriano. 1989. Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* 81:501-505.
- Sklar F.H., R. Constanza y J.W. Day Jr. 1990. Model conceptualization. En B.C. Petten et al. (editores) *Wetland and shallow continental waterbodies*. Vol 1:625-658. SPB Academic Publishing bv. The Hague, Netherlands.
- Soriano A., H.A. Alippe, O.E. Sala, T.M. Schlichter, C.P. Movia, R.J.C. León, R. Trabucco y V.A. Deregibus. 1976. Ecología del pastizal de coirón amargo (*Stipa* spp.) del Sudoeste de Chubut. *Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria* 30:5-28.
- Soriano A., O.E. Sala y R.J.C. León. 1980. Vegetación actual y potencial en el pastizal de coirón amargo (*Stipa* spp.) del SW de Chubut. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 19:309-314.
- Soriano A. y O.E. Sala. 1983. Ecological strategies in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio* 56:9-15.
- Soriano A. y O.E. Sala. 1986. Emergence and survival of *Bromus setifolius* seedlings in different microsites of a Patagonian arid steppe. *Israel Journal of Botany* 35:91-100.
- Soriano A., R.A. Golluscio y E.H. Satorre. 1987. Spatial heterogeneity of the root system of grasses in the Patagonian arid steppe. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114:103-108.

Recibido: 1/7/93

Aceptado: 23/9/94

Apéndice

Cálculo de los Coeficientes Ambientales y de su ajuste a los datos de temperatura y contenido hídrico

Cálculo de las constantes K_{xy} de los flujos. Dado que los CA_{xy} pueden asumir valores entre 0 y 1, de las ecuaciones 3 a 5 se deduce que cuando el cociente $F_{xy} / BIOMASA_{(t-1)}$ es máximo, el CA_{xy} correspondiente será igual a 1 y el mencionado cociente será igual a K_{xy} . Como consecuencia, el cálculo de los K_{xy} resulta de la aplicación de los algoritmos presentados en las ecuaciones 6 a 8. Los flujos incluidos en ellas fueron calculados a partir de los datos de biomasa según los algoritmos presentados por Bertiller (1984)

$$K_{sv} = \text{máximo valor de } (F_{sv} / \text{BIOVERDE}_{(t-1)}) \quad (6)$$

$$K_{vs} = \text{máximo valor de } (F_{vs} / \text{BIOVERDE}_{(t-1)}) \quad (7)$$

$$K_{sa} = \text{máximo valor de } (F_{sa} / \text{BIOSECA}_{(t-1)}) \quad (8)$$

Los valores resultantes fueron: $K_{sv} = 0.40 \text{ mes}^{-1}$ (correspondiente a octubre), $K_{vs} = 0.21 \text{ mes}^{-1}$ (correspondiente a octubre), $K_{sa} = 0.26 \text{ mes}^{-1}$ (correspondiente a febrero).

Cálculo de los Coeficientes Ambientales (CA_{xy}). Una vez hallado el valor correspondiente a cada K_{xy} , se calcula el valor de cada CA_{xy} empleando la siguiente expresión, deducida a partir de las ecuaciones de los flujos (ecuaciones 3 a 5):

$$CA_{xy} = F_{xy} / [BIOMASA_{(t-1)} \cdot K_{xy}] \quad (9)$$

Cálculo de las funciones específicas de cada Coeficiente Ambiental. Para definir el papel de la temperatura y el contenido hídrico del suelo como determinantes de los distintos flujos, se utilizaron las técnicas de regresión lineal simple y múltiple. Las variables independientes fueron distintas combinaciones y transformaciones de los datos de temperatura media mensual y contenido hídrico mensual. Como variable dependiente se usaron los datos de CA_{xy} estimados según (9).