Modelos Cuantitativos de Sucesión Ecológica
(Basado en Morin, 1999 y Piñol y Martínez-Vilalta, 2006)

Modelo de Markov de Transición de Especies

Henry Horn (1974, 1975a, 1975b) utilizó un esquema matemático sencillo para modelar la transición de especies desde estadíos sucesionales tempranos hasta avanzados en bosques deciduos del este de USA. La aproximación involucra algebra matricial simple y modelos de reemplazo de especies como una transición entre una y otra especie en un sitio determinado. Esta técnica se fundamenta en la teoría de probabilidades y permite predecir cambios en el sistema basándose en las *probabilidades de transición* de unos estados a otros. En este caso los estados son las distintas fases por las que va pasando una comunidad a lo largo del tiempo. Se asume que un bosque representa un panal de abejas de sitios, en el que cada sitio o celda está ocupado por un único árbol maduro (Figura 1).

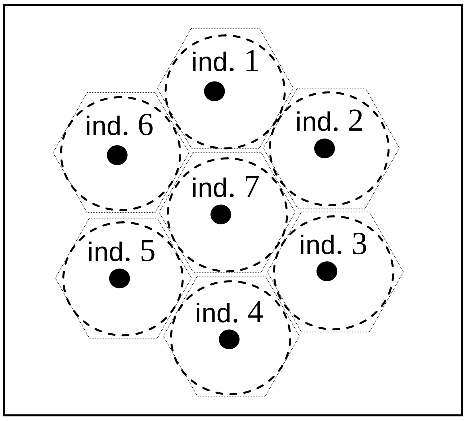

Figura 1

Cada individuo tiene una probabilidad de ser reemplazado por otro árbol de la misma o de otras especies. La secuencia en la transición de especies para cada sitio ocupado se reconoce como una *cadena de Markov*[1], y el modelo se denomina *modelo de Markov*. Esta aproximación utiliza la siguiente formalización, la composición de especies se describe con un vector de la abundancia de cada especie o *vector de estado* que describe el estado del sistema en un momento determinado,

$$\boldsymbol{c_0 = (N_1, N_2, N_3, \ldots, N_s)}$$

[1] Las cadenas de Markov, que reciben su nombre del matemático ruso Andrei Andreevitch Markov (1856-1922), son una herramienta para analizar el comportamiento de determinados tipos de procesos estocásticos, es decir, procesos que evolucionan de forma no determinista a lo largo del tiempo en torno a un conjunto de estados. Una cadena de Markov, entonces, representa un sistema que varía su estado a lo largo del tiempo, siendo cada cambio de estado una transición del sistema. Dichos cambios no están predeterminados aunque si lo está la probabilidad del próximo estado en función de los estados anteriores, probabilidad que es constante a lo largo del tiempo (sistema homogéneo en el tiempo). Eventualmente, en una transición, el nuevo estado puede ser el mismo que el anterior y puede existir la posibilidad de influir en las probabilidades de transición actuando adecuadamente sobre el sistema. Las cadenas de Markov finitas, caracterizadas por una cantidad finita de estados, se definen formalmente determinando el conjunto de *estados* del sistema y estableciendo la *transición* y la *probabilidad condicional* (probabilidad del nuevo estado en función de los anteriores). El estado de un sistema en un determinado instante es una variable cuyos valores solo pueden pertenecer al conjunto de estados del sistema. El sistema modelizado por la cadena, por lo tanto, es una variable que cambia de valor en el tiempo, cambio al que llamamos *transición*. Estos estados son mutuamente excluyentes y por tratarse de un sistema estocástico, no se conocerá con certeza el estado del sistema en un determinado instante, sino tan solo la probabilidad asociada a cada uno de los estados.

y deberá incluir todos los sitios disponibles para un tiempo inicial. El cambio en la composición de especies luego de transcurrido un período de tiempo correspondiente a la muerte y reemplazo de cada árbol en el bosque, es calculado multiplicando el vector de la composición inicial de la comunidad por una matriz de las probabilidades de transición. Cada probabilidad, o entrada en la matriz, describe la probabilidad que un individuo de una especie sea reemplazado por un individuo de la misma o de otra especie.

Como ejemplo simple, basado en los trabajos de Horn, se puede asumir que el bosque está integrado por 4 especies importantes: abedul (**GB**, gray birch -*Betula populifolia*-), tupelo (**BG**, black gum -*Nyssa sylvatica*-), arce rojo (**RM**, red maple -*Acer rubrum*-), haya (**BE**, beech -*Fagus grandifolia*-). También podemos asumir que la probabilidad de transición puede ser estimada en la práctica considerando que el reemplazo de un individuo por otro, de la misma o de una especie diferente, depende de la abundancia relativa de los renovales de las distintas especies que se encuentran debajo de cada árbol. Por ejemplo, si hay 100 renovales debajo de un abedul maduro y solo 5 son de la misma especie, la probabilidad que un abedul (**GB**) reemplace a otro abedul (**GB**) es 5/100 = 0,05; si 50 renovales son de arce rojo (**RM**), la probabilidad que un arce (**RM**) reemplace a un abedul (**GB**) es 50/100 = 0,50.

La Tabla 1 es un ejemplo de matriz de transición para 4 especies, obtenida por Horn para un período de 50 años de desarrollo del bosque.

Tabla 1

$$
S = \begin{array}{c} \\ \textbf{GB} \\ \textbf{BG} \\ \textbf{RM} \\ \textbf{BE} \end{array}
\begin{array}{c} \begin{array}{cccc} \textbf{GB} & \textbf{BG} & \textbf{RM} & \textbf{BE} \end{array} \\
\left| \begin{array}{cccc}
(0{,}05 + 0{,}00) & 0{,}36 & 0{,}50 & 0{,}09 \\
0{,}01 & (0{,}37 + 0{,}20) & 0{,}25 & 0{,}17 \\
0{,}00 & 0{,}14 & (0{,}37 + 0{,}18) & 0{,}31 \\
0{,}00 & 0{,}01 & 0{,}03 & (0{,}61 + 0{,}35)
\end{array} \right| \end{array}
$$

Otra manera de representar las probabilidades es mediante un *diagrama de transiciones* (Figura 2) entre las especies presentes en la comunidad.

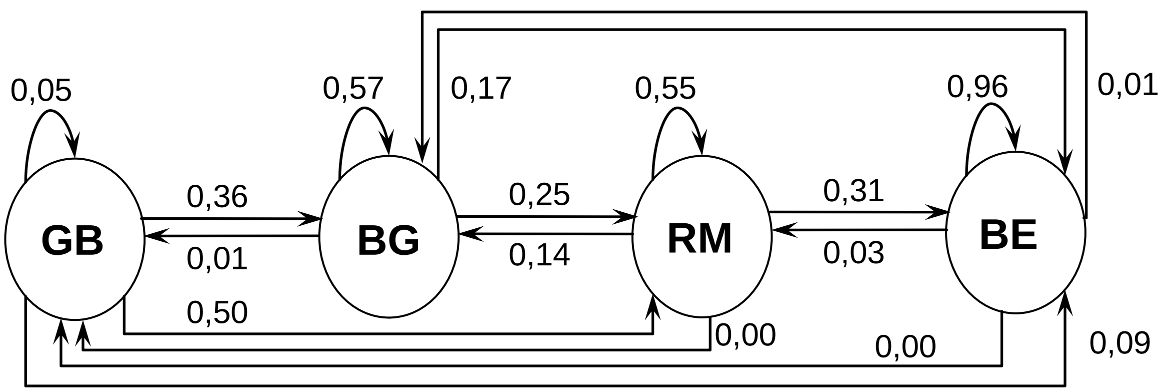

Figura 2

Los elementos de cada fila describen la probabilidad que un árbol de la especie indicada en esa fila sea reemplazado por la especie correspondiente a cada columna. Entonces, para cada **GB**, primera fila, la probabilidad de ser reemplazado por otro individuo de la misma especie es de 0,05; por un **BG** es de 0,36; por un **RM** es de 0,50 y por un **BE** es de 0,09. Esto significa que los renovales de **BG** y **RM** son más abundantes debajo de un **GB** que los renovales de la misma especie o los de **BE**. En la diagonal de la matriz se indica la probabilidad de que un mismo árbol esté todavía en su sitio al cabo de 50 años (primer sumando) o de que sea sustituido por otro árbol de la misma especie (segundo sumando).

Considerando para este ejemplo que comenzamos la sucesión en un stand puro de **GB** (100 individuos), el vector de composición de especies inicial es:

$$\boldsymbol{c_0} = \mathbf{(100;\ 0;\ 0;\ 0)}$$

y el vector producto es:

(100; 0; 0; 0) × (0,05; 0,01; 0,0; 0,0) = (100 × 0,05) + (0 × 0,01) + (0 × 0,0) + (0 × 0,0) = **5**

Para la transición de **BG**, el correspondiente vector producto es:

(100; 0; 0; 0) × (0,36; 0,57; 0,14; 0,01) = (100 × 0,36) + (0 × 0,57) + (0 × 0,14) + (0 × 0,01) = **36**

Para la transición de **RM**, el correspondiente vector producto es:

(100; 0; 0; 0) × (0,50; 0,25; 0,55; 0,03) = (100 × 0,50) + (0 × 0,25) + (0 × 0,55) + (0 × 0,03) = **50**

Para la transición de **BE**, el correspondiente vector producto es:

(100; 0; 0; 0) × (0,09; 0,17; 0,31; 0,96) = (100 × 0, 09) + (0 × 0,17) + (0 × 0,55) + (0 × 0,96) = **9**

En la próxima generación el vector de composición de especies es:

$$\boldsymbol{c_1} = \mathbf{(5;\ 36;\ 50;\ 9)}$$

Se puede observar que el bosque contiene la misma cantidad de árboles (o sitios ocupados), pero lo que ha cambiado es la distribución relativa de especies entre esos sitios. Si consideramos el nuevo vector de composición de especies, $\boldsymbol{c_1}$, y lo multiplicamos por la matriz de transición, el próximo vector de estado está dado por:

$$\boldsymbol{c_2} = \mathbf{(1;\ 29;\ 39;\ 31)}$$

Luego de varias iteraciones la comunidad alcanza una composición estable con una especie dominante. La composición final de la comunidad solo depende de las probabilidades de transición dadas en la matriz $\boldsymbol{S}$, y no de los valores iniciales del vector de composición utilizado para describir las condiciones con las que se comienza la simulación.

Desarrollo del Trabajo Práctico

1.

a- Utilizando la matriz de transición ***S*** dada, continuar con el ejemplo desarrollado y calcular los vectores de composición de especies de árboles del bosque (secuencia de transición de especies para cada sitio ocupado) para los primeros 200 años de sucesión.

b- ¿Qué composición se esperaría a muy largo plazo?

c- Graficar los valores composicionales para cada especie en función del tiempo.

2. Estudios sobre la regeneración de bosques mediterráneos europeos después de grandes incendios en el noroeste de España (Rodrigo *et al.*, 2004) obtuvieron, para una de las zonas estudiadas correspondiente a un incendio de 23,400 ha, la siguiente matriz de transición entre los diferentes estadíos que se encontraban presentes antes del incendio y la situación 30 años después del fuego.

S_i =

	Prado	P. halepensis	P. nigra	P. sylvestris	Q. ilex	Q. cerrioides
Prado	0,60	0,20	0,04	0,00	0,08	0,08
P. halepensis	0,03	0,82	0,00	0,00	0,11	0,04
P. nigra	0,24	0,03	0,00	0,00	0,53	0,20
P. sylvestris	0,09	0,00	0,00	0,64	0,18	0,09
Q. ilex	0,12	0,05	0,00	0,15	0,23	0,45
Q. cerrioides	0,04	0,00	0,00	0,87	0,06	0,03

a- La composición de la zona quemada antes del incendio era: 11% prados, 23% bosques de pino carrasco (*P. halepensis*), 38% bosques de pino albar (*P. sylvestris*), 6% encinares (*Q. ilex*) y 8% robledales (*Q. cerrioides*). Determinar la composición de esta comunidad en el equilibrio.

b- Graficar los valores composicionales para cada especie en función del tiempo.

Bibliografía

Horn, Henry S. 1974. The Ecology of Secondary Succession. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **5**: 25-37.

Horn, Henry S. 1975a. Markovian Properties of Forest Succession. In: Cody, M.L. and Diamond, J. (eds.) ***Ecology and Evolution of Communities***. pp. 196-211. Belknap Press, Cambridge.

Horn, Henry S. 1975b. Succession. In: May, R.M. (ed.) ***Theoretical Ecology***. pp. 187-204. Philadelphia, PA: W.B. Saunders.

Morin, Peter J. 1999. ***Community Ecology***. Blacwell Science, Inc. pp. 424.-

Piñol, Josep y Martínez-Vilalta, Jordi; 2006. ***Ecología con Números.*** *Una Introducción a la Ecología con Problemas y Ejercicios de Simulación.* Lynx Edicions, Bellaterra, Barcelona. pp.420.

Rodrigo, A.; Retana, J. & Picó, X. 2004. Direct Regeneration is not the Only Response of Mediterranean Forests to Large Fires. ***Ecology***, **85**:716-729.