

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Universidad Nacional de Cuyo

Curso de Ecología

Guía de Trabajos Prácticos

Diego P. Vázquez, Silvia B. Lomáscolo, Valeria Aschero,
Julieta N. Aranibar y María Florencia Miguel

2022

Índice general

Prefacio	3
1. Los primeros pasos en el campo: Diseñando un muestreo	5
1.1. Introducción	5
1.2. Primer paso: Pregunta	5
1.3. Segundo paso: Acción	6
1.4. Tercer paso: Reflexión	7
2. Explicando ausencias: Evaluando los determinantes de la distribución geográfica de las especies	8
2.1. Introducción	8
2.2. Elaboración de hipótesis y predicciones	8
2.3. Trabajo de campo	9
2.4. Análisis de datos	9
2.5. Redacción del informe	9
3. Demografía en el cementerio	10
3.1. Introducción	10
3.2. Materiales y métodos	10
3.3. Análisis de datos y cuestionario	11
4. Navegando en un mar de literatura: Pautas para la elaboración de un artículo de revisión	13
4.1. ¿Qué es un artículo de revisión y qué estructura debe tener?	13
4.2. Ejercicio grupal: Análisis de la estructura de un artículo de revisión publicado	14
4.3. Metiendo las manos en la masa: Instrucciones para la elaboración del artículo de revisión a realizar durante el curso	14
4.4. Apéndice: Acceso a revistas de ecología y bases de datos bibliográficas	15
5. Dinámica poblacional	16
5.1. Introducción	16
5.2. Crecimiento exponencial de poblaciones con generaciones discretas	16
5.2.1. Descripción del modelo	16
5.2.2. Ejercicios	16
5.3. Crecimiento exponencial de poblaciones con generaciones continuas	17
5.3.1. Descripción del modelo	17
5.3.2. Ejercicios	17
5.4. Crecimiento de poblaciones con generaciones discretas, tasa de reproducción densodependiente	17
5.4.1. Descripción del modelo	17
5.4.2. Ejercicios	17
5.5. Crecimiento de poblaciones con generaciones continuas, tasa de reproducción densodependiente	18

5.5.1.	Descripción del modelo	18
5.5.2.	Ejercicios	18
5.6.	Crecimiento exponencial de poblaciones esctructuradas: modelos matriciales	18
5.6.1.	Descripción del modelo	18
5.6.2.	Ejercicios	19
5.6.3.	Ejercicios adicionales: Modelos de proyección poblacional en R con el paquete popbio	19
6.	Primer viaje de campo: Villavicencio	22
6.1.	Introducción	22
6.2.	Estimación de la densidad de animales	22
6.2.1.	Introducción	22
6.2.2.	Muestreo de poblaciones animales	23
6.2.3.	Estimación de la densidad poblacional	23
6.3.	Proyecto de investigación independiente	23
7.	La lucha por los recursos: explorando el modelo de competencia de Lotka-Volterra	24
7.1.	Introducción	24
7.2.	Ejercicios	25
7.3.	Ejercicios adicionales	25
8.	Altibajos ecológicos: dinámica de modelos de depredador-presa	26
8.1.	Introducción	26
8.2.	Ejercicios	26
8.3.	Ejercicios adicionales	27
9.	Mundo epidémico: dinámica de enfermedades infecciosas	28
9.1.	Introducción	28
9.2.	¿A cuántos vacunamos, doctora?	29
9.3.	¿Se salvará alguno, doctora?	29
9.4.	Para pensar...	30
9.5.	Ejercicios	30
10.	¿Cuántas especies hay? Métodos para el estudio de la diversidad en las comunidades ecológicas	31
10.1.	Introducción	31
10.2.	La rarefacción en R con el paquete vegan	32
10.2.1.	El paquete vegan	32
10.3.	Un ejemplo de rarefacción en R con datos árboles de un bosque tropical	32
10.4.	Ejercicios	33
11.	Segundo viaje de campo: El gradiente altitudinal en la diversidad de plantas en el Cordón del Plata	34
11.1.	Introducción	34
11.2.	Proyecto de investigación independiente	34
12.	Una maraña ecológica: estudiando la estructura de redes de interacciones mutua-	36
listas		
12.1.	Introducción	36
12.2.	El paquete bipartite	36
12.3.	Graficando una red	36
12.4.	Calculando la relación entre conectancia y número de especies	37
12.5.	La estructura interna de una red: anidamiento y modularidad	38
12.6.	Evaluando el impacto de las cadenas de extinciones	39

12.7. Apéndice: Código de R usado en los ejemplos de este capítulo	40
13. Ciclos de nutrientes en ecosistemas	42
13.1. Introducción	42
13.2. Ejercicios	42
13.2.1. Modelo de P en lagos	42
13.2.2. Modelo de N en ecosistemas áridos	43
Bibliografía	45

Prefacio

Este documento reúne las guías para los trabajos prácticos del curso de Ecología, asignatura obligatoria del ciclo orientado en Biología de la Licenciatura y el Profesorado en Ciencias Básicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo.

Los trabajos prácticos incluyen una salida de campo de tres horas a la Cuenca Piloto (Capítulo 2), dos salidas de campo de uno o dos días a Villavicencio y Vallecitos (Capítulos 6 y 11), y una serie de prácticos “puertas adentro” sobre dinámica poblacional y ecología de comunidades y ecosistemas, trabajando con principalmente con análisis de datos y modelos matemáticos en la computadora. Los temas incluidos no pretenden ofrecer una cobertura exhaustiva de la práctica de la ecología, y representan en cambio una serie de ejemplos puntuales que, esperamos, permitirán a los alumnos comprender “metiendo las manos en masa” los temas discutidos durante el curso.

Diego P. Vázquez
Mendoza, marzo de 2022

Capítulo 1

Los primeros pasos en el campo: Diseñando un muestreo

Objetivos:

- Iniciarnos en el proceso de generar conocimiento en ecología a través de preguntas de interés.
- Introducir la metodología del Ciclo de indagación.
- Incentivar el trabajo conjunto para el diseño de la toma de datos.

Materiales:

- Cintas métricas 50 m, cintas de colores (flagging), tabla para números aleatorios, cuaderno y lápiz.

1.1. Introducción

La investigación en ecología es la herramienta fundamental de trabajo que aplicamos para satisfacer nuestra curiosidad acerca de los factores y procesos que regulan la abundancia y distribución de los organismos. Una forma sencilla de acercarnos a la investigación es aplicando el Ciclo de Indagación (1.1), una propuesta de simplificar el método científico en 3 pasos: (1) construir una pregunta, (2) ponernos en acción para responderla, y (3) reflexionar sobre lo que resultó y volver a generar nuevas preguntas. En este práctico pondremos en práctica el Ciclo de Indagación y, al hacerlo, diseñaremos nuestro primer muestreo de datos en ecología.

1.2. Primer paso: Pregunta

El primer paso para hacer una investigación es hacernos preguntas. Nuestras observaciones, curiosidad y conocimiento previo nos llevan a comenzar a circular a través de nuestro ciclo de indagación. Las preguntas deben tener cuatro características ideales (Arango *et al.*, 2009):

1. **Responsibles.** Debe ser posible responder las preguntas que nos planteamos en el lugar, el tiempo y con los materiales que disponemos.
2. **Comparativas.** Aquí corresponde preguntarse “¿qué voy a comparar en mi indagación, y qué voy a observar, medir y registrar en cada uno de los casos que estoy comparando?”
3. **Seductoras.** No debe tener una respuesta ya conocida, pero no debe requerir un trabajo sumamente agotador.

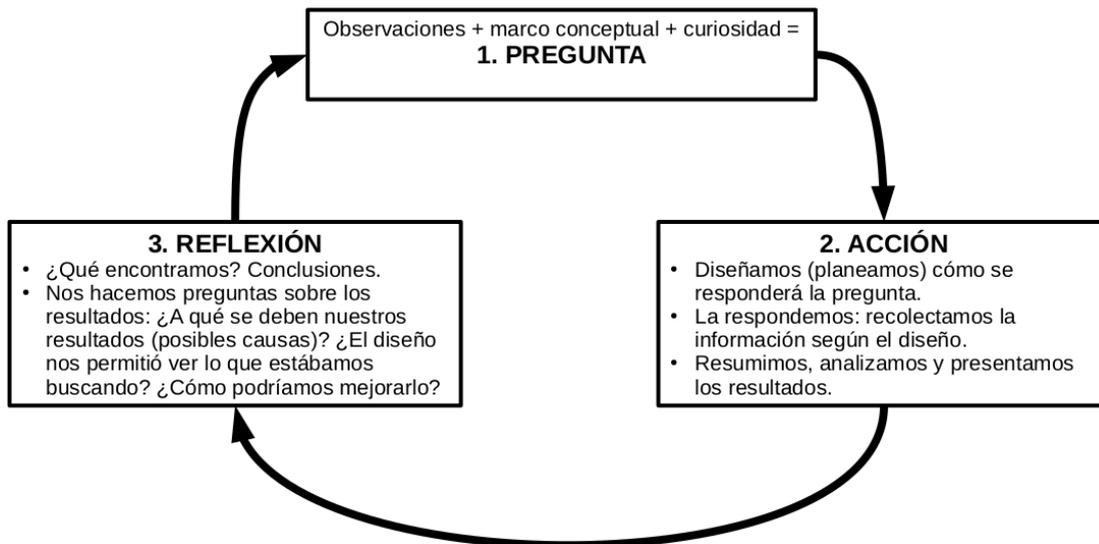


Figura 1.1: Ciclo de indagación, con sus tres etapas principales: pregunta, acción y reflexión. Modificado a partir de [Arango et al. \(2009\)](#).

4. **Sencillas y directas.** No debe utilizar el lenguaje científico-técnico que no pueda comprenderse para todo público, y para contestarlas no se deben requerir tecnologías que sean más sofisticadas que los materiales normalmente disponibles.

Primera actividad: Pensar preguntas. En un recorrido por el jardín de la FCEN, escriba 2–4 preguntas de investigación que cumplan con las cuatro características ideales. Luego comparta sus preguntas con el resto de la clase para evaluar en conjunto si cumplen con esas características.

1.3. Segundo paso: Acción

Una vez que tenemos nuestra pregunta pasamos a la acción: el diseño del muestreo (cómo vamos a coleccionar los datos) y el muestreo en sí mismo (la recolección de los datos). Para elaborar un diseño es recomendable tener en cuenta las siguientes pautas ([Arango et al., 2009](#)):

1. **Qué comparar.** Detallar qué se comparará según lo especificado en la pregunta. Por ejemplo, ¿cómo varía la abundancia de insectos y arañas en lugares soleados y en lugares sombríos con mucha hojarasca en el jardín de FCEN?
2. **Cómo distribuir el muestreo.** Decidir cómo seleccionar y distribuir los casos a través del ámbito/universo que la pregunta especifica, tratando de que el muestreo sea representativo de ese universo. Por ejemplo, una vez que enumeramos todos los lugares sombríos y soleados del jardín de la FCEN accesibles para muestrear, seleccionamos al azar un número definido de sitios soleados y de sitios sombreados.
3. **Cuántas muestras.** Decidir cuántos casos se van a examinar. Por ejemplo, se muestrearán cuatro sitios de lugares soleados y cuatro de lugares sombreados. Para tomar esta decisión debemos tener en cuenta criterios estadísticos sobre la variabilidad de los datos y la magnitud de los efectos estadísticos que estamos estudiando ([Brower et al., 1997](#)).
4. **Qué medir.** Detallar qué se medirá por cada caso que se va a examinar. Por ejemplo, el conteo de individuos por cada una de las especies de insectos encontradas.
5. **Cómo medir.** Planear cómo y con qué se realizará la medición, y decidir cómo vamos a registrar la información (por ejemplo, planilla de datos, grabadora de voz, fotografía).

Segunda actividad: Tomar datos para responder una pregunta. En grupos de 3–4 personas, elijan una de las preguntas que plantearon inicialmente, diseñen un muestreo para responder la pregunta y tomen los datos en el jardín de la FCEN. Luego organicen, analicen y presenten los datos con la ayuda de tablas o gráficos.

1.4. Tercer paso: Reflexión

Luego de realizar un muestreo para coleccionar datos para responder nuestra pregunta, y de resumir y presentar esos datos, podemos pasar al tercer paso del Ciclo de Indagación: pensar qué nos dicen los datos sobre la pregunta. En este paso comunicamos, una vez analizada la información, lo que encontramos, y discutimos si concuerda con lo que ya conocíamos y con el contexto del conocimiento previo. Además, analizamos críticamente lo que hicimos y si nuestro hallazgo es esperable en ámbitos/universos más amplios que en el que desarrollamos la investigación. Una forma de empezar este último paso de reflexión es con preguntas “puente”:

- ¿Qué encontramos?
- ¿Por qué encontramos lo que encontramos?
- ¿La forma de coleccionar la información fue adecuada para contestar la pregunta?
- ¿Podría existir alguna relación entre el evento que investigamos y otros eventos que suceden en el jardín de la FCEN?
- ¿Qué podrían significar los resultados obtenidos en el jardín de la FCEN con respecto a un entorno más amplio?
- ¿Será posible que la respuesta que obtuvimos en el jardín de la FCEN sea igual en otros lugares?

Tercera actividad: Reflexionar sobre nuestra pregunta a la luz de nuestros datos. Ilustremos el proceso de la reflexión con la investigación desarrollada por cada grupo. Para esto, cada grupo presentará su trabajo, incluyendo la pregunta que buscó responder, el diseño que utilizó para tomar los datos, un resumen de los datos en forma de gráficos o tablas, y una discusión de las conclusiones sobre la pregunta a las que llegaron en base al análisis de los datos.

Capítulo 2

Explicando ausencias: Evaluando los determinantes de la distribución geográfica de las especies

Objetivo: Proponer y evaluar hipótesis sobre los limitantes de la distribución geográfica de las especies.

2.1. Introducción

En este práctico estudiaremos las limitantes de la distribución geográfica de las especies. Como usted sabe, varios factores pueden influir sobre la distribución de una especie, incluyendo limitaciones en la dispersión, componentes abióticos (físico-químicos) del ambiente e interacciones intra e interespecíficas (Krebs, 2014). Intentaremos evaluar la contribución relativa de estos factores en la distribución de especies de plantas.

Trabajaremos en el sitio denominado “Cuenca Piloto”, contiguo al predio del Parque Deportivo de Montaña de la ciudad de Mendoza, conformado por arbustal típico del piedemonte mendocino. La vegetación está compuesta principalmente por especies nativas, acompañadas por algunas especies exóticas. Es notable que mientras que algunas especies son localmente abundantes y tienen una distribución amplia dentro del predio, otras son raras y tienen distribuciones acotadas. En este práctico proponemos identificar y seleccionar una especie de planta que tenga una abundancia acotada en nuestro sitio de estudio. Nos preguntamos, entonces, por qué la especie seleccionada no es más abundante en el arbustal. ¿Es porque las condiciones físico-químicas son poco propicias para la especie? ¿O es porque otras especies compiten con esa especie, impidiendo su establecimiento? ¿O es simplemente porque todavía no han llegado suficientes semillas a todos los rincones de la cuenca piloto, es decir, por limitaciones en la dispersión de semillas?

2.2. Elaboración de hipótesis y predicciones

Elabore hipótesis alternativas (pero no necesariamente excluyentes) que expliquen la distribución de la especie de planta seleccionada en el área de estudio según las limitaciones impuestas por las condiciones abióticas, las interacciones intra e interespecíficas y la dispersión. Para cada hipótesis, proponga predicciones que puedan ser evaluadas con datos de campo. Una vez propuestas las hipótesis, identifique en la Cuenca Piloto las zonas con individuos adultos de la especie con la que vaya a trabajar que puedan servir como fuentes de semillas. Piense cómo deberían estar distribuidos los individuos dentro del bosque nativo si (a) sólo existiesen limitaciones por dispersión, (b) sólo existiesen limitaciones por condiciones abióticas, (c) sólo existiesen limitaciones por interacciones intraespecíficas y, finalmente, (d) sólo existiesen limitaciones interespecíficas. Piense también cómo se modificarían estas predicciones si (e) más de una hipótesis fuese cierta (por ejemplo, si la distribución de la especie

estuviese limitada tanto por dispersión como por interacciones intraespecíficas).

2.3. Trabajo de campo

Para este trabajo práctico contará con una hora y media de tiempo, cintas métricas de 50 m y toda su imaginación y la de sus compañeras/os. Con estos elementos, colecte datos que le permitan poner a prueba una o más de las predicciones elaboradas en el punto anterior. Ante cualquier duda, consulte con su docente...

2.4. Análisis de datos

Una vez terminado el trabajo de campo, ingrese en la computadora los datos colectados. Proponga además una o más pruebas estadísticas que le permitan evaluar las predicciones para las que fueron colectados los datos.

2.5. Redacción del informe

Una vez obtenidos los resultados, elabore un informe que conste de (i) una Introducción en la que se presenten las hipótesis y predicciones, acompañadas de la información y la argumentación necesarias para que el lector pueda comprender el razonamiento que le permitió derivarlas; (ii) una sección de Materiales y Métodos, en la que se describa el sistema de estudio, los métodos de campo para la toma de datos y los métodos estadísticos utilizados para evaluar las predicciones; (iii) los Resultados, acompañados de las tablas o figuras necesarias para ilustrar el texto; y (iv) una Discusión, en la que se discutan los resultados a la luz de las hipótesis propuestas, se señalen las limitaciones del estudio y se propongan estudios futuros que permitan seguir avanzando en el estudio del problema propuesto en la Introducción.

Capítulo 3

Demografía en el cementerio¹

Objetivo: Familiarizarse con las técnicas demográficas para el estudio de tablas de vida.

3.1. Introducción

En este práctico utilizaremos datos demográficos de poblaciones humanas para construir tablas de vida y estudiar las curvas de supervivencia. En particular, compararemos y explicaremos las diferencias en las curvas de supervivencia para al menos dos cohortes en una comunidad en un contexto histórico. También especularemos sobre los cambios futuros en la demografía, en base a las condiciones actuales. Finalmente, recolectaremos datos sobre edades y calcularemos la supervivencia de al menos dos cohortes en la comunidad, graficando los datos para mostrar una curva de supervivencia para cada década estudiada.

Las tablas de vida suelen incluir los siguientes componentes (columnas en el Apéndice 1):

- x , edad
- n_x , número de individuos vivos en la población en la edad x , calculado como $n_{x+1} = n_x - d_x$
- l_x : la proporción de individuos que sobrevive hasta la edad x , calculado como $l_x = n_x/n_0$
- d_x , el número que muere en el intervalo etario $[x, x + 1]$, calculado como $d_x = n_x - n_{x+1}$
- q_x : la tasa per capita de mortalidad durante el intervalo $[x, x + 1]$, calculado como $q_x = d_x/n_x$

3.2. Materiales y métodos

1. Seleccionar al menos dos cohortes específicas (definidas como una década para este estudio) en un cementerio de su comunidad. Como usted seguirá a todos los individuos durante esas décadas, deberá elegir dos cohortes anteriores a 1905.
2. Registre el sexo y el año de nacimiento y de muerte de cada individuo para al menos cien individuos.
3. Si no le resulta posible conseguir datos en su cementerio local, puede encontrar datos para algunos cementerios de América del Norte en los siguientes sitios:

<http://facstaff.bloomu.edu/mwood/cemetery/cemetery.html>

<http://academics.hamilton.edu/biology/ewilliam/cemetery/>

¹Adaptado de Flood (1993)

3.3. Análisis de datos y cuestionario

1. Para cada individuo calcule la edad al momento de la muerte.
2. Resuma los datos en una tabla de vida, como se muestra en el Apéndice 1. Note que los datos están agrupados en clases de edades de diez años. Para la clase 0–9, cuente todos los individuos que murieron a los 9 años o menos, y continúe del mismo modo para las otras clases. Ingrese esos datos en la segunda columna (d_x).
3. La tercera columna (n_x) es para los datos de supervivencia. Aquí los cálculos son acumulativos. Empiece por ingresar cero en la última celda de la columna y continúe haciendo la suma acumulada de d_x hacia arriba.
4. Estandarice los datos por 1000 (S_{1000}) para poder comparar datos con otras décadas, según la siguiente ecuación: $S_{1000,x} = 1000n_x/n_1$.
5. Calcule el $\log_{10} S_{1000}$ y gráfiquelo, según se muestra en la Fig. 1. Compare los datos con la Fig. 6a del libro de Krebs (2014, p. 132). ¿A qué tipo de curva de supervivencia se acerca ésta?
6. Repita los pasos 1 a 5 para otra cohorte y compare las curvas de supervivencia. ¿Qué diferencias encuentra entre las curvas? ¿A qué puede atribuir las?
7. Imagine cómo podrían cambiar las curvas si (a) aumentara la mortalidad infantil por la falta de alimento y/o por las enfermedades infecciosas; (b) si un terremoto devastador eliminara una proporción importante de la población.
8. ¿Qué tipo de supuestos deben hacerse al construir una tabla de vida con los datos de un cementerio?

Apéndice 1. Tabla de vida para construir la curva de supervivencia. Ver ejemplo en Apéndice 2.

Clase de edad (x)	No. muertes en clase x (d_x)	No. sobrevivientes en clase x (n_x)	Supervivencia per 1000 (S_{1000})	$\log_{10} S_{1000}$
0–9				
10–19				
20–29				
30–39				
40–49				
50–59				
60–69				
70–79				
80–89				
90–99				
100–109				
110 +				

Apéndice 2. Ejemplo de tabla de vida para los datos de 1830 en el cementerio de Newbery, Carolina del Sur, Estados Unidos.

Clase de edad (x)	No. muertes en clase x (d_x)	No. sobrevivientes en clase x (n_x)	Supervivencia per 1000 (S_{1000})	$\log_{10} S_{1000}$
0-9	8	160	1000	3.00
10-19	7	152	950	2.98
20-29	13	145	906	2.96
30-39	9	132	825	2.92
40-49	13	123	769	2.89
50-59	21	110	688	2.84
60-69	23	89	556	2.75
70-79	39	66	413	2.62
80-89	22	27	169	2.23
90-99	4	5	31	1.49
100-109	1	1	6	0.78
110 +	0	0	0	0

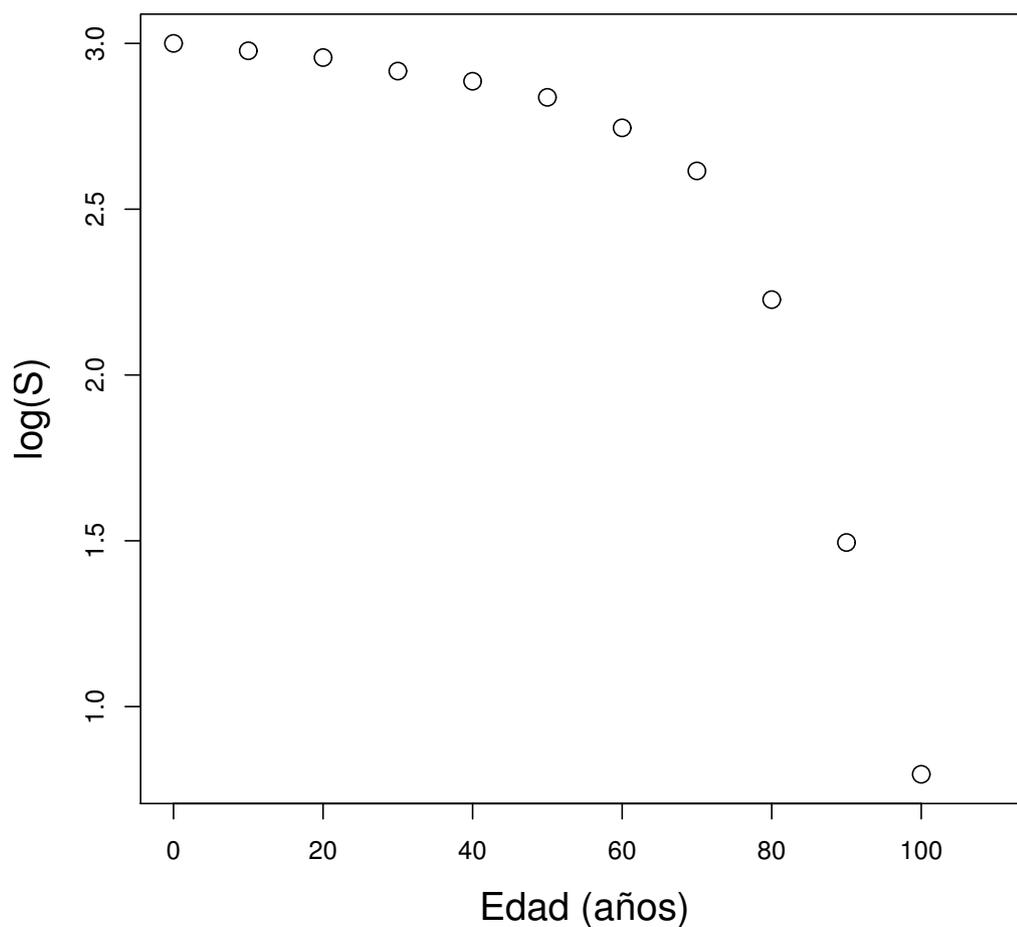


Figura 3.1: Curva de supervivencia para la cohorte de 1830 del cementerio de Newberry, Carolina del Sur, EE. UU., según los datos del Apéndice 2.

Capítulo 4

Navegando en un mar de literatura: Pautas para la elaboración de un artículo de revisión

Objetivo: Conocer y discutir los elementos básicos para la elaboración de un artículo de revisión.

4.1. ¿Qué es un artículo de revisión y qué estructura debe tener?

Un artículo de revisión tiene como objetivo presentar un análisis bibliográfico, ya sea para evaluar una pregunta o una hipótesis o simplemente para actualizar el conocimiento sobre un tema determinado. De este modo, el autor del artículo de revisión deberá leer la bibliografía existente sobre el tema elegido con su objetivo en mente, y presentar un texto en el que analice comparativamente la bibliografía y exponga sus propias conclusiones.

Hay una diversidad grande de enfoques para realizar un artículo de revisión, desde revisiones narrativas a revisiones sistemáticas y meta-análisis (Lortie, 2014). Una revisión narrativa relata lo que se conoce sobre un tema determinado, sin intentar evaluar en forma sistemática la evidencia existente. En cambio, una revisión sistemática examina una pregunta o hipótesis usando métodos sistemáticos explícitos para buscar los estudios a incluir en el análisis y ofrecer una respuesta cuantitativa a la pregunta o hipótesis. Finalmente, un meta-análisis va un paso más allá que las revisiones sistemáticas, utilizando métodos estadísticos para evaluar las magnitudes de los efectos estadísticos que permiten evaluar las preguntas o hipótesis planteadas. El artículo que vamos a escribir en nuestra clase será del tipo de las revisiones sistemáticas; la consigna es plantear una o más preguntas o hipótesis, realizar una búsqueda bibliográfica exhaustiva que permita evaluar estas preguntas o hipótesis, y en base al análisis de esa bibliografía ofrecer una respuesta cuantitativa a esas preguntas o hipótesis.

Aunque no hay reglas estrictas sobre cómo debe estructurarse un artículo de revisión, es importante que haya una introducción que presente el problema a abordar en el artículo, una o más secciones con el análisis para abordar el problema, y una sección con discusión y conclusiones. Estas secciones no tienen que llevar necesariamente esos nombres, sino simplemente existir con esas funciones. La Tabla 4.1 tiene sugerencias con los contenidos de estas secciones. Además, siempre debe haber una sección con la bibliografía citada, y pueden incluirse tablas o figuras para ilustrar el texto o presentar los resultados del análisis.

La sección (o secciones) con el análisis del problema es frecuentemente la más extensa. Allí se analiza un conjunto de materiales bibliográficos sobre el tema del artículo, no solo resumiendo lo que dicen sino estableciendo relaciones entre sí. También se presenta allí la síntesis del análisis bibliográfico, señalando cómo permite responder la pregunta planteada en la introducción, mostrando al lector el razonamiento que lleva a esta respuesta. Por ejemplo, si la pregunta que se está abordando es cuál es el efecto de la adición de nutrientes sobre el crecimiento de las plantas, podría presentarse un análisis de los estudios que evaluaron esta pregunta experimentalmente, mencionando cuántos (y qué proporción)

Tabla 4.1. Secciones sugeridas para un artículo de revisión, y qué funciones debe cumplir cada sección.

Sección	Función principal	Contenidos sugeridos
Introducción	Ubicar al lector en lo que está por leer	<ul style="list-style-type: none"> • Texto introductorio para ubicar al lector en el tema general del artículo y su importancia para la disciplina. • Presentar el objetivo del artículo. • Presentar la(s) pregunta(s) o hipótesis que el artículo busca abordar. • Opcional: Anticipar la idea central (la respuesta a la pregunta o hipótesis planteada) que resultará del análisis bibliográfico (es decir, contar el final de la película).
Análisis para abordar el problema (una o más secciones)	Evaluar las preguntas o hipótesis mediante el análisis bibliográfico	<ul style="list-style-type: none"> • Presentar los resultados del análisis bibliográfico para cada pregunta o hipótesis planteada, tanto en el texto como en figuras y/o tablas. • Presentar algún ejemplo o caso que ilustre los resultados obtenidos, también ilustrando con alguna figura o tabla.
Discusión y conclusiones	Cerrar el artículo	<ul style="list-style-type: none"> • Sintetizar el análisis bibliográfico en una respuesta o afirmación a la pregunta o hipótesis planteada. • Discutir los alcances y limitaciones del análisis realizado (por ejemplo, pocos estudios publicados sobre el tema, falta de tiempo para realizar la búsqueda, etc.). • Señalar las implicaciones del análisis bibliográfico realizado y plantear nuevas preguntas para el futuro.
Referencias citadas	Listar las fuentes bibliográficas	<ul style="list-style-type: none"> • Listar la bibliografía citada en el artículo, según las convenciones especificadas en las instrucciones para los autores.

encontraron efectos positivos, negativos o neutros de la adición de nutrientes. Puede ayudar ilustrar este análisis con una figura (por ejemplo, con el número de estudios con efectos positivos, negativos o neutros) y una tabla con la lista de estudios incluidos en el análisis y el resultado de cada estudio y su referencia bibliográfica.

4.2. Ejercicio grupal: Análisis de la estructura de un artículo de revisión publicado

Para este ejercicio analizaremos el artículo de [Spafford *et al.* \(2013\)](#). En un grupo de 3–5 personas, discuta con sus compañeros cuáles de las características de los artículos de revisión mencionadas en la Tabla 4.1 son claramente identificables en este artículo y cuáles no. Discuta además cómo modificaría los aspectos del artículo que usted considere que necesitan mejorarse.

4.3. Metiendo las manos en la masa: Instrucciones para la elaboración del artículo de revisión a realizar durante el curso

- El artículo se presentará en tres etapas, según se especifica en el cronograma del curso: un esquema del artículo con una lista preliminar de bibliografía a utilizar para el análisis, un borrador entero del artículo y la versión final.

- El artículo deberá enviarse mediante la plataforma Google Classroom del curso.
- La primera página del artículo deberá contener el título, el autor, el resumen y hasta seis palabras o frases clave.
- La longitud del texto (sin contar la página inicial con el título, los autores, las palabras clave y el resumen, las referencias, las figuras y las tablas) no deberá ser inferior a 1700 palabras (aproximadamente cinco páginas con interlineado doble) ni superior a 3500 palabras (aproximadamente diez páginas con interlineado doble).
- Podrán incluirse hasta tres figuras o tablas, ubicadas al final del artículo (después de la sección de referencias).
- El formato de las referencias deberá seguir el de la revista *Ecology Letters*, según se especifica en el sitio web de la revista:
<https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/14610248/homepage/forauthors.html>.

4.4. Apéndice: Acceso a revistas de ecología y bases de datos bibliográficas

Existen numerosas revistas que publican artículos de ecología y disciplinas afines. La mayoría de ellas están disponibles a través de contratos gestionados por la Biblioteca Electrónica de Ciencia y Tecnología (<http://www.biblioteca.mincyt.gob.ar>) del Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación de la Nación (MINCYT). A estas publicaciones puede accederse desde cualquier computadora en la UN Cuyo. Aunque algunas no están disponibles en la Biblioteca Electrónica, en la mayoría de los casos es posible contactar a los autores para solicitar el pdf o encontrarlo disponible en la web.

Bases de datos para búsquedas bibliográficas. Lo más útil a la hora de buscar artículos científicos es utilizar las bases de datos bibliográficas, que permiten realizar búsquedas por palabras clave de artículos publicados en miles de revistas científicas. En la UN Cuyo tenemos disponible Scopus (<http://www.scopus.com/>) mediante un contrato gestionado por la mencionada Biblioteca Electrónica del MINCYT. Como alternativa, Google Académico (<http://scholar.google.com.ar/>) ofrece un motor de búsqueda gratuito con acceso a muchos pdfs disponibles en la web. También es posible hacer búsquedas en las bases de datos de las editoriales que publican las revistas, algunas de las cuales se mencionan a continuación.

Búsquedas y acceso en los sitios de las editoriales y las revistas. Muchas revistas están disponibles en los sitios web de las editoriales que las publican, las cuales tienen sus propias herramientas para búsquedas de los artículos que publican. Por ejemplo, Wiley (<https://onlinelibrary.wiley.com>) publica gran cantidad de revistas de ecología, incluyendo *Austral Ecology*, *Conservation Biology*, *Diversity and Distributions*, *Ecography*, *Ecological Applications*, *Ecological Entomology*, *Ecological Monographs*, *Ecology*, *Ecology Letters*, *Evolution*, *Frontiers in Ecology and the Environment*, *Global Change Biology*, *Global Ecology and Biogeography*, *Insect Conservation and Diversity*, *Journal of Animal Ecology*, *Journal of Applied Ecology*, *Journal of Applied Entomology*, *Journal of Biogeography*, *Journal of Ecology*, *Journal of Evolutionary Biology*, *New Phytologist*, y *Oikos*. Por su parte, Elsevier (<http://www.sciencedirect.com>) publica varias otras revistas importantes en ecología, incluyendo *Acta Oecologica*, *Basic and Applied Ecology*, *Biological Conservation*, *Ecological Modelling*, *Forest Ecology and Management*, *Journal of Arid Environments*, y *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, así como Springer (<https://link.springer.com>), que publica *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *Biodiversity and Conservation*, *Biological Invasions*, *Evolutionary Ecology*, *Oecologia*, y *Plant Ecology*. JSTOR (<http://www.jstor.org>) es otra biblioteca electrónica a la que tenemos acceso que publica varias revistas, especialmente números viejos. Otras revistas son publicadas por sociedades científicas o editoriales independientes, algunas de ellas de acceso abierto. Esto incluye a *Ecología Austral* (<http://ojs.ecologiaaustral.com.ar>) y *PLoS Biology* (<http://biology.plosjournals.org>).

Capítulo 5

Dinámica poblacional

Objetivo:

- Estudiar el comportamiento de modelos de dinámica poblacional de una especie.

5.1. Introducción

En este práctico estudiaremos la dinámica de las poblaciones mediante modelos matemáticos simples que hemos discutido en clase. Estos modelos nos permiten evaluar la influencia de distintos componentes de la demografía sobre la abundancia de las poblaciones en el tiempo.

Trabajaremos con Populus, un programa de simulación para modelos de dinámica poblacional (disponible en <http://www.cbs.umn.edu/populus/>). Populus estará instalado en las computadoras de la Sala de Informática de la FCEN. Para instalarlo en otra computadora, descargue el archivo instalador del sitio web de Populus y siga las instrucciones.

5.2. Crecimiento exponencial de poblaciones con generaciones discretas

5.2.1. Descripción del modelo

El modelo de crecimiento exponencial para poblaciones con generaciones discretas es $N_{t+1} = \lambda N_t$, donde $\lambda = e^r$ es la tasa finita de crecimiento poblacional y r es la tasa instantánea de crecimiento.¹ Para una serie temporal entre un tiempo 0 y un tiempo t , $N_1 = \lambda N_0$, $N_2 = \lambda N_1$, etc., y por lo tanto $N_t = \lambda^t N_0$.

5.2.2. Ejercicios

1. Suponiendo que λ es constante en el tiempo, ¿con qué valores de λ el tamaño poblacional tenderá a disminuir en el tiempo, con qué valores permanecerá estable, y con qué valores tenderá a aumentar?
2. Usando Populus, grafique la variación de N vs. t . ¿Qué forma tiene la curva para valores de $\lambda = 0,9$, $\lambda = 1$ y $\lambda = 1,1$, con un $N_0 = 100$ y 20 generaciones? ¿Qué forma tiene la curva si ahora graficamos $\ln N$ vs. t ? ¿Por qué?

¹Recuerde que también hablamos de la tasa reproductiva neta, R_0 , que representa la descendencia promedio de un individuo durante su vida. Con generaciones que se superponen, $R_0 > \lambda$, dado que los individuos viven (y permanecen en estado reproductivo) durante más de un intervalo de tiempo, y por lo tanto $R_0 = \lambda^G$. Recuerde que $R_0 = \sum l_x b_x$ puede obtenerse a partir de una tabla de vida. Con generaciones discretas $G = 1$, y por lo tanto $R_0 = \lambda$.

3. Imagine una población de plantas anuales (es decir, que no sobreviven de un año a otro) y que dejan como descendencia tres ejemplares por planta madre. Suponga que inicialmente hay 30 plantas. Si esta población crece en forma exponencial, ¿cuántas plantas habrá pasados cuatro años?
4. La construcción de una fábrica de celulosa en la orilla de un río ha afectado a la viabilidad de los huevos de una población de peces, de tal manera que cada año la población desciende un 11%. Sabemos que inicialmente la población de peces era de 1000 ejemplares. (a) Si esta población crece en forma exponencial, ¿cuántas plantas habrá pasados seis años? ¿Y cuántas habrá cuando hayan pasado siete años y diez meses? (b) El abuelo de Martín Pescador le cuenta que en su juventud solía pescar peces de esta especie en este río, justo antes de la construcción de la fábrica de celulosa. Martín vuelve después de seis décadas de construida la fábrica al mismo río; ¿por qué Martín no tiene pique?

5.3. Crecimiento exponencial de poblaciones con generaciones continuas

5.3.1. Descripción del modelo

El modelo de crecimiento exponencial para poblaciones con generaciones continuas es $\frac{dN}{dt} = rN$, donde r es la tasa instantánea de crecimiento.

5.3.2. Ejercicios

1. Como en el caso de las generaciones discretas, supongamos que r es constante en el tiempo, ¿con qué valores de r el tamaño poblacional tenderá a disminuir en el tiempo, con qué valores permanecerá estable, y con qué valores tenderá aumentar?
2. Usando Populus, grafique la variación de N vs. t . ¿Qué forma tiene la curva para valores de $r = -0,1$, $r = 0$ y $r = 0,1$, con un $N_0 = 100$ y 20 generaciones? ¿Qué forma tiene la curva si ahora graficamos $\ln N$ vs. t ?

5.4. Crecimiento de poblaciones con generaciones discretas, tasa de reproducción densodependiente

5.4.1. Descripción del modelo

Un posible modelo para una población con generaciones discretas y tasa de reproducción dependiente de la densidad es $N_{t+1} = N_t + rN_t(1 - \frac{N_t}{K})$. Un modelo alternativo, implementado por Populus es $N_{t+1} = N_t e^{r(1 - \frac{N_t}{K})}$.

5.4.2. Ejercicios

1. En ambos casos, la tasa de crecimiento de la población entre los tiempos t y $t + 1$ está dada por N_{t+1}/N_t . ¿Cómo varía esta tasa de crecimiento en función de la densidad? Grafique $\ln(N_{t+1}/N_t)$ vs. N_t . ¿Y cuál es el resultado de esta función densodependiente de la tasa de crecimiento sobre el crecimiento de la población en el tiempo?
2. Graficando N_t vs. t , evalúe el modelo para los siguientes valores de la tasa instantánea de crecimiento, r : 1, 1.5, 2, 2.3, 2.6, 2.7, 3. ¿Qué sucede con el comportamiento del modelo a medida que aumenta r ? ¿Qué explicación encuentra para este cambio en el comportamiento del modelo?

5.5. Crecimiento de poblaciones con generaciones continuas, tasa de reproducción densodependiente

5.5.1. Descripción del modelo

El modelo clásico para una población con generaciones continuas y tasa reproductiva densodependiente es el modelo logístico propuesto originalmente por Pierre-François Verhulst (1845), $\frac{dN}{dt} = rN(1 - \frac{N}{K})$.

5.5.2. Ejercicios

1. La tasa per capita de crecimiento de la población está dada por $\frac{dN}{Ndt} = r(1 - \frac{N}{K})$. ¿Cómo varía esta tasa de crecimiento en función de la densidad? ¿Y cuál es el efecto de esta función densodependiente sobre el crecimiento de la población en el tiempo?
2. Graficando N_t vs. t , evalúe el modelo para los siguientes valores de la tasa instantánea de crecimiento, r : 1, 1.5, 2, 2.3, 2.6, 2.7, 3. ¿Qué sucede con el comportamiento del modelo a medida que aumenta r ? ¿Qué explicación encuentra para este cambio en el comportamiento del modelo? ¿Qué diferencias encuentra con el comportamiento del modelo para generaciones discretas? ¿A qué atribuye estas diferencias?
3. El modelo logístico puede ser modificado para incluir un tiempo de retardo, de manera que la tasa de crecimiento no dependa de la densidad poblacional en el tiempo t sino en un tiempo pasado $t - \tau$. ¿Cómo modificaría el modelo logístico para incorporar este retardo? Grafique N vs. t para este modelo logístico, con los mismos valores de r que en el punto 2, para $\tau = 1$. ¿Cómo se modifica ahora el comportamiento del modelo? ¿Y qué sucede si ahora $\tau = 2$?

5.6. Crecimiento exponencial de poblaciones estructuradas: modelos matriciales

5.6.1. Descripción del modelo

Los modelos matriciales permiten proyectar el crecimiento poblacional para poblaciones estructuradas por edades o estadios, en las cuales cada clase de edad o tamaño tiene densidades y tasas de supervivencia y fecundidad específicas. Por ejemplo, en un modelo estructurado por edades con tres clases de edades, el vector de densidades de cada clase de edad es:

$$\mathbf{N}(t) = \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{bmatrix}$$

La matriz de proyección poblacional tiene la siguiente forma:

$$\mathbf{M} = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \end{bmatrix}$$

donde F_x son las fecundidades correspondientes a cada clase de edad x y P_x son las probabilidades de transición (de supervivencia) de la clase x a $x + 1$. Esta matriz \mathbf{M} es equivalente al λ de los modelos para poblaciones con generaciones discretas no estructuradas.² De este modo, podemos calcular el cambio en el tamaño de la población entre los tiempos t y $t + 1$ multiplicando \mathbf{M} por el vector de densidades poblacionales, $\mathbf{MN}(t) = \mathbf{N}(t + 1)$. Nótese que aquí se trata de multiplicación matricial, de modo que para calcular $\mathbf{N}(t + 1)$ haremos los siguientes cálculos:

²En este caso, dado que las generaciones se superponen, $\lambda \approx \frac{R_0}{G} \approx \frac{\sum l_x b_x}{G}$, donde G es la duración de una generación.

$$\begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} F_1 n_1 + F_2 n_2 + F_3 n_3 \\ P_1 n_1 + 0 + 0 \\ 0 + P_2 n_2 + 0 \end{bmatrix}$$

5.6.2. Ejercicios

1. Considere la siguiente tabla de vida:

x	l_x	b_x	$n_x(0)$
0	1	0	100
1	0.5	1	0
2	0.25	5	0
3	0	0	0

Construya la matriz de proyección poblacional a partir de la tabla de vida.

2. Proyecte en Populus el tamaño poblacional total, $\sum n_x$ vs. t para un tiempo final de $t = 20$. ¿Cómo crece la población? ¿Qué sucede con λ ? ¿Y qué pasa con las densidades proporcionales de cada clase de edad?
3. Compare, para la misma población, cómo afectan a la densidad poblacional en el tiempo y a la tasa de crecimiento poblacional los siguientes cambios en las tasas vitales de la población:
 - a) Una reducción del 50 % de la fecundidad de cada clase de edad.
 - b) Una reducción del 20 % de la fecundidad de cada clase de edad.
 - c) Una reducción del 80 % de la supervivencia de la clase de edad 2 (elemento P_2 en la matriz).
 - d) Una reducción del 80 % de la supervivencia de la clase de edad 1 (elemento P_1 en la matriz). ¿Cómo explica las diferencias encontradas entre los casos 2.3 y 2.4?

5.6.3. Ejercicios adicionales: Modelos de proyección poblacional en R con el paquete popbio

Los primeros pasos en R

En esta parte del práctico usaremos el software R para análisis estadísticos y gráficos. El entorno R tiene muchas ventajas sobre otros paquetes estadísticos, sobre todo por su flexibilidad y el hecho de ser de código abierto y de distribución gratuita, lo que lo hace a la vez muy potente y accesible. R está estructurado en base a funciones que realizan operaciones determinadas (calcular una suma o un promedio, abrir una ventana de ayuda o generar un gráfico). Estas funciones están contenidas en “paquetes”, es decir grupos de funciones para realizar tareas determinadas. El paquete popbio que usaremos fue especialmente creado para el análisis de modelos matriciales de proyección poblacional.

Si usted necesita instalar R en su computadora, vaya al sitio web de R (<http://www.r-project.org>) y siga las instrucciones.

Al iniciar R nos encontraremos con una ventana de comandos con un cursor que titila. Allí podemos escribir nuestros comandos y se mostrarán los resultados. Las instrucciones pueden escribirse en un archivo de texto (“script”) y luego ejecutadas en la consola, o pueden ejecutarse directamente en ella escribiéndolas donde aparece el símbolo “>” y presionando la tecla ENTER. (Si las instrucciones estuvieran incompletas aparecerá el signo “+”, indicando que nos falta terminar de escribirlas.) Los comentarios en un script se anteceden con el símbolo numeral (#), lo que indica a R que no son comandos.

Por ejemplo, para iniciar la ayuda escribimos

```
> help.start()
```

Esto le indica a R que inicie la ventana de ayuda (los paréntesis se utilizan siempre a la derecha del nombre de la función, a veces conteniendo un “argumento” que le indica a la función cómo operar).

Una vez abierta la ventana de ayuda podemos pedir ayuda sobre funciones específicas escribiendo “?” y el nombre de la función; por ejemplo, si queremos pedir ayuda sobre la función de gráficos `plot`, escribimos:

```
> ?plot
```

Aunque en este práctico no podremos profundizar demasiado en el funcionamiento de R, si le interesa aprender más encontrará abundante documentación en el sitio web de R (<http://www.r-project.org>). Recomendamos especialmente la guía de [Paradis \(2005\)](#), para la cual existe una versión traducida al castellano.

Modelos matriciales con el paquete `popbio`

Si no tiene instalado el paquete `popbio` en su computadora puede instalarlo con el siguiente comando:

```
> install.packages("popbio")
```

Una vez instalado `popbio`, cargamos el paquete:

```
> library(popbio)
```

Luego definimos nuestra matriz de proyección poblacional, **A**, que en este caso tiene tres clases de tamaño:

```
A <- matrix(
  c(0, 1.2, 3.1,
    0.4, 0, 0,
    0, 0.75, 0)
  ,nrow=3,ncol=3,byrow=T)
```

Para ver el contenido de **A** en R simplemente escribimos el nombre de la matriz:

```
> A
```

Una vez definida la matrix de proyección poblacional **A**, definimos la abundancia para cada una de las tres clases de edades:

```
> N0 <- c(1000,0,0)
```

Luego utilizamos la multiplicación de matrices (que en R se escribe así: `%*%`) para multiplicar el vector de abundancias **N₀** por la matriz de proyección poblacional **A** para proyectar el tamaño poblacional para el tiempo $t = 1$:

```
> N1 <- A %*% N0
```

Y hacemos lo mismo para el tiempo $t = 2$:

```
> N2 <- A %*% N1
```

Luego usamos un bucle `for` para proyectar la matriz **A** mucho tiempo hacia futuro. Para esto, primero definimos el tiempo de proyección de nuestra población, por ejemplo 20 años:

```
> t.final <- 20
```

Después creamos una matriz para guardar las proyecciones de la abundancia en el tiempo (el número de columnas de la matriz es igual al número de años más 1, porque empezamos en 0):

```
> Nt <- matrix(0, nrow = nrow(A), ncol = t.final+1)
```

y guardamos la abundancia inicial para el tiempo 0 (que es la columna 1 de la matriz **Nt**):

```
> Nt[,1] <- N0
```

Luego usamos un bucle `for` para calcular la abundancia de tiempo 1 al tiempo `t.final` (el tiempo 0 no lo calculamos ahora porque ya lo calculamos en el paso anterior):

```
> for(t in 2:(t.final+1)){
  Nt[,t] <- A %*% Nt[,t-1]
}
```

Para graficar las abundancias en función del tiempo usamos la función `plot`. Primero creamos el gráfico vacío:

```
> plot(1,1,pch="",ylim=c(0,max(Nt)),xlim=c(0,t.final+1),
      xlab="Tiempo",ylab="Abundancia",xaxt="n")
```

Luego definimos los colores para el gráfico con la paleta rainbow

```
> cols <- rainbow(ncol(A))
```

Y después usamos un bucle for para graficar una clase de edad por vez:

```
> for(s in 1:ncol(A)){
  points(Nt[s,],col=cols[s],type="l",lwd=2)
}
```

También definimos valores de eje x, para que el eje empiece en 0:

```
axis(1,at=seq(1,nTiempo+1),labels = seq(0,nTiempo))
```

e incluimos leyenda definiendo colores:

```
> legend("topleft", col=cols, lwd=rep(2, ncol(A)),
      legend=paste("Clase", seq(1:ncol(A))))
```

Con el paquete popbio también podemos calcular λ y la distribución estable de edades:

```
lambda(A)
```

```
stable.stage(A)
```

Para pensar

1. Observando la matriz **A**, ¿cuál es la clase que tiene un aporte reproductivo mayor?
2. También en base a la matriz **A**, ¿qué es más probable, que los individuos pasen de la clase 1 a la 2, o de la 2 a la 3?
3. A veces, por ejemplo si los herbívoros consumen plantas, existe posibilidad de que los individuos disminuyan de tamaño, es decir que “reviertan” su clase. En la matriz **A** que definimos más arriba ¿existe la posibilidad de que los individuos “retrocedan” entre las clases?
4. ¿Hubo cambios en la abundancia de esta población entre los tiempos 1 y 2?
5. ¿Qué va pasar en el futuro en esta población de acuerdo al valor de λ obtenido?
6. ¿En qué estadio se encuentra la mayor proporción de individuos al alcanzar la distribución estable de edades?

Capítulo 6

Primer viaje de campo: Villavicencio

Objetivos:

- Conocer las técnicas para la estimación de la densidad de animales mediante captura y recaptura.
- Realizar un proyecto de investigación independiente en el que se apliquen todos los pasos del método científico en ecología, incluyendo la generación de preguntas a partir de observaciones de historia natural, la formulación de hipótesis y sus predicciones asociadas, el diseño de un estudio para evaluar las hipótesis y la contrastación de los datos con las hipótesis.
- Familiarizarse con el bioma del Monte Central.

6.1. Introducción

Este será el primero de los dos viajes de campo proyectados para el curso de Ecología. Trabajaremos en la Reserva Natural Villavicencio (Departamento de Las Heras, Mendoza, 32° 32' S, 68° 57' O), en la zona de la reserva correspondiente al bioma del Monte Central.

Durante este viaje de campo realizaremos dos tareas principales: la estimación de la densidad de poblaciones animales, y la realización de un proyecto de investigación independiente.

6.2. Estimación de la densidad de animales

6.2.1. Introducción

Uno de los parámetros básicos para el estudio de las poblaciones es su densidad. Para organismos unitarios (aquéllos para los que podemos identificar claramente a los individuos), la densidad es simplemente el número de individuos por unidad de área. Estimar la densidad es relativamente fácil de medir para organismos sésiles como las plantas. El investigador puede, por ejemplo, utilizar cuadratas distribuidas aleatoriamente en su área de estudio, contando el número de individuos por cuadrata y calculando así la densidad promedio por cuadrata. Para organismos móviles (como la mayoría de los animales), la estimación de la densidad es más complicada, y en general involucra el uso de métodos de captura-recaptura.

La idea básica de los métodos de captura-recaptura es simple. Supongamos que capturamos una muestra de animales de una población, los marcamos y los liberamos. Una vez que pasó suficiente tiempo para que los individuos marcados se mezclen con el resto de la población, capturamos una segunda muestra de individuos. Es razonable suponer que la proporción de animales marcados en la segunda muestra es la misma que en la población entera.

6.2.2. Muestreo de poblaciones animales

Para nuestra estimación de la densidad poblacional, primero definiremos nuestra especie de estudio. Lo ideal es que sea una especie abundante y fácil de capturar. También deberemos definir con precisión nuestra área de estudio, el método de captura (por ejemplo, trampas de caída, redes) y el diseño espacial del muestreo (por ejemplo, la ubicación de las trampas o de las transectas). Deberemos realizar una captura inicial, un marcado de los individuos capturados, una liberación de los individuos marcados y una recaptura utilizando el mismo diseño de muestreo que en la captura original.

6.2.3. Estimación de la densidad poblacional

Con los datos de las capturas estimaremos la densidad poblacional de nuestra especie de estudio. Para este cálculo, primero expresemos matemáticamente el método básico de captura-recaptura, definiendo n_1 como el número de individuos en la primera muestra (los que fueron marcados y liberados), n_2 como el número de individuos en la segunda muestra, m_2 como el número de individuos marcados en esa segunda muestra, y N como la densidad poblacional que queremos estimar. Como supusimos más arriba, esperamos que la proporción de animales marcados en la segunda muestra sea la misma que en la población entera: $m_2/n_2 = n_1/N$. Dado que conocemos n_1 , n_2 y m_2 , podemos estimar la densidad poblacional como $N = n_1 n_2 / m_2$.

6.3. Proyecto de investigación independiente

A lo largo del día de nuestra visita a Villavicencio trabajaremos en grupos de tres integrantes para desarrollar proyectos de investigación independiente. La idea de este ejercicio es que los alumnos lleven a cabo un proyecto de investigación en ecología en todas sus etapas, incluyendo la observación en el campo, la formulación de preguntas, hipótesis y sus predicciones asociadas, el diseño de un estudio de campo para evaluar las hipótesis planteadas, la aplicación de técnicas de muestreo para coleccionar datos y el análisis de los datos para contrastarlos con las hipótesis.

Los resultados del proyecto deberán presentarse en un informe que, como siempre, conste de (i) una Introducción en la que se presenten las hipótesis y predicciones, acompañadas de la información y la argumentación necesarias para que el lector pueda comprender el razonamiento que les permitió derivarlas; (ii) una sección de Materiales y Métodos, en la que se describa el sistema de estudio, los métodos de campo para la toma de datos y los métodos estadísticos utilizados para evaluar las predicciones; (iii) los Resultados, acompañados de las tablas o figuras necesarias para ilustrar el texto; y (iv) una Discusión, en la que se discutan los resultados a la luz de las hipótesis propuestas, se señalen las limitaciones del estudio y se propongan estudios futuros que permitan seguir avanzando en el estudio del problema propuesto en la Introducción.

Capítulo 7

La lucha por los recursos: explorando el modelo de competencia de Lotka-Volterra

Objetivo:

- Estudiar el comportamiento de modelos de competencia de dos especies.

7.1. Introducción

En este práctico trabajaremos con modelos matemáticos de competencia entre dos especies que utilizan un mismo recurso. En particular, estudiaremos el comportamiento del modelo de Lotka-Volterra, llamado así por Alfred Lotka y Vito Volterra, los dos ecólogos matemáticos que los desarrollaron.

Supongamos que tenemos dos poblaciones, N_1 y N_2 , con generaciones continuas. Supongamos también que estas poblaciones crecen según el modelo logístico. Así, podemos describir su dinámica en función del tiempo con dos ecuaciones diferenciales:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K}\right) \quad (7.1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K}\right) \quad (7.2)$$

Estos modelos nos dicen que las poblaciones no compiten, sino que están reguladas solo por la propia densidad (competencia intraespecífica). ¿Cómo podemos modificar este modelo para poblaciones que compiten por un recurso? Supongamos que un individuo de la especie 1 equivale a α individuos de la especie 2; es decir, $N_1 = \alpha N_2$. Del mismo modo, supongamos que un individuo de la especie 2 equivale a β individuos de la especie 1, $N_2 = \beta N_1$. Podemos entonces modificar las ecuaciones 7.1 y 7.2 para el caso en el que N_1 y N_2 compiten por recursos:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha N_2}{K_1}\right) \quad (7.3)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2 + \beta N_1}{K_2}\right) \quad (7.4)$$

Esta pequeña comunidad ecológica estará en equilibrio cuando $dN_1/dt = dN_2/dt = 0$. Esto ocurrirá cuando $r = 0$ o $N = 0$ para alguna de las especies, o en el caso más interesante en que $N_1 = K_1 - \alpha N_2$ y $N_2 = K_2 - \beta N_1$. Estas dos ecuaciones definen dos rectas, las isoclinas de crecimiento cero. Dependiendo de los valores de α , β , K_1 y K_2 , hay tres posibles resultados de la competencia por los recursos en esta pequeña comunidad ecológica: (1) la especie 1 sobrevive y la especie 2 se extingue; (2) la especie 2 sobrevive y la especie 1 se extingue; y (3) las dos especies coexisten en un equilibrio estable. En este práctico usaremos *Populus* para explorar este modelo y evaluar cuáles son esas condiciones que determinan la coexistencia.

7.2. Ejercicios

1. Para el modelo de competencia interespecífico descrito por las ecuaciones 7.3 y 7.4, evalúe el comportamiento del modelo para los siguientes valores de los parámetros: $N_1(0) = 10$, $r_1 = 1$, $K_1 = 700$, $\alpha = 0,6$, $N_2(0) = 20$, $r_2 = 1$, $K_2 = 700$ y $\beta = 0,7$. Corra la simulación hasta el equilibrio (“steady state”), graficando N vs. t . ¿Qué sucede con la abundancia de cada especie? ¿Qué especie tiene una mayor abundancia de equilibrio? ¿Por qué?
2. Para los mismos valores de parámetros del punto anterior, grafique N_1 vs. N_2 . Identifique en el gráfico los valores de K_1 y K_2/β en el eje x . ¿Que relación hay entre estos valores (cuál es mayor)? ¿Qué explicación biológica tiene este resultado? Del mismo modo, identifique K_1/α y K_2 en el eje y . Nuevamente, ¿qué relación hay entre estos valores y qué explicación biológica encuentra?
3. Evalúe ahora el modelo para mismos valores de parámetros del ejercicio 1, pero con $\alpha = 1,5$ y $\beta = 1,6$. ¿Qué sucede ahora? ¿Por qué? ¿Y qué pasa si prueba con $N_1(0) = 20$ y $N_2(0) = 10$ (en lugar de $N_1(0) = 10$ y $N_2(0) = 20$)?
4. Evalúe nuevamente el modelo con los mismos parámetros del ejercicio 1, pero con $\alpha = 0,6$ y $\beta = 1,6$. ¿Qué sucede ahora? ¿Por qué? ¿Y qué pasa si prueba con $N_1(0) = 1$ y $N_2(0) = 1000$ (en lugar de $N_1(0) = 10$ y $N_2(0) = 20$)? ¿Por qué ocurre esto?
5. Finalmente, evalúe nuevamente el modelo con los mismos parámetros del ejercicio 1, pero con $\alpha = 1,6$ y $\beta = 0,6$. ¿Qué sucede ahora? ¿Por qué? ¿Y qué pasa si prueba con $N_1(0) = 1000$ y $N_2(0) = 1$ (en lugar de $N_1(0) = 10$ y $N_2(0) = 20$)? ¿Por qué ocurre esto?
6. En base a los resultados de estos ejercicios, deduzca las condiciones para que coexistan las dos especies.

7.3. Ejercicios adicionales

Lea y discuta con sus compañeros las preguntas y problemas de la página 196 del libro de Krebs (2014).

Capítulo 8

Altibajos ecológicos: dinámica de modelos de depredador-presa

Objetivo: Estudiar el comportamiento de modelos de depredador-presa de dos especies.

8.1. Introducción

En este práctico trabajaremos con modelos matemáticos de depredación de dos especies. En particular, estudiaremos el comportamiento del modelo generaciones discretas de hospedador-parasitoide originalmente propuesto por Nicholson y Bailey (1935) y su versión espacialmente explícita (Hassell *et al.*, 1991). También evaluaremos el modelo para generaciones continuas de Lotka-Volterra (Volterra, 1926). Para una introducción a ambos modelos, ver la documentación del Populus (Alstad, 2007) y los artículos originales.

8.2. Ejercicios

1. Para el modelo original (densoindependiente) de Nicholson-Bailey de dinámica de hospedador-parasitoide, evalúe el modelo con los siguientes valores de parámetros: $\lambda = 2$, $a = 0,068$, $N_0 = 25$, $P_0 = 10$. ¿Qué sucede con la dinámica del modelo? ¿Qué sucede cuando se agrega densodependencia en la tasa reproductiva de las presas?
2. Evalúe el modelo de Nicholson-Bailey con estructura espacial (Hassell *et al.*, 1991), con los mismos parámetros que en el punto 1, y con coeficientes de dispersión de los hospedadores y de los parásitos de $\mu_N = 0,4$ y $\mu_P = 0,89$. ¿Cómo cambia la dinámica del modelo con respecto al modelo original (densoindependiente sin estructura espacial)?
3. ¿Qué sucede con el modelo espacial de Hassell *et al.* (1991) cuando se impide la migración de hospedadores y parasitoides ($\mu_N = \mu_P = 0$)? ¿Cómo interpreta este resultado?
4. Evalúe el modelo de depredador-presa de Lotka-Volterra con los siguientes parámetros: $N_0 = 10$, $r = 0,9$, $C = 0,1$, $P_0 = 10$, $d_2 = 0,6$, $g = 0,5$. ¿Qué sucede con la dinámica del modelo?
5. ¿Cómo cambia la dinámica del modelo de Lotka-Volterra si se modifican las densidades iniciales de presas y depredadores a $N_0 = 20$ y $P_0 = 20$? ¿A qué atribuye este cambio?
6. ¿Cómo cambia la dinámica del modelo de Lotka-Volterra si se agrega densodependencia a la presa? ¿Cómo interpreta este resultado?

8.3. Ejercicios adicionales

Lea y discuta con sus compañeros las preguntas y problemas de las pág. 217-219 del libro de [Krebs \(2014\)](#).

Capítulo 9

Mundo epidémico: dinámica de enfermedades infecciosas¹

Objetivo: Familiarizarse con los modelos matemáticos simples que describen la dinámica de transmisión de enfermedades infecciosas epidémicas.

9.1. Introducción

En este práctico estudiaremos la dinámica de las enfermedades infecciosas producidas por microparásitos. Usaremos modelos matemáticos simples para entender las condiciones que permiten la ocurrencia de epidemias y las estrategias que pueden usarse para controlarlas.

Durante una epidemia, una enfermedad infecciosa (producida por un parásito, en general microparásito) se propaga en una población durante un tiempo relativamente corto, muy corto en términos comparativos con el tiempo generacional del hospedador. Esto nos permite ignorar la dinámica poblacional de los hospedadores, concentrándonos en la dinámica del parásito, lo que simplificará nuestro análisis.

Un modelo epidemiológico básico considera un tamaño poblacional fijo en la población del hospedador, N , y evalúa la dinámica de la infección representando los números de hospedadores susceptibles (X , aquellos que aun no han contraído la infección), infectados (Y , hospedadores infectados con capacidad de infectar a individuos susceptibles) y recuperados (Z , aquellos que estuvieron infectados pero que ya no lo están y han adquirido inmunidad). De este modo, $N = X + Y + Z$. Este modelo simple puede ayudarnos a responder preguntas de gran importancia para la salud pública. Por ejemplo, ¿es necesario que se infecten (y, en el caso de las enfermedades mortales, que mueran) todos los hospedadores de una población antes de que desaparezca la epidemia? Para que algunos hospedadores sobrevivan, ¿es necesario que sean inmunes (por ejemplo, que estén vacunados) para que la epidemia desaparezca, o depende esto último simplemente de aspectos dinámicos de la transmisión? ¿Qué condiciones serán necesarias para que ocurra una epidemia? ¿Qué aspectos de la enfermedad infecciosa y del hospedador facilitarán la diseminación de la infección a partir de un inóculo pequeño (por ejemplo, un hospedador infectado que inmigre a la población)?

La tasa de cambio de la clase de hospedadores susceptibles está dada por el negativo de la tasa de infección, βXY , donde β es la tasa de transmisión de la enfermedad de hospedadores infectados a susceptibles. La tasa de cambio de la clase de infectados está dada por esa misma tasa de infección, menos la tasa de recuperación de los infectados, γY , donde γ es la tasa de recuperación de los hospedadores infectados (y $1/\gamma$ es el tiempo que los hospedadores permanecen en estado infectivo). Esta tasa de recuperación nos da a su vez la tasa de cambio de los hospedadores recuperados. Si los hospedadores recuperados perdiesen su inmunidad pasarían nuevamente a ser susceptibles; sin embargo, al tratarse de una epidemia, ignoramos la pérdida de inmunidad de los hospedadores recuperados.

Poniendo todo junto, obtenemos el siguiente modelo:

¹Adaptado de [Hastings \(1997\)](#)

$$\frac{dX}{dt} = -\beta XY \quad (9.1)$$

$$\frac{dY}{dt} = \beta XY - \gamma Y \quad (9.2)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \gamma Y \quad (9.3)$$

Para analizar este modelo, lo primero que notamos es que, dado que N es constante, podemos definir $Z = N - X - Y$ y trabajar solo con las ecuaciones para X e Y .

¿Qué debe suceder para que haya una epidemia? Claramente, $\frac{dY}{dt} > 0$, es decir, la población de infectados debe crecer en el tiempo. Considerando la ecuación 9.2, esta condición equivale a escribir $\beta X - \gamma > 0$, o reordenando,

$$R_0 = \frac{\beta X}{\gamma} > 1, \quad (9.4)$$

donde R_0 es la tasa reproductiva de la infección. El significado biológico de R_0 es el número promedio de nuevas infecciones causadas por un hospedador infectivo. Como hemos visto para otros modelos poblacionales, la población de parásitos (la infección) crecerá cuando $R_0 > 1$. La ecuación 9.4 sugiere que esta tasa reproductiva de la infección será mayor cuanto mayor sea la tasa de contacto entre los hospedadores susceptibles e infectados (cuando $\beta = 0$ no hay transmisión) y el tamaño de la población de individuos susceptibles. Por el contrario, R_0 será menor cuanto mayor sea la tasa de recuperación de los infectados.

9.2. ¿A cuántos vacunamos, doctora?

La ecuación 9.4 puede ayudarnos a responder la pregunta de si hay un tamaño poblacional mínimo para que pueda ocurrir una epidemia. El número máximo de susceptibles en la población es N . Por lo tanto, para que ocurra una epidemia debe darse la siguiente condición:

$$\frac{\beta X}{\gamma} > 1. \quad (9.5)$$

De este modo, conociendo la probabilidad de encuentro entre susceptibles e infectados y la tasa de recuperación de los infectados podemos calcular el tamaño mínimo de la población de susceptibles para que ocurra una epidemia. Con esta información, es posible utilizar programas de vacunación para reducir la población de susceptibles por debajo del umbral para que se produzca una epidemia. Si c es la proporción de la población que es vacunada, $(1 - c)X$ es la población que permanece susceptible. De este modo podemos incorporar c en la ecuación 9.5 y, reordenando, calcular el valor de c para que $R_0 < 1$.

9.3. ¿Se salvará alguno, doctora?

Otra pregunta que podemos responder con este modelo es si la epidemia se detendrá antes de que todos los hospedadores susceptibles se hayan infectado. Para esto, calcularemos cómo cambia el número de susceptibles en el modelo, considerando que tanto al inicio como al final de la epidemia el número de infectados es aproximadamente cero. Sabemos que al inicio de la infección todos los individuos son susceptibles, y lo que nos interesa responder es si al final de la infección habrá todavía individuos susceptibles o todos serán Z . Para esto dividimos la ecuación 9.2 por la ecuación 9.1, y obtenemos $\frac{dY}{dX} = -1 + \frac{\gamma}{\beta X}$. Reordenando como $dY = [-1 + \frac{\gamma}{\beta X}]dX$, e integrando, obtenemos

$$Y = \frac{\gamma}{\beta} \ln X - X + C, \quad (9.6)$$

donde C es una constante de integración. Dado que al inicio de la epidemia $Y = 0$ y $X = N$, obtenemos $0 = \frac{\gamma}{\beta} \ln N - N + C$, o $C = -\frac{\gamma}{\beta} \ln N + N$. Finalmente, sustituimos C en la ecuación 9.6 para obtener $Y = \frac{\gamma}{\beta} \ln X - \frac{\gamma}{\beta} \ln N - X + N$. Volviendo a nuestra pregunta (¿Se salvará alguno, doctora?), suponemos que al inicio y al final de la infección $Y = 0$, obteniendo

$$0 = \frac{\gamma}{\beta} \ln X - \frac{\gamma}{\beta} \ln N - X + N. \quad (9.7)$$

La ecuación 9.7 nos da el número de susceptibles al inicio y al final de la epidemia. Al inicio de la epidemia, sabemos que $X = N$, lo que hace que la ec. 9.7 se haga cero. Existe otra solución a esta ecuación (otro valor de X), correspondiente al final de la epidemia. Eso es lo que queremos encontrar. Lamentablemente, no es posible encontrar fácilmente la solución analítica a esta ecuación (¡ahora me lo dice, profesor!), pero podemos rebuscárnosla numéricamente...

9.4. Para pensar...

1. ¿En qué tipo de enfermedades infecciosas nos vamos a enfocar y cómo lo haremos? ¿Qué suponen los modelos epidemiológicos más básicos con respecto a la dinámica del hospedador? ¿Le parece un supuesto razonable?
2. Explique y discuta en su grupo el modelo $N = X + Y + Z$, describa sus componentes en un esquema de compartimientos. ¿El aislamiento social en qué parte del modelo impactaría?
3. Si suponemos que el tiempo en estado infectivo de un virus son 14 días, ¿cuál es la tasa de recuperación γ ?
4. ¿Cuál es la interpretación biológica de la ecuación 9.4? ¿De qué depende R_0 y cómo cambia en función de sus parámetros?
5. ¿Cuál es el máximo número de individuos susceptibles que puede haber en una población? Si c es la proporción vacunada de la población, ¿qué es $(1 - c)X$?
6. ¿Cuáles son los momentos de una epidemia en que se cumple la ecuación 9.7?

9.5. Ejercicios

1. Suponga que usted es una epidemióloga interesada en la prevención de enfermedades infecciosas. Las autoridades nacionales la contratan para desarrollar un programa de vacunación para un microparásito que produce una enfermedad humana no letal. La idea es vacunar un número suficiente de personas para evitar una epidemia, pero evitando vacunar en exceso para no desperdiciar recursos valiosos y escasos. Suponga que, dado un contacto entre un individuo infectado y uno susceptible, la tasa de transmisión es 10^{-4} y que el tiempo promedio que un hospedador permanece en estado infectivo es 2 días. Calcule la proporción de la población que deberá vacunar para evitar una epidemia, para un pueblo de 1000 habitantes, una ciudad de 10000, otra de 100000 y una megaciudad de 3 millones.
2. Suponga que un corte de ruta le impide llegar al pueblo del punto anterior con 10000 habitantes. Lamentablemente, la falta de vacunación hace altamente probable que se produzca una epidemia. Desesperado, el intendente del pueblo la llama por teléfono y le pregunta si, dada una epidemia, todos los habitantes del pueblo terminarán padeciendo la infección. Usted le dice que no, que a quién se le ocurre semejante cosa. Pero, recapacitando, decide darle una respuesta más precisa. Para hacerlo, calcule el número de habitantes que se espera que no hayan contraído la infección una vez terminada la epidemia.
3. ¿Qué hubiera sucedido en el punto anterior si la ciudad a la que usted no puede llegar fuera la de 1000 habitantes? ¿Y si se hubiera tratado de la de 100000 habitantes?

Capítulo 10

¿Cuántas especies hay? Métodos para el estudio de la diversidad en las comunidades ecológicas

Objetivo: Familiarizarse con los métodos para la estimación de la diversidad en las comunidades ecológicas.

Materiales necesarios para el práctico: Herbario (hojas de papel de diario con tapas de cartón atadas con una cuerda), cinta adhesiva (Cintex), cinta métrica (una por grupo).

10.1. Introducción

El estudio de la diversidad de especies en las comunidades implica dos problemas importantes: cómo estimar la diversidad de una comunidad, y cómo comparar estadísticamente la diversidad de dos comunidades diferentes.

La diversidad de especies puede descomponerse en dos componentes: la riqueza (el número de especies en una comunidad) y la equitatividad (o equidad: la abundancia relativa de las especies). Por ejemplo, supongamos que nos interesa comparar dos comunidades, ambas con 10 especies y 100 individuos. Supongamos además que en la primera comunidad las diez especies tienen la misma abundancia de 10 individuos, mientras que en la segunda una especie está representada por 91 individuos y las otras 9 por un individuo cada una. Aunque ambas comunidades son igualmente ricas en especies, la equitatividad (y, por lo tanto, la diversidad) de la primera es mayor que la de la segunda.

Un problema recurrente en los estudios de la diversidad de especies son los efectos de muestreo. Esto tiene que ver con la probabilidad de detectar nuevas especies a medida que incrementamos el número de muestras en un estudio. Lamentablemente, en la mayoría de los estudios ecológicos no es posible muestrear exhaustivamente una comunidad y contabilizar todos los individuos. En estos casos, surge la pregunta de si el nivel de muestreo es adecuado para caracterizar la diversidad de la comunidad. Este problema es especialmente relevante si nos interesa comparar entre comunidades. ¿Se deben las diferencias (o semejanzas) encontradas entre las comunidades comparadas a diferencias reales, o son simplemente el resultado de diferencias en el esfuerzo de muestreo y en el número de individuos colectados (o contados) en las muestras?

Una posible solución para este problema es el método de rarefacción. Este método, introducido originalmente por Sanders (1968), permite comparar la riqueza entre muestras que difieren en el número de individuos capturados. Para esto, Sanders (1968) propuso estimar qué riqueza hubiera tenido la muestra más grande si se hubiesen capturado el mismo número de individuos que en la muestra más chica. Es decir, propuso un método para “rarificar” (hacer más rara) la muestra más grande, para llevarla a un nivel de abundancia igual al de la otra muestra. Por ejemplo, supongamos que una comunidad A tiene 500 individuos y 40 especies, mientras que otra comunidad B tiene 250 individuos y 30 especies.

El método de rarefacción nos permite calcular el número de especies esperado en la comunidad A para un número de 250 individuos aleatoriamente seleccionado.

Un supuesto del método de rarefacción es que los individuos son muestreados aleatoriamente en el campo. Sin embargo, debido a la distribución agregada en el espacio y en el tiempo de los organismos, y debido a que las técnicas de muestreo (parcelas, trampas, etc.) necesariamente agregan individuos, este supuesto es inválido en la mayoría de los casos. Es posible modificar el método de rarefacción para calcular el número de especies esperado cuando las muestras de un estudio son seleccionadas aleatoriamente, en lugar de la selección aleatoria de individuos (Gotelli & Colwell, 2001).

Este práctico es una introducción al método de rarefacción para la estimación de la riqueza y la diversidad de especies en las comunidades. Para profundizar sobre el tema, se recomienda leer Gotelli & Colwell (2001) y Magurran (2004).

10.2. La rarefacción en R con el paquete vegan

10.2.1. El paquete vegan

En el práctico 5 sobre dinámica poblacional usamos el software R para análisis estadísticos. Para este práctico utilizaremos el paquete `vegan` de R, que contiene funciones útiles para los cálculos de rarefacción. Podemos cargar el paquete `vegan` así:

```
> library(vegan)
```

Si el paquete `vegan` no está instalado, lo instalamos así:

```
> install.packages("vegan")
```

10.3. Un ejemplo de rarefacción en R con datos árboles de un bosque tropical

En este ejemplo vamos a usar una tabla de datos de conteos del número de individuos de 225 especies de árboles (columnas) en 50 parcelas de 1 ha (filas) en el bosque tropical de la Isla Barro Colorado (BCI en su sigla en inglés), Panamá (<http://www.forestgeo.si.edu>). Empezamos cargando la planilla de datos llamada BCI, disponible en el paquete `vegan`:

```
> data(BCI)
```

Podemos utilizar comandos sencillos para ver las dimensiones de la matriz de datos

```
> dim(BCI)
```

mostrar las primeras filas y todas las columnas de la matriz de datos

```
> head(BCI)
```

o mostrar, por ejemplo, las primeras cuatro filas y tres columnas

```
> BCI[1:4, 1:3]
```

Para realizar la rarefacción, primero calculamos el tamaño muestral de la rarefacción, es decir, el número de individuos menor contado en las parcelas de muestreo, y lo llamamos “`raresize`”:

```
> raresize <- min(rowSums(BCI))
```

```
> raresize
```

Luego realizamos la rarefacción con la función `rarefy` de `vegan`, guardando el resultado en un :

```
> rare <- rarefy(BCI, raresize)
```

Los resultados de la rarefacción están guardados en el objeto “`rare`”:

```
> rare
```

que representa la riqueza de especies rarificada para N individuos (`raresize`) para cada parcela de una hectárea. Podemos repetir el cálculo para veinte individuos:

```
> rar <- rarefy(BCI, 20)
```

También podemos graficar las curvas de rarefacción para cada parcela:

```
> rarecurve(BCI, step = 20, sample = raresize, col = "blue", cex = 0.6)
```

Estas curvas muestran el valor de rarefacción esperado para cada número de individuos para cada parcela de una hectárea.

10.4. Ejercicios

1. Como usted sabe, la diversidad de especies varía geográficamente. Discuta con sus compañeras si espera que la riqueza de especies cambie con la elevación al subir una montaña. Proponga explicaciones (hipótesis) para el patrón esperado.
2. McCain (2004) estudió el gradiente altitudinal en la riqueza de micro mamíferos en el valle del río Peñas Blancas, Costa Rica. Los datos colectados por McCain (2004) se presentan en la Tabla 10.1. Grafique R los datos de riqueza y evalúe cómo varía la riqueza con la elevación. (Ayuda: Puede usar la función `plot` de R para hacer el gráfico.)
3. Utilizando R como en el ejemplo con los datos de BCI, estime la riqueza “rarificada”, para remover los posibles efectos de muestreo en la estimación de la riqueza. Grafique nuevamente los datos de riqueza para cada elevación, pero utilizando ahora la riqueza rarificada. ¿Cambia su conclusión con respecto al punto anterior? ¿Por qué?

Cuadro 10.1: Número de individuos de cada especie de micromamíferos capturados por McCain (2004) en el valle del río Peñas Blancas, Costa Rica.

Especie	1840–1760 m	1550–1500 m	1300–1250 m	1050–1000 m	800–750 m
C. nigrescens	7	6	2	2	0
M. mexicana	0	0	2	2	2
H. desmarestianus	0	0	0	10	11
H. new sp.	13	85	58	18	68
M. caliginosus	0	0	0	2	1
N. sumichrasti	0	2	1	3	0
O. vegatus	0	0	0	1	0
O. albigularis	72	57	31	15	1
O. alfaroi	0	1	0	4	0
O. bolivaris	0	0	0	0	44
Oryzomys sp.	0	0	1	0	0
P. nudipes	117	300	169	142	131
R. gracilis	0	7	2	1	0
R. new sp.	16	1	0	0	0
S. teguina	67	55	22	47	0
T. watsoni	1	1	0	1	1

Capítulo 11

Segundo viaje de campo: El gradiente altitudinal en la diversidad de plantas en el Cordón del Plata

Objetivos:

- Realizar un proyecto de investigación independiente en el que se apliquen todos los pasos del método científico en ecología, incluyendo la generación de preguntas a partir de observaciones de historia natural, la formulación de hipótesis y sus predicciones asociadas, el diseño de un estudio para evaluar las hipótesis y la contrastación de los datos con las hipótesis.
- Familiarizarse con los ambientes de alta montaña.

Materiales necesarios para el práctico: Herbario, cinta métrica, ropa de abrigo, sábanas o bolsa de dormir, almuerzo para el sábado y desayuno para el domingo.

11.1. Introducción

Este trabajo práctico consistirá en el desarrollo de un estudio de investigación grupal en Vallecitos, localidad ubicada en el Cordón del Plata (Departamento de Luján, Mendoza). La región del Cordón del Plata representa una transición abrupta desde el desierto del Monte al bioma de alta montaña (Méndez, 2004). Esta situación nos brinda una oportunidad excelente para estudiar ecología en un gradiente ambiental marcado observable en distancias relativamente cortas.

11.2. Proyecto de investigación independiente

La propuesta para este práctico es realizar un ejercicio similar al proyecto de investigación grupal realizado durante el viaje de campo en Villavicencio. Trabajaremos en grupos de tres o cuatro integrantes para desarrollar proyectos de investigación independiente. Como en Villavicencio, la idea de este ejercicio es que los alumnos lleven a cabo un proyecto de investigación en ecología en todas sus etapas, incluyendo la observación en el campo, la formulación de preguntas, hipótesis y sus predicciones asociadas, el diseño de un estudio de campo para evaluar las hipótesis planteadas, la aplicación de técnicas de muestreo para coleccionar datos y el análisis de los datos para contrastarlos con las hipótesis.

Iniciaremos el práctico con una caminata desde el Refugio de la UN Cuyo hasta Las Veguitas, durante la cual les proponemos realizar observaciones que generen preguntas, del mismo modo que realizamos durante el inicio del práctico en Villavicencio. Por ejemplo:

- Observar patrones de abundancia, distribución y diversidad/riqueza de especies a lo largo del gradiente altitudinal. ¿Qué factores determinan estas variaciones?
- Observar y caracterizar la distribución de plantas, ¿se asocian? ¿crecen solas?
- Observar y caracterizar las comunidades de plantas en cuanto a la altura de las plantas, formas de vida de las plantas, etc. ¿Qué factores pueden determinar los cambios observados?
- Registrar la distribución y abundancia de las distintas especies de animales (por ejemplo, aves) a lo largo del gradiente altitudinal. ¿Hay variaciones con la elevación y en el espacio más allá de la elevación? ¿Qué puede explicar estas variaciones?
- Observar las variaciones en la distribución y la abundancia de los líquenes, como así también los sustratos en los que se encuentran. ¿Cambian estos atributos comunitarios con la elevación? ¿Por qué?

Después de la caminata trabajaremos en grupos para compartir las observaciones y las preguntas, formular hipótesis que puedan ponerse a prueba con datos, diseñar un estudio de campo para evaluar las hipótesis planteadas, utilizar técnicas de muestreo para coleccionar datos, y analizar los datos para contrastarlos con las hipótesis.

Los resultados del proyecto deberán presentarse en un informe que, como siempre, conste de (i) una Introducción en la que se presenten las hipótesis y predicciones, acompañadas de la información y la argumentación necesarias para que el lector pueda comprender el razonamiento que les permitió derivarlas; (ii) una sección de Materiales y Métodos, en la que se describa el sistema de estudio, los métodos de campo para la toma de datos y los métodos estadísticos utilizados para evaluar las predicciones; (iii) los Resultados, acompañados de las tablas o figuras necesarias para ilustrar el texto; y (iv) una Discusión, en la que se discutan los resultados a la luz de las hipótesis propuestas, se señalen las limitaciones del estudio y se propongan estudios futuros que permitan seguir avanzando en el estudio del problema propuesto en la Introducción.

Capítulo 12

Una maraña ecológica: estudiando la estructura de redes de interacciones mutualistas

Objetivo: Conocer los métodos utilizados para el estudio de las redes de interacciones ecológicas.

12.1. Introducción

En este práctico estudiaremos la estructura de redes de interacciones mutualistas. Este tipo de redes se utilizan para representar las interacciones entre especies que se benefician mutuamente, como las plantas y sus polinizadores o sus dispersores de semillas (Bascompte & Jordano, 2007; Vázquez *et al.*, 2009).

12.2. El paquete bipartite

Utilizaremos el paquete “bipartite” (Dormann *et al.*, 2008, 2009) del entorno R para gráficos y análisis estadísticos (R Core Team, 2015). El paquete bipartite contiene funciones útiles para el análisis de redes ecológicas. Si el paquete bipartite no está instalado, lo instalamos así:

```
> install.packages("bipartite")
```

Este comando descargará el paquete del sitio web de R en nuestra computadora. Una vez terminada la instalación, deberemos decir a R que vamos a utilizar ese paquete; para eso escribimos

```
> library(bipartite)
```

Y listo, ya podemos empezar a trabajar. El paquete bipartite quedará instalado en nuestra computadora; no deberemos volver a usar la función `install.packages()`, pero sí deberemos volver a decir a R que queremos usar el paquete cada vez que lo iniciemos con el comando `library(bipartite)`.

12.3. Graficando una red

Una de las ventajas de bipartite es que podemos graficar fácilmente una red de interacciones. El paquete bipartite incluye datos de varias redes mutualistas. En este práctico utilizaremos las descritas por Vázquez & Simberloff (2002, 2003). Se trata de ocho redes planta-polinizador para cuatro sitios con ganado y cuatro sitios sin ganado en el Parque Nacional Nahuel Huapi y alrededores. Estos datos están disponibles en forma de matrices de interacción, en las que las filas representan a las especies de plantas y las columnas a las especies de polinizadores. En bipartite, esas matrices de datos tienen los siguientes nombres:

1. Safariland (Safariland, sin ganado)

2. vazarr (Arroyo Goye, con ganado)
3. vazllao (Llao Llao, sin ganado)
4. vazcer (Cerro López, con ganado)
5. vazmasc (Lago Mascardi, con ganado)
6. vazmasnc (Lago Mascardi, sin ganado)
7. vazquec (Península Quetrihué, con ganado)
8. vazquenc (Península Quetrihué, sin ganado)

Para leer cada una de estas matrices debermos usar la función `data`. Por ejemplo, para los datos de Safariland escribimos

```
> data(Safariland)
```

mientras que para los de Cerro López escribimos

```
> data(vazcer)
```

Si ahora escribimos el nombre de una de estas matrices podremos ver sus contenidos en la consola de R. Por ejemplo, si escribimos

```
> vazcer
```

obtendremos una matriz con las especies de plantas en las filas y las especies de polinizadores en las columnas. Los números en cada una de las celdas de la matriz indican la “frecuencia de interacción” entre las especies, es decir, el número de veces que cada especie de polinizador visitó a cada especie de planta (un cero indica que no hubo interacción).

Una vez ingresada la matriz podemos visualizarla creando un gráfico. El paquete `bipartite` ofrece dos funciones para gráficos de redes: una (`visweb`) nos muestra la matriz, con tonos de gris indicando la frecuencia de interacción; la otra (`plotweb`) nos muestra la red, con las especies representadas con rectángulos y las interacciones con bandas cuyo ancho indica la frecuencia de interacción. Entonces, para visualizar la red de Cerro López con `visweb` escribimos

```
> visweb(vazcer)
```

y para graficarla con `plotweb` escribimos

```
> plotweb(vazcer)
```

12.4. Calculando la relación entre conectancia y número de especies¹

La conectancia de una matriz de interacción se define como la proporción de enlaces posibles que se observan. Por ejemplo, si en la matriz hay P especies de plantas (filas), A especies de animales (columnas) y L celdas con valores mayores que cero, la conectancia es $C = L/AP$. En `bipartite` podemos hacer este cálculo fácilmente utilizando la función `networklevel`. Por ejemplo, para los datos de Cerro López escribimos

```
> networklevel(vazcer, index="connectance")
```

Calcular el número de especies también es fácil: tenemos que sumar el número de especies de plantas y de polinizadores, es decir $S = A + P$. Para esto simplemente sumamos el número de filas (`nrow`) y de columnas (`ncol`). Por ejemplo, para calcular el número de especies en Cerro López escribimos

```
> nrow(vazcer)+ncol(vazcer)
```

Ahora podemos hacer los cálculos de C y S para las ocho matrices. Para esto vamos a crear dos vectores, `con` y `esp`, donde guardaremos los valores de conectancia y número de especies para cada red. De este modo, el elemento 1 del vector `con` tendrá la conectancia de Safariland, el elemento 2 tendrá la de Arroyo Goye, etc. En R, los elementos de un vector se indican entre corchetes luego del nombre del vector. Entonces, `con[1]` es el elemento 1 (Safariland), `con[2]` es el elemento 2 (Arroyo Goye), etc.

¹**Nota para alumnos desesperados:** Los códigos de esta sección y la que sigue están disponibles en el apéndice de este capítulo.

Para empezar utilizamos la función `array` para crear vectores de ceros, donde luego guardaremos los valores de conectancia y número de especies:

```
> con=array(0,8)
> esp=array(0,8)
```

Luego, hacemos el cálculo para cada matriz y lo guardamos en el elemento correspondiente. Por ejemplo, para Safariland escribimos

```
> con[1]=networklevel(Safariland,index="connectance")
> esp[1]=nrow(Safariland)+ncol(Safariland)
```

Del mismo modo, para Arroyo Goye escribimos

```
> con[2]=networklevel(vazarr,index="connectance")
> esp[2]=nrow(vazarr)+ncol(vazarr)
```

Una vez que hayamos terminado con los cálculos para todas las especies podemos graficar el número de especies vs. la conectancia usando la función `plot`:

```
> plot(esp,con)
```

En el gráfico vemos que hay una tendencia a una disminución de la conectancia al aumentar el número de especies, pero que hay también bastante dispersión en los puntos. Para evaluar si la tendencia es estadísticamente significativa evaluamos la correlación entre `esp` y `con` usando la función `cor.test`:

```
> cor.test(esp,con)
```

¿Qué nos indica este análisis? ¿Qué relación hay entre la conectancia y el tamaño de la red de plantas y polinizadores en el Parque Nacional Nahuel Huapi?

12.5. La estructura interna de una red: anidamiento y modularidad

Las interacciones suelen no estar distribuidas aleatoriamente entre las especies de la comunidad, sino que tienen cierta estructura característica. Muchas redes de interacción muestran un patrón anidado, en el cual las especies especialistas (las que tienen pocas interacciones) interactúan con un subconjunto de las especies más generalistas ([Bascompte *et al.*, 2003](#)).

Otro patrón común es la modularidad ([Olesen *et al.*, 2007](#)). Una red modular está organizada en módulos: grupos de especies con una mayor proporción de sus interacciones con miembros del mismo módulo que con miembros de otros módulos.

En bipartite es fácil analizar el anidamiento con la función `networklevel` que usamos en la sección anterior para calcular la conectancia. Podemos usar el índice de anidamiento NODF ([Almeida-Neto *et al.*, 2008](#)), que varía entre 0 (red no anidada) y 100 (red completamente anidada). Por ejemplo, el NODF para los datos de Safariland que usamos en la sección anterior lo calculamos así:

```
> networklevel(Safariland, index="NODF")
```

Para comparar, podemos calcular el anidamiento para la red de una pradera de Bristol, Reino Unido descrita por [Memmott \(1999\)](#). Primero cargamos los datos:

```
> data(memmott1999)
```

Y luego calculamos el anidamiento:

```
> networklevel(memmott1999, index="NODF")
```

¿Cuál de las dos redes está más anidada?

Para calcular la modularidad podemos usar la función `computeModules` de bipartite. Por ejemplo, para calcular la modularidad de la red de [Memmott \(1999\)](#), primero hacemos el cálculo y guardamos el resultado en un objeto que vamos a llamar `mem.mod`:

```
> mem.mod <- computeModules(memmott1999)
```

Después usamos la función `plotModuleWeb` para visualizar gráficamente los módulos:

```
> plotModuleWeb(mem.mod)
```

¿Cuántos módulos pueden verse en la figura?

12.6. Evaluando el impacto de las cadenas de extinciones

El paquete `bipartite` permite también estudiar el efecto de las extinciones de especies sobre otras especies que forman parte de la red. La idea es que si se extingue una especie, otras especies que dependan enteramente de ella también van a extinguirse; es decir, cada extinción “primaria” puede resultar en una o más extinciones “secundarias”. Lo que hace `bipartite` es eliminar una fila (o una columna) de la matriz y evaluar cuántas columnas (o filas) quedan sin interacciones, considerándolas extinciones secundarias.

Para simular las extinciones usaremos la función `second.extinct`. Hay dos métodos para simular las extinciones primarias: al azar (con la opción `method="random"`) o según la abundancia (`method="abund"`), de modo que las especies raras se extingan primero. Por ejemplo, para simular extinciones aleatorias de plantas y las extinciones secundarias de polinizadores en la red de `Safariland` escribimos

```
> ext.aleat=second.extinct(Safariland, participant="higher",
  method="random", nrep=100)
```

guardando el resultado en la nueva variable `ext.aleat`. La opción `participant="higher"` indica que los resultados serán mostrados para los polinizadores (si quisiéramos los resultados para las plantas usaríamos `participant="lower"`, y para ambos, `participant="both"`), mientras que `nrep=100` indica que haremos 100 réplicas del “experimento” de simulación. Para graficar cómo disminuye la proporción de especies de polinizadores que aún persisten en función de la proporción de plantas extinguidas escribimos

```
> slope.bipartite(ext.aleat)
```

De modo similar, para simular extinciones de plantas según su abundancia escribimos

```
> ext.abund=second.extinct(Safariland, participant="higher",
  method="abund", nrep=100)
```

Antes de graficar este nuevo resultado abrimos una nueva ventana gráfica para no perder el anterior, usando la función

```
> x11()
```

Y, ahora sí, hacemos el gráfico

```
> slope.bipartite(ext.abund)
```

Listo, ya tenemos los resultados de la simulación. Ahora podemos contestar algunas preguntas. ¿Cuál es la diferencia (en términos de extinciones secundarias) entre las extinciones aleatorias y las extinciones según la abundancia de las plantas? ¿Cuál de los dos tipos de extinciones cree usted que será más razonable en el mundo real? ¿Por qué?

12.7. Apéndice: Código de R usado en los ejemplos de este capítulo

```
library(bipartite) # Carga el paquete bipartite

# Lectura de los datos de las ocho matrices:
data(Safariland)
data(vazarr)
data(vazllao)
data(vazcer)
data(vazmasc)
data(vazmasnc)
data(vazquec)
data(vazquenc)

# Evaluación de la relación entre conectancia y número de especies

con=array(0,8) # Creación de vector de ceros para guardar conectancias
esp=array(0,8) # Creación de vector de ceros para guardar número de especies

# Cálculo de conectancia para las ocho redes:
con[1]=networklevel(Safariland,index="connectance")
con[2]=networklevel(vazarr,index="connectance")
con[3]=networklevel(vazllao,index="connectance")
con[4]=networklevel(vazcer,index="connectance")
con[5]=networklevel(vazmasc,index="connectance")
con[6]=networklevel(vazmasnc,index="connectance")
con[7]=networklevel(vazquec,index="connectance")
con[8]=networklevel(vazquenc,index="connectance")

# Cálculo del número de especies para las ocho redes:
esp[1]=nrow(Safariland)+ncol(Safariland)
esp[2]=nrow(vazarr)+ncol(vazarr)
esp[3]=nrow(vazllao)+ncol(vazllao)
esp[4]=nrow(vazcer)+ncol(vazcer)
esp[5]=nrow(vazmasc)+ncol(vazmasc)
esp[6]=nrow(vazmasnc)+ncol(vazmasnc)
esp[7]=nrow(vazquec)+ncol(vazquec)
esp[8]=nrow(vazquenc)+ncol(vazquenc)

plot(esp,con) # Gráfico de esp. vs. con

cor.test(esp,con,method="pearson") # Correlación entre esp y con

#Análisis de anidamiento con datos de Safariland
networklevel(Safariland, index="NODF")

#Análisis de anidamiento con datos de Memmott (1999)
data(memmott1999)
networklevel(memmott1999, index="NODF")

#Análisis de modularidad con datos de Memmott (1999)
mem.mod <- computeModules(memmott1999)
plotModuleWeb(mem.mod)
```

```
# Análisis de extinciones secundarias
# Simulación de extinciones aleatorias
ext.aleat=second.extinct(Safariland, participant="higher", method="random",
  nrep=100, details=FALSE)
slope.bipartite(ext.aleat)

# Simulación de extinciones según abundancia (más raras primero)
ext.abund=second.extinct(Safariland, participant="higher", method="abund",
  nrep=50, details=FALSE)
x11()
slope.bipartite(ext.abund)
```

Capítulo 13

Ciclos de nutrientes en ecosistemas

Objetivo: Realizar un ejercicio de análisis del ciclo de nutrientes utilizando un modelo de compartimientos.

13.1. Introducción

Algunos elementos son fundamentales para el crecimiento de la vegetación y el desarrollo de las poblaciones humanas. El nitrógeno y el fósforo suelen limitar la productividad primaria en ecosistemas naturales, tanto acuáticos como terrestres, y en agroecosistemas. El ciclo de ambos elementos es modificado por las actividades humanas, con complejas consecuencias en el funcionamiento de los ecosistemas. En este trabajo analizaremos los ciclos de nutrientes con el modelo de compartimientos EcoNet (disponible en <http://eco.engr.uga.edu>).

El modelo se construye definiendo distintos reservorios de materia o energía, y flujos entre dichos reservorios y el “ambiente”, definido como lo externo al sistema de estudio definido. Estos modelos resultan en un sistema de ecuaciones diferenciales, que se resuelven numéricamente resultando en tamaños de cada reservorio a diferentes tiempos.

En los ejemplos de este práctico solo consideraremos flujos controlados por la cantidad de elementos en el reservorio de origen (“donor controlled flow” en inglés). Es decir, la velocidad de flujo, o la tasa de transferencia del elemento desde A a B , depende de la concentración del elemento en A . Esta primera aproximación puede ser útil cuando consideramos ecosistemas limitados por un elemento determinado, como el caso de P en lagos o N en ecosistemas terrestres.

13.2. Ejercicios

13.2.1. Modelo de P en lagos

- Construya un modelo de ciclo de P en lagos, considerando los siguientes reservorios y condiciones iniciales (en gramos de P): Fitoplancton (100), zooplancton (70), agua (200), sedimentos (500), peces omnívoros (30) (Krebs, 2014, por ejemplo, el “Gizzard shad” de la Fig. 5, pág. 516 del libro de), y peces planctívoros (30).
- Defina flujos (ingresos y egresos de cada reservorio) en base al ejemplo de la Tabla 13.1 y corra el modelo. Piense sobre el significado biológico de los flujos definidos. Compruebe que el modelo se encuentra en condiciones de equilibrio.
- Explore el papel de los peces omnívoros en el ecosistema, eliminándolos del modelo (el modelo ignora el código encontrado después del símbolo #). Para analizar los resultados puede obtener los datos numéricos de cada simulación de la tabla “EcoNetResults.csv” (disponible por pedido al docente), y guardarlos en otro archivo.

- Incremente el ingreso de P al lago, lo que podría ocurrir cuando se reemplaza la vegetación del lugar por agroecosistemas, en los que se utilizan fertilizantes. El ingreso de P puede duplicarse o triplicarse.
- Además de los efectos directos del mayor ingreso de P en el fitoplancton, simule el efecto de toxicidad que ejercen las cianobacterias sobre otras algas y peces. ¿Qué sucede en el ecosistema?
- Utilizando el modelo, explore alternativas de manejo orientadas a disminuir el crecimiento de fitoplancton ante un aumento en el ingreso de nutrientes. Por ejemplo, en algunos lagos se siembran algas macrófitas para reducir las concentraciones de nutrientes disueltos en el agua.
- Explore la sensibilidad del modelo a las condiciones iniciales de los reservorios y a los distintos parámetros.
- ¿Qué supone este modelo en cuanto a los procesos que regulan la productividad primaria? ¿Cómo podrían mejorarse?

Cuadro 13.1: Parámetros para modelo de P en lagos.

Flujo de P	Valor de c
Fitoplancton \rightarrow zooplancton	0.7
Fitoplancton \rightarrow agua	0.3
Zooplancton \rightarrow agua	0.5
Zooplancton \rightarrow planctívoros	0.5
Ingresos \rightarrow agua	28
Agua \rightarrow sedimentos	0.075
Agua \rightarrow fitoplancton	0.5
Sedimento \rightarrow omnívoro	0.03
Omnívoro \rightarrow agua	0.5
Planctívoro \rightarrow agua	0.9
Pesca de planctívoro	0.267
Agua \rightarrow fuera del sistema	0.1

13.2.2. Modelo de N en ecosistemas áridos

- Construya un modelo de sabanas africanas en base a los datos obtenidos de la sabana de Nysvley, en Sud África, que figuran en la Tabla 13.2.
- Simule los efectos de la herbivoría, o ganadería de subsistencia, agregando un reservorio “cabras”, y los flujos correspondientes (ejemplo: consumo de vegetación y excreción). ¿Qué sucede con la distribución de N en los distintos reservorios? ¿Qué sucede con las pérdidas de N del sistema y la relación ingreso-egreso de N?
- La herbivoría puede afectar la frecuencia e intensidad de incendios. Simule este efecto y discuta los resultados.
- Discuta cómo podría mejorarse el modelo, validar la información obtenida, y utilizarlo como herramienta para entender el funcionamiento de un ecosistema.

Cuadro 13.2: Ciclo de N en sabanas africanas. Valores obtenidos de [Scholes & Walker \(1993\)](#).

Flujo de N	Valor de c
Planta ambiente	0.016
Planta mantillo	0.207
Nmineral ambiente	0.13
Ambiente planta	0.9
Suelo nmineral	0.013
Nmineral planta	0.83
Mantillo suelo	0.71

Reservorio	Condición inicial, g / m ²
Plantas	28
Mantillo	14
Suelo (N orgánico)	306
Nitrógeno mineral	3

Bibliografía

- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães Jr, P. R., Loyola, R. D. & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, **117**, 1227–1239.
- Alstad, D. N. (2007). *The Populus Help System*. University of Minnesota.
- Arango, N., Chaves, M. E. & Feinsinger, P. (2009). Principios y práctica de la enseñanza de ecología en el patio de la escuela.
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2007). Plant–animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **38**, 567–593.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J. & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **100**, 9383–9387.
- Brower, J. E., Zar, J. H. & von Ende, C. N. (1997). *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. McGraw-Hill.
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N. & Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecology Journal*, **2**, 7–24.
- Dormann, C. F., Gruber, B. & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R News*, **8/2**, 8–11.
- Flood, N. (1993). Cemetery demography. *Experiments to Teach Ecology*. Ecological Society of America.
- Gotelli, N. J. & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**, 379–391.
- Hassell, M. P., Comins, H. N. & May, R. M. (1991). Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature*, **353**, 255–258.
- Hastings, A. (1997). *Population Biology: Concepts and Models*. Springer.
- Krebs, C. J. (2014). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Pearson.
- Lortie, C. J. (2014). Formalized synthesis opportunities for ecology: systematic reviews and meta-analyses. *Oikos*, **123**, 897–902.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing.
- McCain, C. M. (2004). The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, **31**, 19–31.
- Memmott, J. (1999). The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters*, **2**, 276–280.
- Méndez, E. (2004). La vegetación de los altos Andes. I. Pisos de vegetación del flanco oriental del Cordón del Plata (Mendoza, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, **39**, 227–253.

- Nicholson, A. J. & Bailey, V. A. (1935). The balance of animal populations. Part I. *Proceedings of the Royal Society of London*, **3**, 551–598.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L. & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 19891–19896.
- Paradis, E. (2005). *R para Principiantes*. Publicado electrónicamente en http://cran.r-project.org/doc/contrib/rdebuts_es.pdf.
- R Core Team (2015). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Sanders, H. (1968). Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist*, **102**, 423–434.
- Scholes, R. J. & Walker, B. H. (1993). *An African Savanna. Synthesis of the Nysvley study*. Cambridge University Press.
- Spafford, R. D., Lortie, C. J. & Butterfield, B. J. (2013). A systematic review of arthropod community diversity in association with invasive plants. *NeoBiota*, **16**, 81–102.
- Verhulst, P.-F. (1845). Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population. *Nouveaux Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles*, **18**, 3–38.
- Volterra, V. (1926). Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Memoria della Regia Accademia Nazionale dei Lincei*, **6**, 31–113.
- Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L. & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, **103**, 1445–1457.
- Vázquez, D. P. & Simberloff, D. (2002). Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. *American Naturalist*, **159**, 606–623.
- Vázquez, D. P. & Simberloff, D. (2003). Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecology Letters*, **6**, 1077–1083.