

Capítulo 6

Modelos integrales de proyección como instrumentos para la gestión medioambiental forestal

Roberto Molowny Horas, Josep Maria Espelta

CREAF, 08193 Cerdanyola del Vallès, España
roberto@creaf.uab.es, josep.espelta@uab.cat

Doi: <http://dx.doi.org/10.3926/oms.178>

Referenciar este capítulo

Molowny Horas, R., & Espelta, J.M. (2013). Modelos integrales de proyección como instrumentos para la gestión medioambiental forestal. En J.A. Blanco (Ed.). *Aplicaciones de modelos ecológicos a la gestión de recursos naturales*. (pp. 125-140). Barcelona: OmniaScience.

1. Introducción

El objetivo último de la gestión forestal es asegurar la persistencia de las masas forestales, garantizando de forma continua y sostenible los servicios ecosistémicos que proveen (ej. biodiversidad, secuestro de carbono, regulación del ciclo hídrico) y el aprovechamiento de bienes (ej. leñas, madera). Para ello el selvicultor deberá aplicar sus conocimientos teóricos y prácticos sobre composición, calidad, sanidad aprovechamiento y regeneración del bosque. Sin embargo, si hay algo que caracteriza a la gestión forestal es que esta se desarrolla en un contexto de enorme complejidad debido, entre otras causas, a la concurrencia e interacción de numerosas variables biofísicas (ej. topografía, suelo, clima) sobre la dinámica de la masa, la ocurrencia más o menos estocástica de perturbaciones (ej. incendios) que pueden alterar el planeamiento inicial y la longevidad y lento crecimiento del arbolado, en comparación con otros organismos, que hace que las proyecciones de resultados de los tratamientos aplicados sea a decenas de años vista. Además la particularidad de obtener resultados a largo, o muy largo plazo, se convierte en un nuevo elemento de complejidad pues la prioridad social de determinados bienes o servicios puede haber cambiado totalmente como ha ocurrido claramente a lo largo del siglo XX (ej. abandono del carboneo vs. irrupción del turismo rural).

En este complicado escenario en el que múltiples objetivos están en juego al mismo tiempo, y en el que los procesos que determinan la dinámica del rodal son muy complejos y pueden interaccionar entre ellos, puede ser de extraordinaria utilidad la aplicación de herramientas matemáticas con las que simular escenarios y proyectar en el futuro a corto o medio plazo soluciones de gestión para poder valorar sus consecuencias.

Un modelo matemático forestal de crecimiento no es sino una visión simplificada de los diferentes fenómenos que pueden determinar la dinámica temporal de los árboles de un rodal. En general, esa dinámica estará determinada por una serie de procesos condicionados por variables locales medioambientales y climáticas, así como por la interacción entre árboles y otras plantas.

El primer paso en la elaboración de un modelo matemático forestal consiste en determinar si las relaciones y dependencias de esos procesos se pueden describir, con el nivel de complejidad que permita la capacidad de procesamiento disponible y la calidad y cantidad de los datos a nuestra disposición, mediante un cierto formalismo matemático que permita su cuantificación precisa y exacta. El siguiente paso incluye la integración de todos esos procesos y su puesta a punto en un algoritmo capaz de reproducir con suficiente precisión y exactitud la dinámica observada del rodal. Finalmente, el tercer y último paso consiste en utilizar el modelo para generar escenarios futuros posibles de ese rodal bajo condiciones medioambientales diferentes y buscar respuestas a nuestras preguntas de gestión.

2. Tipos de modelos forestales de crecimiento

Han sido varios los autores que han propuesto una sistematización de los diferentes tipos de modelos de crecimiento de uso más común en la investigación y la gestión forestal. Un buen resumen de los diferentes esfuerzos clasificatorios de diversos autores lo podemos encontrar en el trabajo de Porté y Bartelink (2002). Estos autores proponen, a su vez, una categorización relativamente sencilla que podemos ver en la Figura 1. Los modelos de árbol y los de rodal se distinguen por la elección de la unidad mínima de estudio; en el primer caso, es el árbol individual el sujeto de la modelización, mientras que en segundo caso es el rodal de bosque. El siguiente nivel de categorización se basa en la dependencia espacial (o no) de las características de los árboles o los rodales. En los modelos dependientes de la distancia los árboles o los rodales tienen una localización espacial conocida y las distancias entre los elementos del modelo, por consiguiente, se pueden determinar con precisión y se utilizan en el cálculo de la competencia (ej. luz o nutrientes). Cuando el modelo es independiente de la distancia todo lo que podemos usar es alguna medida de distancia promedio, o ninguna en absoluto. En el caso de los modelos de rodal independientes de la distancia, que centrarán nuestro interés en este trabajo, la descripción de los árboles constitutivos del rodal se puede hacer de manera promedio (pe. número total de pies, diámetro promedio) o mediante funciones de distribución (pe. número de pies por clase diametral). Los modelos matriciales, también llamados de clases diamétricas, son un ejemplo clásico de modelos de distribuciones discretas, basados a su vez en los modelos demográficos de matrices de Leslie.

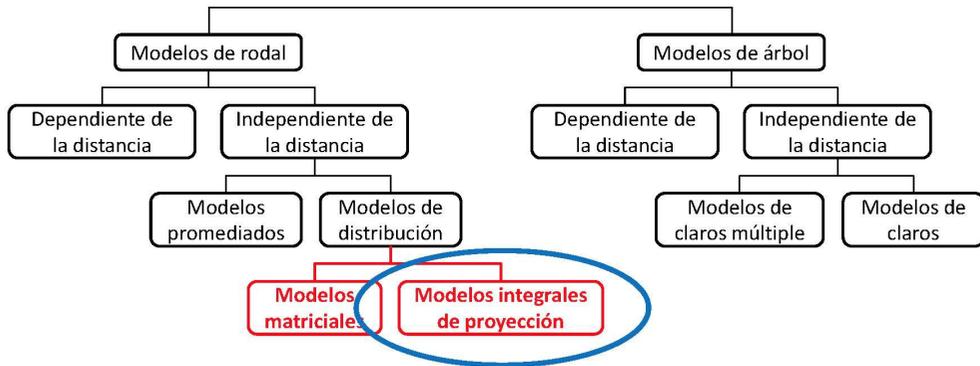
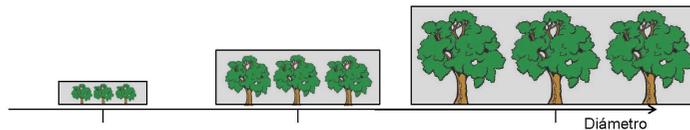


Figura 1. Clasificación modificada de los modelos forestales de crecimiento según Porté y Bartelink (2002). En color negro se muestra la clasificación original de esos autores, mientras que en color rojo se incluye la modificación propuesta en este capítulo. Se ha resaltado en azul la metodología integral de proyección, objetivo de este capítulo

A partir del año 2000 hace su aparición una nueva metodología en el grupo de los modelos de distribución aplicados a la ecología y la ciencia forestal (véase Easterling, Ellner & Dixon, 2000). Se trata de una innovadora formulación matemática de los modelos de distribución, denominada “modelos integrales de proyección” o MIP, para la que no se necesita una división previa de los árboles en clases discretas, solucionando así el principal problema y artificio de los modelos matriciales. En la Figura 1 hemos propuesto una modificación de la clasificación original de Porté y Bartelink (2002) para incluir esta nueva técnica, pudiendo distinguir así entre modelos matriciales o de clases diamétricas y modelos integrales de proyección. En los MIP la variable

descriptor del rodal, por ejemplo altura o diámetro, es continua y como tal es tratada, al contrario de los modelos matriciales, los cuales necesitan dividir la población de estudio en clases de tamaños o de estadios de desarrollo (Figura 2). Aparte de esta diferencia crucial entre estos dos tipos de modelos, existen sin embargo semejanzas entre las dos metodologías matriciales e integrales de proyección que facilitan la comprensión de esta última y su aplicación. En un apéndice a este capítulo el lector interesado podrá encontrar una explicación más detallada de ambas aproximaciones.

Modelo matricial: $n(t + \Delta) = K * n(t)$



Modelo integral de proyección: $n(y, t + \Delta) = \int_{\Omega} K(y, x) \cdot n(x, t) \cdot dx$

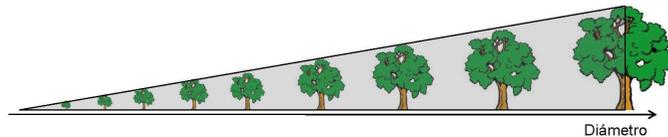


Figura 2. Ilustración gráfica de las metodologías matriciales e integrales de proyección

Al tratarse de un campo de la ciencia en constante evolución, resulta prácticamente imposible dar cuenta de los avances más significativos en el campo de la modelización matemática en general, y de la aplicada a la gestión medioambiental forestal en particular, en tan pocas páginas. De entre todos los diferentes tipos de modelos hemos elegido concentrar nuestros esfuerzos en la descripción de la metodología integral de proyección, que tiene como característica principal que elimina gran parte de los inconvenientes de los bien conocidos y ampliamente utilizados modelos matriciales. Estos últimos se conocen y utilizan desde hace bastantes años en el campo de la modelización forestal, mientras que los MIP son una metodología reciente y relativamente poco utilizada, además de marcadamente más compleja. Sin embargo, su paulatina introducción en el campo de la modelización ecológica y forestal, además de las importantes ventajas que aportan, los convertirá muy pronto en una herramienta indispensable para el gestor.

3. ¿Modelos matriciales o modelos integrales de proyección?

Por su interés histórico y práctico, así como por sus numerosas aplicaciones, los modelos matriciales de dinámica de población resultan de gran utilidad práctica para el gestor forestal. Los modelos matriciales nos permiten, mediante una metodología bien establecida y una notación compacta, estudiar la dinámica temporal de poblaciones estructuradas. Por población estructurada entendemos aquel conjunto de individuos cuyo ciclo vital se distribuye en estadios de desarrollo diferenciados, como por ejemplo el crecimiento en muchos insectos.

Los modelos matriciales forestales son una extensión de las matrices de Leslie en las que los árboles son agrupados en estadios discretos de crecimiento, como la edad o, más comúnmente, la clase diametral (Usher, 1969). En este último caso, la sub-población de árboles que comparten la misma clase diametral tienen, en el modelo, exactamente las mismas características de mortalidad, crecimiento y reproducción.

La decisión sobre qué tamaño de intervalo diametral elegir debe adoptarla el gestor o investigador a la vista de los datos que posee y de los objetivos del estudio. En primer lugar, la elección de un intervalo de clase diametral muy pequeño tiene la ventaja de ser menos restrictivo a la hora de agrupar árboles muy distintos en una misma clase. Sin embargo, sus principales desventajas son, por una parte, que la matriz resultante tiene un tamaño muy grande y, por otra, que los árboles de una clase pueden experimentar transiciones (entendidas como crecimientos) a clases de tamaño mayores que la inmediatamente superior. Todo ello conduce a la aparición de un gran número de elementos en la matriz del modelo cuyo valor deberemos calcular a partir de nuestros datos, lo que no siempre es posible realizar con la precisión y exactitud requerida ya que cada elemento matricial debe calcularse por separado. En segundo lugar, la opción de un intervalo de clase diametral muy amplio reduce drásticamente el número de elementos a calcular, lo cual es una ventaja a considerar si la cantidad de datos a nuestra disposición no es muy abundante. No obstante, la desventaja de optar por una clase muy amplia es, como se ha mencionado anteriormente, que implícitamente suponemos que individuos de tamaño muy diferentes se comportan exactamente de la misma manera, lo que limitará la capacidad predictiva del modelo.

Los modelos matriciales, por consiguiente, pueden no ser la mejor herramienta con la que estudiar la evolución de un rodal, parcela o bosque. No obstante, su uso es muy amplio debido a que a) son relativamente fáciles de implementar, b) la caracterización de los árboles de un rodal en clases diametrales está muy extendida en el ámbito forestal, y c) los resultados que proporciona son, en general, satisfactorios para niveles de exactitud y precisión intermedios.

La metodología MIP, por el contrario, permite la implementación de algoritmos de simulación incluso cuando los datos disponibles son exigüos al no dividir la población en clases discretas. Por ello, es posible estudiar las variaciones en tamaño y en procesos vitales con más detalle. Además, es posible combinar ambas metodologías en un mismo modelo tal que, por ejemplo, un modelo matricial describa la dinámica de los primeros estadios de la planta mientras que un MIP determine la de la etapa adulta.

4. Programas disponibles para el cálculo de modelos integrales de proyección

Mientras que la metodología de los modelos matriciales se basa en gran parte en el álgebra de matrices, que es relativamente fácil de entender, para la elaboración de un MIP se requieren ciertos conocimientos de estadística y análisis matemático. Los MIP se describen a partir de una ecuación integral que, en general, no es resoluble analíticamente salvo en los casos más básicos. Para resolverla, por tanto, se necesita aplicar una estrategia de integración numérica (véase apéndice). Sin embargo, no es absolutamente necesario que el gestor o investigador implemente por sí mismo un algoritmo de MIP, ya que es posible encontrar programas diseñados y escritos específicamente para facilitar la tarea de calcular un modelo a partir de un

conjunto de datos. Por ejemplo, aunque en la realización del caso de estudio que presentamos en las secciones siguientes hemos utilizado algoritmos propios, el lector interesado puede examinar el paquete de programas IPMpack (Metcalf, McMahon, Salguero-Gómez & Jongejans, 2013), realizado con el lenguaje gratuito de programación GNU R (R Core Team, 2012). También están disponibles los algoritmos en R y MATLAB preparados por Easterling et al. (2000) y disponibles como información suplementaria en su trabajo, así como los algoritmos de Ellner y Rees (2006), con los que podemos seguir las explicaciones dadas en los textos correspondientes por estos autores.

5. Introducción teórica y ejemplo de las funciones de un modelo integral de proyección

Aunque la metodología matemática en la que se basan los MIP está bien explicada en algunas de las referencias anteriores, la mayoría de las cuales han sido tomadas de la literatura en inglés, existen pocos trabajos dedicados a explicar con detalle y en español las técnicas de análisis mediante las cuales podemos construir un MIP. Es por ello que hemos incluido en este capítulo un breve apéndice de ampliación teórica para el lector interesado en los aspectos más matemáticos de los MIP.

5.1. Caso de estudio: dinámica de zonas de regeneración post-incendio de *P. halepensis*

El objetivo principal del caso de estudio presentado en este capítulo es el de ilustrar y demostrar cómo podemos construir, en un caso particular, un MIP a partir de un conjunto de datos de campo, complementados con datos de Inventarios. Aunque se mostrarán resultados del modelo y se discutirán sus implicaciones, no es intención de estos autores el ir más allá del aspecto didáctico del estudio. Las ecuaciones utilizadas en el modelo están definidas en el apéndice del capítulo.

Como conjunto de datos hemos utilizado datos de parcelas de *Pinus halepensis* (pino carrasco) afectadas por incendios. Estos datos pertenecen al Programa de Restauración y Gestión Forestal de la Provincia de Barcelona, llevado a cabo por la Oficina Técnica Municipal de Prevención de Incendios Forestales de la Diputación de Barcelona. Dentro de este programa de seguimiento se han realizado tareas de seguimiento y monitorización de los aclareos de masas de pino carrasco con diferentes edades de regeneración con el objetivo de mejorar la dinámica de crecimiento de estas masas y aumentar su resiliencia frente a nuevos incendios (para una descripción de las metodologías aplicadas, véase Verkaik & Espelta, 2005). En cada parcela se realizó el seguimiento desde 2003 hasta 2011 de una muestra de 20 árboles elegidos aleatoriamente. En el caso de estudio que presentamos aquí hemos modelado la proyección a 100 años de 2 de esas parcelas, pertenecientes al incendio del año 1982: una sometida a actuación de aclareo en el año 2003 y otra parcela de control en la que no hubo ninguna acción después del incendio. Las características generales de estas parcelas están indicadas en la Tabla 1.

Año del incendio	1982
Especie dominante	<i>P. halepensis</i>
Localización del incendio	Anoia (Cataluña)
Diámetro normal (a 1,3 m de altura) máximo posible asumido (cm)	146
Año de ejecución del aclareo	2003
Año inicial de la simulación	2008
Núm. de pies en parcela de aclareo en 2003 antes del aclareo	≈15000
Núm. de pies en parcela de aclareo en 2003 después del aclareo	1369
Núm. de pies en parcela de control en 2003	15534
Área basimétrica estimada en parcela de aclareo en 2003 (m ² ha ⁻¹)	6,41
Área basimétrica estimada en parcela de control en 2003 (m ² ha ⁻¹)	64,09

Tabla 1. Características generales de los datos utilizados en el modelo

En la Figura 3 se muestra la distribución de clases diamétricas (calculada a partir de los resultados continuos del modelo) de la parcela de aclareo y la de control después de 100 años. Los diámetros de los árboles monitorizados se midieron a 25 cm de altura. La distribución diamétrica de partida de cada parcela correspondió a la correspondiente al año 2008, que se obtuvo a partir de los datos de seguimiento. Se observa cómo en la parcela de aclareo, en comparación con la parcela de control, el número de pies de gran tamaño es mucho mayor después de 100 años, lo que era esperable dada la diferencia en el ritmo de crecimiento diamétrico observado. También es interesante observar cómo el número de árboles en la clase diamétrica más pequeña (que va de 0 a 5 cm) es ligeramente mayor en la parcela de aclareo, lo que indica un reclutamiento más vigoroso.

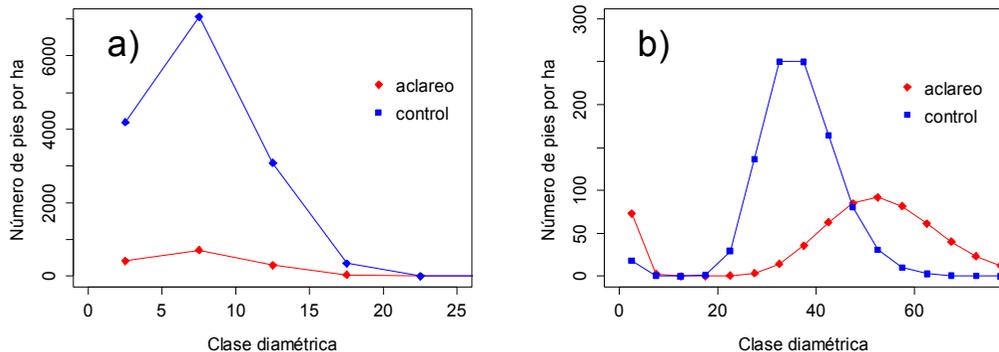


Figura 3. Distribución modelada del número de pies por clase diamétrica a) inicial, y b) después de 100 años, calculada a partir de la distribución continua de pies resultante. Los diámetros corresponden a los medidos a 25 cm de altura

La evolución temporal del área basimétrica para las dos parcelas se muestra en la Figura 4. Los valores calculados para la parcela de control son mayores durante los primeros 20 años, pero a partir de ese momento la parcela de aclareo supera a la de control. Los valores máximos del área basimétrica, después de 100 años, son de 68 y 63 m² per hectárea para la parcela de aclareo y la de control, respectivamente. Estos valores, aunque altos, son razonables para un bosque que se ha dejado evolucionar durante un periodo de 100 años sin actuaciones de gestión y sin

incendios. La tendencia de las dos curvas es a aumentar, aunque la tasa de aumento (la pendiente de la curva) es menor en la parcela de aclareo que en el de la de control. Por ello, es posible que en los dos casos el área basimétrica pueda alcanzar valores ligeramente más altos en un periodo más largo de tiempo. Valores incluso mayores de área basimétrica (del orden de 120 m² por hectárea; L. Comas, comunicación personal) han sido medidos en inventarios de bosques singulares en el norte de Cataluña, lo cual apunta a la verosimilitud de la proyección realizada por el modelo. Sin embargo, como en todo análisis, debemos ser precavidos al interpretar los resultados, ya que las aproximaciones y suposiciones realizadas a la hora de determinar las funciones pueden dejar de ser válidas a medio o largo plazo.

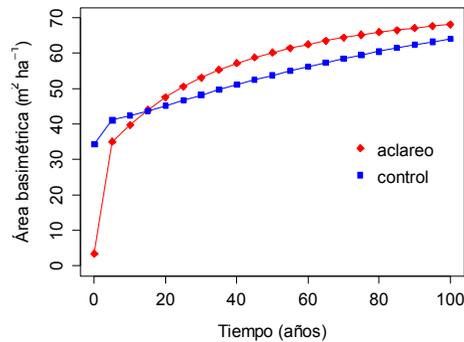


Figura 4. Evolución temporal del área basimétrica en la parcela control y en la de aclareo. El área basimétrica se ha medido a partir del diámetro normal (utilizando para ello las ecuaciones mencionadas en el texto para transformar ambas medidas de diámetro)

El esfuerzo reproductivo (número de piñas, en este caso) es un parámetro clave en la dinámica futura de la regeneración natural de los rodales y en su persistencia. En la Figura 5 podemos observar cómo el número total de piñas por hectárea en la parcela de aclareo supera al de la parcela de control después de 10 años. Este comportamiento es un reflejo de la interacción entre la producción de piñas por árbol y la tasa de crecimiento diamétrico en la parcela de aclareo y de control.

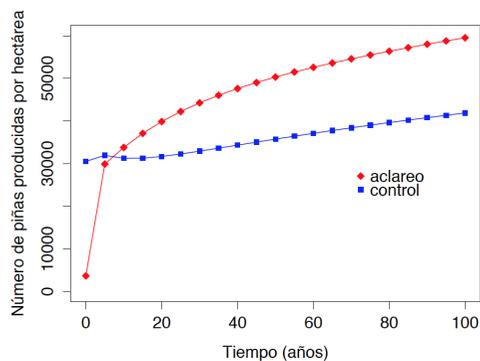


Figura 5. Evolución temporal del número total de piñas producidas por hectárea en la parcela de aclareo y la de control

6. Conclusiones

El conocimiento del valor ecológico y económico, en el momento actual y en un futuro a corto y medio plazo, de los bosques españoles constituye una de las mayores preocupaciones de los técnicos gestores encargados de velar por la buena salud de nuestro patrimonio forestal. El trabajo del gestor medioambiental puede beneficiarse enormemente del uso de herramientas matemáticas de modelización, muchas de ellas disponibles de manera gratuita en bases de datos o repositorios de programas y algoritmos. Las nuevas metodologías integrales de proyección, presentadas en este capítulo, permiten estudiar la dinámica los procesos de supervivencia, crecimiento y reclutamiento en un rodal de bosque a partir de un número relativamente reducido de datos de campo, lo que convierte esta técnica de modelización en más adecuada que las metodologías matriciales. Hemos demostrado cómo, a partir de un conjunto de datos de crecimiento obtenidos *in situ* en parcelas afectadas por grandes incendios forestales, completados con datos de los Inventarios Forestales Nacionales disponibles públicamente, podemos intentar describir la dinámica a medio plazo de esas parcelas.

Las actividades de aclareo llevada a cabo en 2003 tuvieron, como efecto más visible, el incremento de la tasa de crecimiento diamétrico de los árboles que siguieron en pie. Para poder valorar los efectos más sutiles de aquellas acciones utilizamos un modelo numérico. El resultado de la proyección de la dinámica de los rodales de bosque elegidos es un crecimiento y regeneración más vigorosos, cuya mayor producción de piñas puede dar lugar a una regeneración abundante en caso de sufrir nuevos incendios y por tanto contribuir a asegurar la persistencia de la masa. Indirectamente, una mayor producción de piñas también favorecerá la diversidad animal de las especies de aves y pequeños mamíferos que se alimenten directamente de los piñones de pino carrasco.

Referencias

Broncano, M.J. (2002). *Patrones observados y factores que determinan la variabilidad espacio-temporal de la regeneración del pino carrasco (Pinus halepensis Mill.) después de un incendio*. Tesis doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona.

Caswell, H. (2001). *Matrix population models: Construction, analysis and interpretation*. 2nd Edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.

Easterling, M.R., Ellner, S.P., & Dixon, P.M. (2000). Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology*, 8(3), 694-708.

[http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0694:SSSAAN\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0694:SSSAAN]2.0.CO;2)

Ellner, S.P., & Rees, M. (2006). Integral projection models for species with complex demography. *The American Naturalist*, 167(3), 410-428. <http://dx.doi.org/10.1086/499438>

Habrouk, A. (2002). *Regeneración natural y restauración de la zona afectada por el gran incendio del Bages y Berguedà de 1994*. Tesis doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona.

Metcalf, C.J.E., McMahon, S.M., Salguero-Gómez, R., & Jongejans, E. (2013). IPMpack: an R package for Integral Projection Models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 195-200.
<http://dx.doi.org/10.1111/2041-210x.12001>

Piñol, J., & Martínez-Vilalta, J. (2006). *Ecología con números*. Bellaterra, Barcelona: Lynx Edicions.

Porté, A., & Bartelink, H.H. (2002). Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecological Modelling*, 150, 141-188.
[http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00476-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00476-8)

R Core Team (2012). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>

Usher, M.B. (1969). A matrix model for forest management. *Biometrics*, 25(2), 309-315.
<http://dx.doi.org/10.2307/2528791>

Verkaik, I., & Espelta, J.M. (2005). Efecto del aclareo sobre las características reproductivas de *Pinus halepensis* Mill. En masas con diferente edad de regeneración post-incendio. *Actas del IV Congreso Forestal Español*, 337, 342.

Apéndice

Como se ha señalado anteriormente en este capítulo, podemos pensar en los MIP como una extensión de los modelos matriciales, que a su vez están basados en la teoría de matrices de Leslie, para el caso en que la variable que describe la población no es discreta (pe. edad en meses o años de un mamífero, estadio de formación de un insecto) sino continua (pe. diámetro de un arbusto o de un árbol, altura). Los MIP proporcionan unas herramientas matemáticas poderosas con las que entender la dinámica a corto y medio plazo de una población. Sin embargo, la metodología de los MIP no es tan sencilla como la de los modelos matriciales.

A.1. Modelos matriciales

Los modelos matriciales basados en las matrices de Leslie se pueden formular de una manera extremadamente compacta. Supongamos que deseamos simular la dinámica de la población de un determinado ser vivo, cuyos individuos atraviesan una serie de estadios o etapas (pe. pupa, larva) desde su nacimiento hasta su etapa adulta. Definamos n_t como un conjunto de números reales (matemáticamente, un vector o matriz de una columna), con tantos elementos como etapas de desarrollo, que describe el número de individuos de la población en cada uno de esos estadios, en un momento temporal t . En un intervalo de tiempo delta determinado la población habrá experimentado una serie de cambios debido a la incorporación de nuevos individuos (reproducción), la muerte de otros (mortalidad) y el paso de un estadio a otro (crecimiento) por parte de los supervivientes. La estructura de la población en el tiempo $t+\Delta$, consecuentemente, estará definida por un nuevo conjunto $n_{t+\Delta}$ cuyo cálculo se describe de la siguiente manera:

$$n_{t+\Delta} = M * n_t \quad (1)$$

Ecuación 1. Ecuación de un modelo matricial

Los procesos de reproducción, mortalidad o supervivencia y crecimiento están todos incluidos en los elementos de la matriz. Dependiendo de su tamaño, no siempre es posible calcular con la precisión deseada los diferentes elementos de la matriz del modelo, ya que se necesitarían una gran cantidad de datos.

Como texto introductorio a los modelos demográficos con matrices de Leslie recomendamos el libro de Piñol y Martínez-Vilalta (2006). En inglés podemos encontrar el texto clásico, aunque bastante matemático, de Caswell (2001).

A.2. Formulación de un modelo integral de proyección

Frecuentemente la población de estudio no depende de estadios o etapas de desarrollo, ya que no se puede describir adecuadamente con una variable discreta. El ejemplo más obvio es el del crecimiento de un árbol, que podemos representar en general (excluyendo la edad, de difícil estima) mediante variables como el diámetro normal, altura o volumen, todas continuas. Denotemos una vez más $n_t(x)$ como el número de individuos de la población en un tiempo t . Ahora, sin embargo, $n_t(x)$ ya no es un conjunto discreto de individuos según unas clases de tamaño, sino que se trata de una distribución que describe el número de individuos en función de la variable continua x .

La formulación compacta de los modelos matriciales deja paso, ahora, a la siguiente ecuación para los MIP:

$$n_{t+\Delta}(y) = \int K(x, y) \cdot n_t(x) \cdot dx \quad (2)$$

Ecuación 2. Ecuación de un modelo integral de proyección

Es interesante observar que, como antes con los modelos matriciales, la estructura de la población en el tiempo $t+\Delta$ se obtiene simplemente aplicando una cierta función u operador $K(x,y)$ sobre la población en el tiempo inicial t . La diferencia ahora es que, debido a estar trabajando con una población continua en la variable x , que a partir de ahora identificaremos como el tamaño, necesitamos realizar una integral (que, matemáticamente hablando, es también una suma). Al no ser posible, en general, encontrar una solución analítica para la integral anterior, debemos reformularla de manera que sea posible una solución numérica, lo que implica la utilización de una cuadratura para la integral. Por ejemplo, utilizando la regla del punto medio obtendremos:

$$n_{t+\Delta}(y_j) = h \cdot \sum_{i=1}^N K(x_i, y_j) \cdot n_t(x_i) \quad (3)$$

Ecuación 3. MIP formulado mediante la cuadratura del punto medio

donde h es el intervalo de tamaño entre puntos consecutivos. La fórmula anterior guarda una enorme similitud con la de un modelo matricial de la sección anterior. Easterling et al. (2000) proponen el cálculo de la función $K(x,y)$ como sigue:

$$K(x, y) = s(x) \times c(x, y) + r(x, y) \quad (4)$$

Ecuación 4. Integrando de la ecuación 2

Esta notación guarda muchas similitudes con la utilizada comúnmente en los modelos matriciales. La función $s(x)$ se identifica como la probabilidad de supervivencia de los individuos de tamaño x entre t y $t+\Delta$. La función $c(x,y)$ en la ecuación anterior es, matemáticamente hablando, una función de densidad de probabilidad que, en el contexto del MIP, establece la proporción de la población de tamaño x que pasa, entre t y $t+\Delta$, a tener un tamaño y . Es decir, $c(x,y)$ establece básicamente el crecimiento de la población. Finalmente, la función $r(x,y)$ determina la regeneración del rodal, proporcionando la distribución de nuevos pies en $t+\Delta$ en función de estado de la población en t .

A.3. Determinación de las funciones del MIP para el caso de estudio

A.3.1. Función de supervivencia $s(x)$

No fue posible extraer una relación entre el tamaño del árbol o el área basal de la parcela y la mortalidad de *P. halepensis* a partir de los datos de seguimiento, debido a su escasez. Por ello, y sólo en este caso, utilizamos las bases de datos de los Inventarios Forestales Nacionales IFN2 y IFN3. Debido a que los Inventarios no registran el seguimiento de ningún árbol individual por

debajo de un diámetro normal de 7,5 cm, es probable que la mortalidad de los pies de tamaño reducido no esté bien determinada, lo que representa una limitación a tener en cuenta del modelo. Se descartaron todas las parcelas con señales evidentes de gestión y se realizó una regresión generalizada binomial con una función de enlace logit, tal que la supervivencia se pudo definir en función del diámetro normal DN del árbol y del área basal de la parcela como sigue:

$$s(DN) = \frac{1}{1 + e^{-\left(s_1 + s_2 \sqrt{DN} + s_3 \cdot \sqrt{AB'} + s_4 \cdot \frac{AB'}{\sqrt{DN}}\right)}} \quad (5)$$

Ecuación 5. Función de supervivencia $s(x)$ de la ecuación 4

El área basimétrica AB' se midió en los Inventarios también a partir del diámetro normal, por lo que tuvimos que derivar una relación entre el diámetro basal utilizado en este estudio y el diámetro normal del individuo. La escasez de datos experimentales disponibles, proporcionados por investigadores del CREA, nos obligó a utilizar medidas de *P. halepensis* y *P. sylvestris*. El resultado fue una regresión que nos ayudó a determinar el diámetro normal DN a partir del diámetro basal x :

$$DN = 0,799 \cdot x + 0,510 \quad (6)$$

Ecuación 6. Determinación del diámetro normal a partir del diámetro basal medido a 25 cm de altura

De esta manera pudimos estimar la función $s(x)$ que usamos en el modelo (Figura A1). Dado que el intervalo de tiempo entre dos Inventarios Forestales Nacionales es, en promedio, de 10 años, mientras que el intervalo temporal del modelo es de 5 años, la función de supervivencia utilizada en la modelización, $s'(x)$, se calculó como la aproximación $s'(x) \cong \sqrt{s(x)}$ (válida si suponemos, idealmente, que la probabilidad de supervivencia es una función exponencial del tiempo).

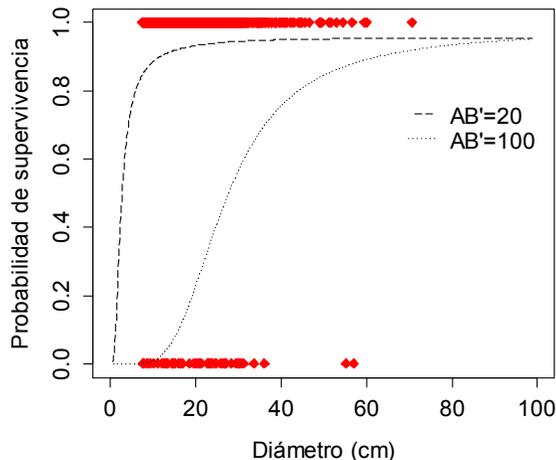


Figura A1. Ajuste de la supervivencia de pies de *P. halepensis* en 10 años a una función logística del diámetro normal y el área basimétrica (en m^2 por hectárea)

A.3.2. Función de crecimiento diamétrico $g(x,y)$

El seguimiento de las parcelas con y sin aclareo demuestra claramente cómo la reducción del número de pies en un bosque joven con muy alta densidad favorece el crecimiento de los individuos que quedan en pie. La Figura A2 ilustra la diferencia mencionada entre el crecimiento entre 2003 y 2008 de la parcela control y la de aclareo en el caso del seguimiento del incendio de 1982, que hemos escogido para nuestro caso de estudio. Tomando unos valores promedio del área basimétrica en 2003 para estas parcelas, obtenido a partir de los datos de densidad de pies, hemos podido ajustar una función de Gompertz independiente de la edad mediante una regresión no lineal:

$$D_{t+\Delta} = D_{max} \cdot \left(\frac{D_t}{D_{max}} \right)^{e^{g \cdot t \cdot g \cdot AB}} \quad (7)$$

Ecuación 7. Función de crecimiento diamétrico independiente del tiempo

El parámetro D_{max} se refiere al diámetro máximo a 25 cm de altura que puede alcanzar un individuo de pino carrasco. A partir de medidas de inventarios el diámetro normal máximo se estimo en 146 cm. Con una regresión equivalente a la de la ecuación 6 se determinó $D_{max} = 173$ cm (a 25 cm de altura) a partir del diámetro normal máximo. Igualmente, las variables diámetro D_t , $D_{t+\Delta}$ y área basimétrica AB se refieren al diámetro obtenido en las parcelas de seguimiento. La función de densidad de probabilidad $g(x,y)$ se puede expresar de la siguiente manera:

$$g(x, y) = \frac{1}{\sigma \sqrt{2\pi}} e^{-\frac{\left(y - D_{max} \left(\frac{x}{D_{max}} \right)^{e^{g \cdot t \cdot g \cdot AB}} \right)^2}{2\sigma^2}} \quad (8)$$

Ecuación 8. Función de densidad de probabilidad de crecimiento diamétrico

La varianza σ^2 de los datos se calculó con una regresión entre los residuos cuadrados de la regresión y el tamaño. Para evitar valores negativos del diámetro (debido a que $g(x,y)$ toma valores entre $-\infty$ y $+\infty$), la expresión para $g(x,y)$ se debe truncar a cero y normalizar.

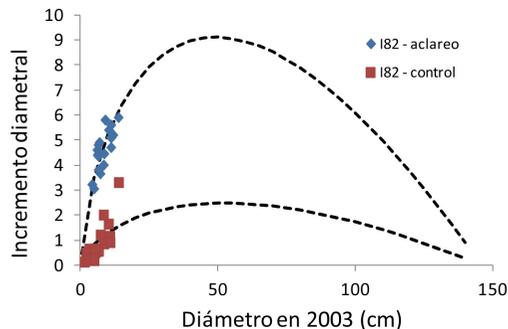


Figura A2. Ajuste del crecimiento en diámetro entre 2003 y 2008 de 20 árboles en las parcelas de aclareo y control del incendio de 1982. Las curvas ajustadas a cada conjunto de datos se muestran como una curva discontinua. Para ilustrar mejor la bondad del ajuste se ha dibujado $D_{t+\Delta} - D_t$ versus D_t .

A.3.3. Funciones de reclutamiento

La cantidad de piñas en cada árbol individual se calculó, a partir de los datos de las parcelas del incendio de 1986, como una función proporcional al diámetro al cuadrado (véase Figura A3). La proporción de piñas que se abren cada año se obtuvo también a partir de los datos observados en las parcelas de 1986. El número medio de piñones por piña, 60, se calculó a partir del trabajo de Habrouk (2002). La proporción de piñones no depredados, germinados, establecidos y supervivientes (en forma de plántula) hasta los 5 años se estimó del trabajo de Broncano (2002). Para calcular la distribución de tamaños de los juveniles de 5 años se ajustó a una distribución gamma a los datos de 2006 de las parcelas del incendio de 1986 y luego se corrigió el parámetro de escala de la distribución ajustada para poder pasar de un intervalo de tiempo de 20 años a otro de 5 (véase Figura A4).

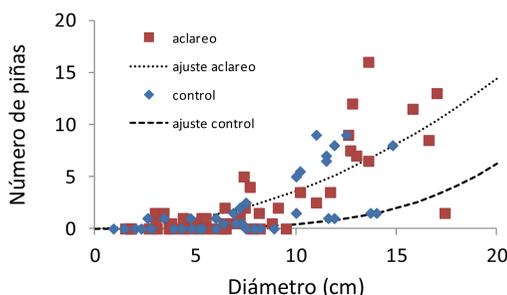


Figura A3. Ajuste del número de piñas por individuo en función de su diámetro al cuadrado

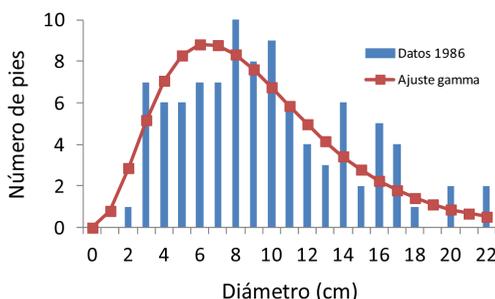


Figura A4. Distribución de tamaños de nuevos pies en el periodo 1986-2006 y ajuste a una función gamma

A.3.4. Un comentario sobre la integración numérica en los MIP

Como se ha mencionado anteriormente, la resolución analítica de la integral de un MIP no es, en general, posible, por lo que nos vemos obligado a resolverla numéricamente. En este trabajo implementamos el algoritmo del punto medio, que en diversas pruebas dio resultados muy similares a los de una cuadratura trapezoidal. Desde nuestra experiencia con algoritmos de integración numérica en general, y con su aplicación a los modelos MIP en particular, podemos concluir que la mayoría de las técnicas de integración numérica dan resultados muy similares

cuando las funciones a integrar son suficientemente suaves. Cuando esto no es así, o sospechamos que en algún paso pudieran surgir distribuciones que oscilaran rápidamente, se deben probar varias técnicas y experimentar con subintervalos de integración cada vez más pequeños.