

# Un modelo para el estudio de la distribución de organismos de gran dispersabilidad y área de reproducción muy localizada

por

RAMÓN MARGALEF

## 1. INTRODUCCIÓN

En Biología marina y, muy especialmente, en el estudio de animales pelágicos, se presenta con frecuencia el caso de especies que se capturan permanente o temporalmente en una área más vasta de la que ofrece condiciones óptimas para su reproducción. Esto da lugar a una peculiar distribución de la población, cuya densidad y cuya distribución por edades varía de un lugar a otro.

La adición de nuevos individuos se hace de manera independiente de la densidad local y dependiente de cierto sistema de gradientes ecológicos, que son los que determinan las llamadas «áreas de puesta o de reproducción», sin que ello signifique que la reproducción sea nula fuera de dichas áreas, pero sí que la que se verifica en tales condiciones no contribuye de manera esencial al mantenimiento de la población total. Si, una vez salvadas las primeras etapas del desarrollo, las condiciones que permiten la continuación del mismo son más amplias, por hacerse la especie más eurioica con la edad, existirá un flujo continuo de individuos del área de cría a las áreas contiguas, o sea a aquellas en que la especie no se reproduce, pero crece y se desarrolla normalmente. Los movimientos individuales de los animales podrán ser en sentidos diver-

sos ; pero, admitida una creciente euriecia de la especie, el flujo resultante irá de las áreas de cría, más pobladas, a las periféricas. En el caso de especies del necton es forzoso aceptar ciertos movimientos colectivos de reestructuración espacial, relacionados con la reproducción ; pero en organismos del plancton, y en parte de los del necton, no es demostrable que la población total se congregue en las áreas de reproducción, sino que es más verosímil que una gran parte de los individuos situados fuera de aquéllas apenas se reproducen, o que una considerable parte de su prole se malogra.

En primera aproximación podemos comparar a los individuos con «partículas» que se mueven con una velocidad de difusión generalmente acelerada (por aumentar su poder de locomoción con la edad) y cuyas trayectorias son al azar, con el resultado estadístico de un flujo resultante que va de las extensiones de mayor concentración a las de menor densidad de población. Semejantes «partículas» difieren de las de cualquier modelo físico en que están sujetas a una mortalidad, que puede expresarse por medio de una curva media de supervivencia ; su desaparición crea un «vacío» en áreas periféricas, que es el que mantiene constante el flujo centrífugo de difusión. El espacio máximo a que puede extenderse la especie viene definido por un radio que parte del límite en que la supervivencia larval es posible y cuya longitud es el máximo camino que puede recorrer un individuo a lo largo de su vida.

## 2. ALGUNOS EJEMPLOS

En las desembocaduras de los ríos, donde las condiciones ecológicas varían rápidamente según una dirección, ciertas especies se multiplican en determinados tramos e individuos de las mismas son transportados —en parte por acción de la circulación propia de los esteros— a otras zonas donde la especie no puede mantenerse por reproducción propia (BARLOW, 1953). Las larvas de seres bentónicos fijos pueden encontrarse en una área más amplia de la que ocupan las formas adultas ; en la zona periférica se presentan larvas de edad media más elevada, las cuales no hallan condiciones para fijarse y perecen. Los animales pelágicos que ocupan una área muy vasta puede considerarse que se extienden en un ambiente de dos dimensiones ; muchos de ellos, tanto del plancton como del necton (clupeidos) crían en una área restringida, dispersándose luego. En el caso de organismos más pequeños es forzoso considerar un sistema tridimensional, en el que el mantenimiento de la difusión por debajo de determinado límite es condición forzosa para la conservación de un núcleo reproductivo en el punto más favorable del sistema.

Los ejemplos anteriores tienen interés porque nos ilustran sobre la posibilidad de enfocar este problema en una dimensión (canal, estero),

en dos dimensiones (área extensa en relación con la profundidad, que se despreja), o en tres dimensiones (núcleo de reproducción en el seno de una masa ilimitada de agua). El planteo es siempre el mismo ; pero, si la combinación de difusión y mortalidad nos da un gradiente a lo largo de una distancia  $j$  a partir del centro de cría, la expresión de dicho gradiente tendrá la forma  $e^{-kj}$  en el primer caso,  $e^{-2kj}$  en el segundo, y  $e^{-3kj}$  en el tercero.

Considerando a los organismos como «partículas», tal como se ha hecho en la introducción, se llega en todos los casos a predecir un estado de equilibrio dinámico, que se conserva igual a sí mismo —salvo cuando la difusión es excesiva y desaparece el centro de cría si éste no alcanzaba una dimensión crítica— y que, teóricamente, puede deducirse de las características de mortalidad, difusión, etc.

Es evidente que una población natural no se ajustará exactamente a semejante modelo teórico. Las razones para ello son múltiples ; debe contarse con una deformación debida a las corrientes, o introducir a éstas en el esquema teórico. En los organismos del necton existen efectos secundarios de agregación y movimientos contra los gradientes, especialmente con motivo de las llamadas migraciones de reproducción. Estas últimas constituyen una salvaguarda para la especie cuando su difusión es excesiva. Las fluctuaciones (ondas de población) determinarán desviaciones concéntricas y de signo alterno entre la predicción teórica y la observación, cuando el área total de estudio es suficientemente amplia.

Reconociendo la existencia de éstas y de otras causas de divergencia, la utilidad del modelo no queda disminuida, sino todo lo contrario. El comparar la distribución real con el esquema teórico nos pondrá de manifiesto en qué medida el comportamiento de los organismos se aparta del de hipotéticas «partículas» que tienen una parte de sus propiedades. Podremos descubrir migraciones y la acción de nuevos factores ecológicos que no destacarían claramente de considerar simplemente la distribución real. La comparación entre los valores teóricos y los datos de observación para cada punto puede hacerse de dos maneras : por medio de la densidad total de población y por su distribución por edades. Frecuentemente, la distribución en clases de edad ofrecerá mayores garantías de seguridad.

### 3. FUNDAMENTOS DE UN MODELO TEÓRICO

La formulación más general podría ser la siguiente. Sea  $N_j$  el número de individuos por unidad de volumen en cada uno de los distintos puntos ( $j$ ) de un radio que parte del punto de reproducción óptima, y  $N_i$  el número de individuos de la clase de edad  $i$  presentes en toda la

población.  $N$  es la población total. Tendremos el siguiente esquema de distribución :

$N_{a_0}$	$N_{b_0}$	$N_{c_0}$	...	$N_{j_0}$	$N_0$
$N_{a_1}$	$N_{b_1}$	$N_{c_1}$	...	$N_{j_1}$	$N_1$
$N_{a_2}$	$N_{b_2}$	$N_{c_2}$	...	$N_{j_2}$	$N_2$
.....					
$N_{a_i}$	$N_{b_i}$	$N_{c_i}$	...	$N_{j_i}$	$N_i$
$N_a$	$N_b$	$N_c$	...	$N_j$	$N$

$N_0$  significa aquí los individuos acabados de nacer, no al final del primer año, como es corriente en ictiología y como se usará luego en un ejemplo teórico. Los valores de  $N_{j_0}$  se suponen *independientes de las densidades*  $N_j$  y relacionados con factores ecológicos; de ordinario tan sólo  $N_{a_0}$  será significativamente distinto de cero. Los valores  $N_0, N_1, N_2, \dots, N_i$  están relacionados entre sí por una *curva de supervivencia* propia de la especie en las condiciones dadas; la tasa de mortalidad es, pues, dependiente de la edad, y, en primera aproximación, se la puede suponer independiente de la densidad y de la localidad. La velocidad de difusión depende de la capacidad de locomoción y, por tanto, de la edad; según GRAY (1952, p. 13), en los peces la velocidad máxima parece guardar cierta relación con la raíz cúbica de la longitud, y en primera aproximación podría utilizarse este valor. La intensidad de la difusión total depende del gradiente de densidad, que puede computarse a partir de la densidad total de individuos ( $N_j$ ). En el área de cría, el flujo neto será centrífugo y representará una pérdida constante de individuos; en la zona marginal, el flujo resultante significará una aportación de individuos para compensar la mortalidad en los límites de vida de la especie; en todos los puntos intermedios, la aportación de individuos superará a las pérdidas en la medida necesaria para compensar la mortalidad local. El modelo deberá formularse para una, dos o tres dimensiones, según el ejemplo práctico que se desee estudiar (véase apartado segundo). Cumpliendo con todas estas condiciones y otras restrictivas que pueden añadirse (mortalidad variable según los lugares, etc.), se podrían deducir los valores del estado de equilibrio dinámico en que la población total  $N$  y su distribución en el espacio permanecen invariables.

Es dudoso si el trabajo que esto representa compensa la utilidad de este modelo; pero se puede pensar en la posibilidad de utilizar otros esquemas de manejo más sencillo y que, verosímilmente, no dan resultados mucho peores.

WOLFENBARGER (1946) revisó la forma en que se verifica la difusión de los organismos alrededor de un centro de origen. Numerosos datos experimentales revelan una relación aproximadamente hiperbólica entre número de individuos y distancia del centro de diseminación. WOLFENBARGER encuentra empíricamente que una de las relaciones más sencillas

y de mejor ajuste es la simple relación lineal entre número de individuos y logaritmo de la distancia.

Del examen de los mismos datos de WOLFENBARGER se deduce que la relación lineal entre logaritmo del número de individuos y distancia del centro de distribución no es peor en la mayor parte de los casos. Esta observación tiene interés, porque esta segunda relación parece tener mayor fundamento lógico. En efecto, la difusión de los organismos a partir del área de reproducción presenta determinadas analogías con la transmisión de la luz; existe un flujo en cierto sentido, determinado por una «presión» (gradiente de densidad), y una «extinción» que representa la tasa de mortalidad, una vez se ha alcanzado un equilibrio de densidades. De ser esto correcto, a la distancia  $j$  tendríamos la densidad

$$N_j = N_a e^{-kj}$$

lo que conduce a la segunda relación semilogarítmica. En realidad,  $k$  no representa una tasa de mortalidad pura, porque cuando la población comprende individuos de edad desigual, la reestructuración atribuible a diferencias en las velocidades de difusión, según la edad, influye sobre dicho valor.

#### 4. APLICACIÓN DEL MODELO SIMPLIFICADO ANTERIOR

El esquema de WOLFENBARGER y su modificación, propuesta en el último párrafo, se prestan a la aplicación gráfica, que resulta sencillísima (figs. 1 y 2).

La figura 1 parte del supuesto de WOLFENBARGER, aceptando una relación lineal entre número de individuos y logaritmo de la distancia del centro de dispersión. Sea una especie cuyos individuos pueden distribuirse en clases de edad 0, 1, 2, ... y la representación de sus respectivas densidades a lo largo de un radio que partirá del área de puesta, se hará en un sistema de coordenadas, con distancias en abscisas (escala logarítmica) y número de individuos por unidad de volumen en ordenadas (escala aritmética).

Si sólo se considera la población parcial formada por los individuos de la clase 0, su distribución vendrá señalada por una recta que unirá su densidad en el punto inicial (área de puesta) con el punto correspondiente a la densidad 0, sobre el eje de abscisas, y a la distancia en la cual ya no se encuentran individuos de la clase de edad 0. Es preferible usar una densidad mínima fija y la distancia en la que dicha densidad se observa. A continuación se puede pasar a considerar una población, también parcial, pero más amplia, puesto que está formada por las clases 0 y 1. Puede procederse análogamente, trazando una segunda recta,

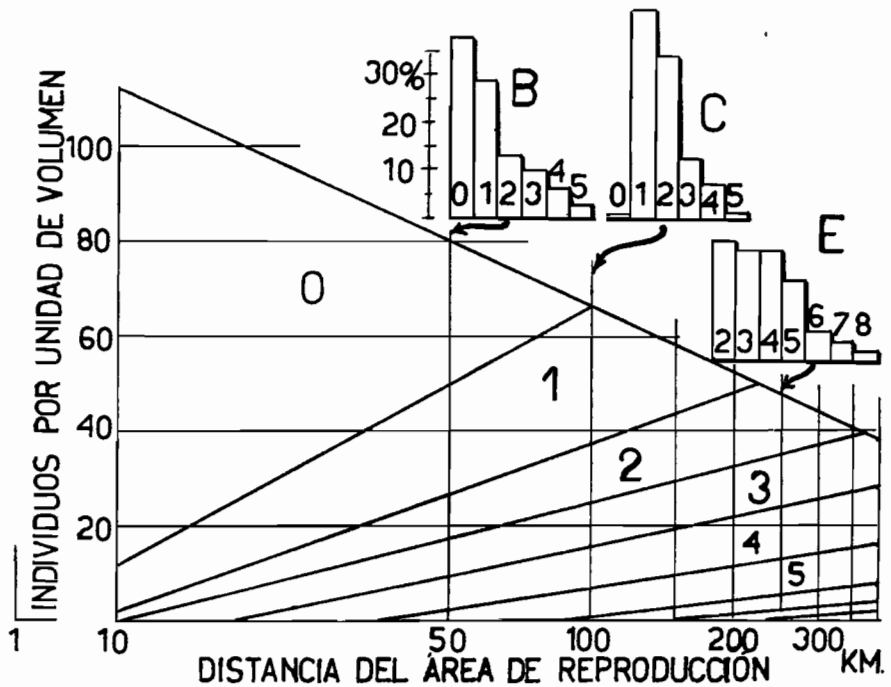
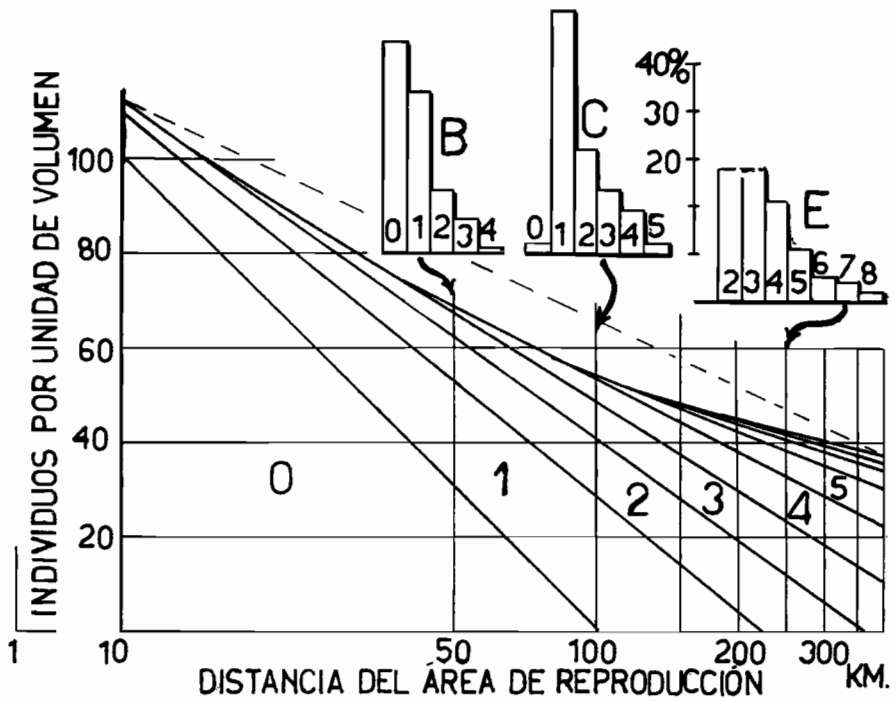


FIG. 1. — Distribución teórica de una especie, por clases de edad, suponiendo una relación lineal entre el número de individuos y el logaritmo de la distancia al área de reproducción. 0, 1, 2, ..., clases de edad. El área de reproducción queda a la izquierda, en el origen de las abscisas. B, C, E, distribución por edades en varios puntos. Arriba, esquema original; abajo, aproximación con los triángulos trasladados y suponiendo rectilíneo el límite superior del gráfico.

que quedará por fuera de la primera. La integral entre ambas rectas corresponde a los individuos de la clase 1, cuya distribución resulta de la distancia entre ambas rectas en cada uno de los puntos del eje de las distancias. Análogamente se procede para las distintas poblaciones parciales, cada vez más amplias, pues incluyen cada vez una clase anual más vieja, hasta llegar a la población total. No hay más salvedad que la debida a la circunstancia que las clases de mayor edad pueden faltar en el área de cría y, por tanto, en el principio (izquierda) del gráfico, no comenzando hasta el punto que corresponde a la distancia en que se encuentren sus primeros individuos. Como consecuencia, el límite superior del gráfico, que representa al conjunto de la población, no será una recta (de trazos, fig. 1, a), sino una curva, cóncava hacia arriba, que queda debajo de aquélla. Es decir, al considerar la población total, se manifiesta una sobredispersión con respecto al simple esquema de relación lineal entre densidad de población y logaritmo de distancia. Esta sobredispersión nace, en parte, de la aceleración de la velocidad de dispersión con la edad. Si estas últimas diferencias carecen de importancia o se desprecian, el estar el número de individuos en escala aritmética permite trasladar los triángulos que resultan, tal como se ha hecho en la figura 1, b, que quizá resulta más intuitiva, al hacer ver

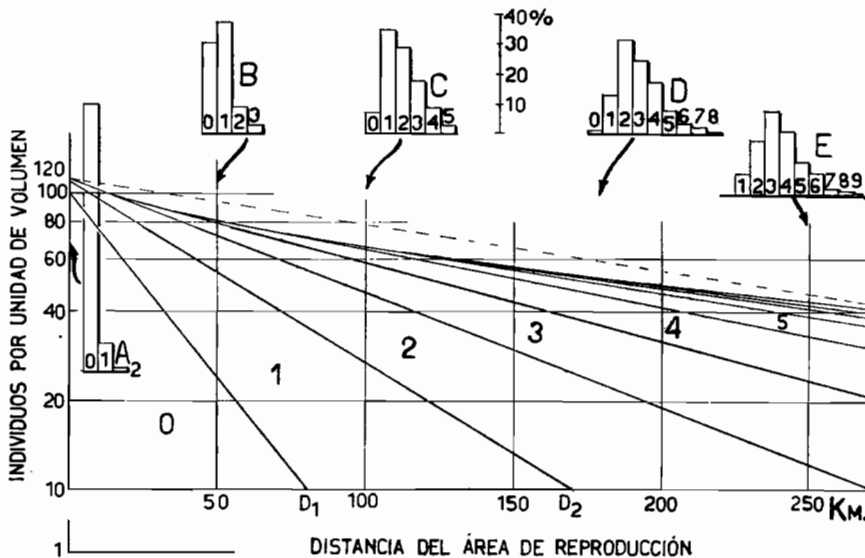


FIG. 2.—Distribución teórica de una especie, por clases de edad, suponiendo una relación lineal entre el logaritmo del número de individuos y la distancia. Detalles como en la figura anterior. Por razón de la escala logarítmica, el número de individuos ha de hacerse empezar con la unidad. Véase texto.

directamente la creciente participación de individuos viejos en las porciones de la población más alejadas del área de puesta.

Un gráfico de características análogas al de la figura 1, *a*, se puede construir en la hipótesis de una relación lineal entre logaritmo de densidad y distancia. Aquí es forzoso considerar una densidad mínima distinta de 0 para fijar las distancias máximas  $D_1$  y  $D_2$  (fig. 2), por razón de las ordenadas en escala logarítmica. También aquí el límite superior del gráfico puede tener la forma de una curva cóncava.

Los gráficos 1 y 2 se han construido sobre ejemplos puramente teóricos, por carecer de datos de observación utilizables. Para algunas de las distancias se representan las distribuciones por edades que deberían esperarse; evidentemente, una representación continua de dicha distribución teórica sería más adecuada, al tratar con un ejemplo real. En términos generales, los segmentos de la población más alejados del área de puesta se caracterizan por un «envejecimiento». En realidad, representan una población vieja que no ha recibido nuevos individuos durante un tiempo más o menos largo; aunque existen diferencias con respecto a la composición por edades de una población verdaderamente vieja «en el tiempo»; tales diferencias son debidas a la diferente tasa de difusión para las distintas edades, un factor que interviene en este caso, pero no en el de una población simplemente envejecida, sin estructura espacial.

## 5. CONSIDERACIONES FINALES

Cuando la distribución de una especie se ajusta más o menos a un modelo como los descritos en las páginas precedentes, y éste debe de ser el caso para una gran parte de animales pelágicos, el cómputo de la mortalidad presenta dificultades especiales. Como es evidente, la distribución por edades en uno sólo de los puntos del área total carece de valor a tales efectos. En realidad se debe integrar para cada una de las poblaciones fraccionadas sucesivas (clases 0, 0+1, 0+1+2, etc.), haciendo uso de la expresión

$$N' \int_i^0 e^{-kj} dj$$

teniendo en cuenta que  $k$  es diferente para cada población fraccionada, y luego hallar la importancia de cada clase de edad haciendo las correspondientes substracciones, sin olvidar, naturalmente, de considerar una, dos o tres dimensiones, según el caso requiera.

Una especie puede presentar varias áreas de cría, de importancia igual o desigual. En este caso, el problema es un tanto más complejo y puede ser abordado según lo expuesto en el primer párrafo del apar-



tado 3. Para un enfoque simplificado parece, a primera vista, lícito superponer sendos gráficos parecidos a los utilizados últimamente, uno para cada área de puesta, y calcular las distribuciones por edades sumando los valores que se superponen en cada punto. Así pueden originarse distribuciones por edad un tanto irregulares, en los puntos donde confluyen individuos originados en áreas desigualmente alejadas. Esta confluencia no implica cruzamientos entre individuos de los diversos centros de cría, porque las áreas de reproducción eficaz siguen manteniéndose separadas, con la posibilidad de aislamiento y diferenciación genéticos.

En algunos casos favorables, el análisis de la distribución por edades en los distintos puntos de una área extensa, podrá servir —presupuesto el ajuste al modelo discutido— para localizar de manera aproximada las áreas de reproducción eficaz y facilitar así su búsqueda.

## SUMMARY

In many species of pelagic animals, reproduction is effective only in a part of the total area of the species; there is a flow of individuals from the area where life cycle is complete to the peripheric areas where individuals survive, but production of offspring is negligible. As a consequence, density of the population diminishes towards the periphery of the total area, and age distribution is heterogeneous, with an increasing participation of older classes as we proceed from center to periphery. Many nectonic species with a spawning area may represent an intermediate case, and breeding migrations did not efface totally a theoretical distribution based in foresaid principles. It is possible to devise mathematical models, considering individuals as particles, with a certain survivorship curve, a diffusion velocity increasing with age, and a breeding area patterned after the distribution of some complex of ecological factors. A much more simplified model is based on WOLFENBARGER's assumption that in the dispersion of organisms around a center, number of individuals is related to logarithm of distance, or in considering that diffusion of organisms around the breeding area follows similar principles than extinction of light, so that we may relate lineally the logarithm of population density and the distance. In both hypothesis we may draw successively the distribution for age classes 0, 0 plus 1, 0 plus 1 plus 2, a. s. o., where the differences tell us the distribution of individuals of every age (figs. 1, 2). As the older classes are no more present in the spawning area, the superior limit of the graph is a hollow curve. Mortality cannot be computed in a point, but only after integration. When there are more spawning areas, we can prepare composite diagrams.

## BIBLIOGRAFÍA

- BARLOW, J. P. — 1955. Physical and biological processes determining the distribution of zooplankton in a tidal estuary. *Biol. Bull.*, 109: 211-225.
- GRAY, J. — 1953. The locomotion of fishes, in *Essays in Marine Biology*, Richard Elmhirst Mem. Oliver & Boyd, Edinburgh and London, pp. 1-16.
- WOLFENBARGER, D. O. — 1946 Dispersion of small organisms. *Amer. Midl. Nat.*, 35: 1-152.