

LIMNOBIOS

**CONTRIBUCIONES CIENTIFICAS
DEL INSTITUTO DE LIMNOLOGIA**

I. L. P. L. A.

ISSN 0325-7592

VOLUME 1 (1976-1980)

ANALOGIAS ENTRE LA CURVA DE ALLEN Y EL CICLO DE CARNOT *

Por LAUCE FREYRE *

SUMMARY

Allen Curve and Carnot Cycle Analogy.

Two successive generalizations of Allen's curve are suggested by the author; the first one for a sum of cohorts, the population, and the other for a sum of populations, the community or a part of it. Both of them are proposed for the study of energetic relations in an ecosystem as well as for the description of populations displacements among the communities in function of the ambient changes during an annual cycle.

La curva de Allen describe la producción de una cohorte como el área de una curva (2-3-4-5):

$$N_{(t+\varphi)} = f [W_{(t+\varphi)}] \quad (1)$$

Ver figura 1, es decir que:

$$P_{(t+\varphi)} = \int_0^{\infty} N_{(t+\varphi)} dW_{(t+\varphi)} = \int_0^{\infty} W_{(t+\varphi)} dN_{(t+\varphi)} \quad (2)$$

En esta forma de expresarla, la integral de Allen es el área comprendida entre la curva (1) y los ejes N y W.

Cada punto de la curva de Allen representa el producto $N \times W = BM$; es decir, la biomasa de la población en el momento $t + \varphi$.

En el caso de una población ideal:

$$N_{(t+\varphi)} = N_0 e^{-z(t+\varphi)} \quad (3)$$

$$W_{(t+\varphi)} = W_{\infty} [1 - e^{-k(t+\varphi)}]^3 \quad (4)$$

Por lo que puede demostrarse que (1) es:

$$W_{(t+\varphi)} = \left[W_{\infty}^{1/3} - \frac{W_{\infty}^{1/3}}{N_0^{k/z}} N_{(t+\varphi)}^{k/z} \right]^3$$

* Contribución científica n° 97 del Instituto de Limnología (ILPLA), dependiente de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata y del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires, Argentina.

** Auxiliar de investigación, Jefe del laboratorio de Ictiología del Instituto de Limnología.

entonces (2) es:

$$P_{(t+\varphi)} = \int_0^{\infty} \left[W_{\infty}^{1/3} - \frac{W_{\infty}^{1/3}}{N_0^{k/z}} N^{k/z} \right]^3 dN_{(t+\varphi)} \quad (5)$$

además, como

$$BM_{(t+\varphi)} = N_{(t+\varphi)} W_{(t+\varphi)} \quad (6)$$

de (5) y (6) se deduce:

$$BM_{(t+\varphi)} = \left[N_{(t+\varphi)}^{1/3} W_{\infty}^{1/3} - \frac{W_{\infty}^{1/3}}{N_0^{k/z}} N_{(t+\varphi)}^{(k/z + 1/3)} \right]^3 \quad (7)$$

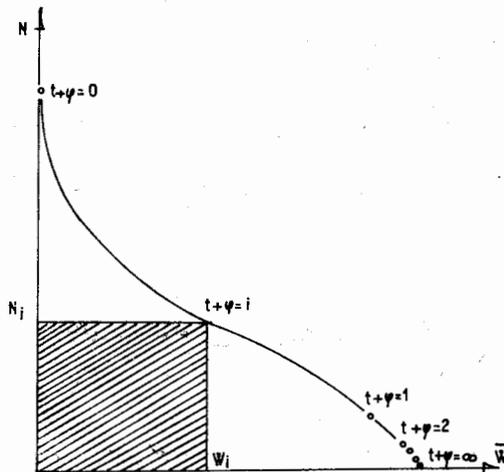


Fig. 1. — La curva de Allen expresa la producción durante toda la vida de una cohorte

No existe dificultad, a partir de (3), en demostrar que:

$$N_{(\varphi)} = \sum_{t=0}^{\infty} N_{(t+\varphi)} = \frac{N_0 e^{-z}}{1 - e^{-z}} \quad (8)$$

y a partir de (7) en demostrar que:

$$BM_{(\varphi)} = \sum_{t=0}^{\infty} BM_{(t+\varphi)} = W_{\infty} N_0 \left[\frac{e^{-z}}{1 - e^{-z}} - \frac{3 e^{-(k+z)}}{1 - e^{-(k+z)}} - \frac{3 e^{-(2k+z)}}{1 - e^{-(2k+z)}} - \frac{e^{-(3k+z)}}{1 - e^{-(3k+z)}} \right] \quad (9)$$

Entonces, como: $\bar{W}_{(\varphi)} = BM_{(\varphi)} / N_{(\varphi)}$ puede ponerse, de (9) y (8):

$$\bar{W}_{(\varphi)} = W_{\infty} \left[1 - 3 \frac{1 - e^{-z}}{1 - e^{-(k+z)}} e^{-k\varphi} + 3 \frac{1 - e^{-z}}{1 - e^{-(2k+z)}} e^{-2k\varphi} - \frac{1 - e^{-z}}{1 - e^{-(3k+z)}} e^{-3k\varphi} \right] \quad (10)$$

y de (8) y (10):

$$\bar{W}_{(\varphi)} = W_{\infty} \left[1 - 3 \frac{(1 - e^{-z})^{\frac{k}{z} + 1}}{N_0^{k/z} [1 - e^{-(k+z)}]} N_{(\varphi)}^{k/z} + 3 \frac{(1 - e^{-z})^{\frac{2k}{z} + 1}}{N_0^{2k/z} [1 - e^{-(2k+z)}]} N_{(\varphi)}^{2k/z} - \frac{(1 - e^{-z})^{\frac{3k}{z} + 1}}{N_0^{3k/z} [1 - e^{-(3k+z)}]} N_{(\varphi)}^{3k/z} \right] \quad (11)$$

que podemos escribir:

$$\bar{W}_{(\varphi)} = W_{\infty} [1 - A N^{k/z} + B N^{2k/z} - C N^{3k/z}]$$

y llamaremos *isodémica*.

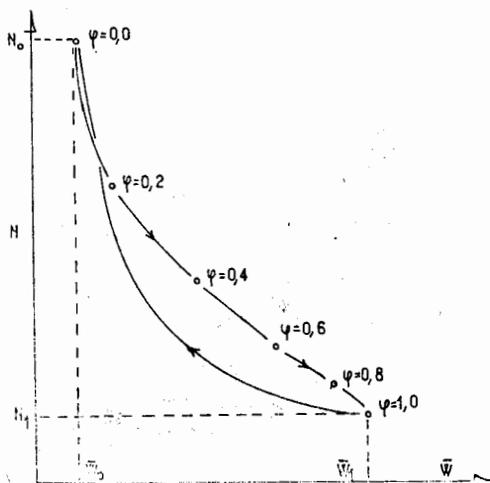


Fig. 2. — La curva de Allen generalizada para la población expresa la producción anual de la misma

Por otra parte, es evidente que:

$$P_{(t+\varphi)} = \int_0^{\infty} \bar{W}_{(t+\varphi)} dN_{(t+\varphi)} = \sum_{t=0}^{\infty} \int_{t+\varphi=n}^{t+\varphi=n+1} \bar{W}_{(t+\varphi)} dN_{(t+\varphi)} = \int_{\varphi=0}^{\varphi=1} \sum_{t=0}^{\infty} \bar{W}_{(t+\varphi)} dN_{(t+\varphi)} = \int_{\varphi=0}^{\varphi=1} \bar{W}_{(\varphi)} dN_{(\varphi)} = P_{(\varphi)} \quad (12)$$

Donde $P_{(t+\varphi)}$ significa como hasta ahora la producción durante toda la vida de una cohorte, y $P_{(\varphi)}$ la producción anual de la población, es decir:

$$P_{(\varphi)} = \int_0^1 [1 - A N^{k/z} + B N^{2k/z} - C N^{3k/z}] dN \quad (13)$$

De acuerdo con esta formulación, podemos replantear la curva de Allen de un modo más general, definida ahora para la población, y que estará

comprendida entre \overline{W}_0 y \overline{W}_1 , o lo que resulta igual, entre N_0 y N_1 , ya que en el momento de la reproducción, supuesto este instantáneo, la biomasa no cambiará (figura 2).

$$N_0 W_0 = N_1 W_1$$

En realidad, los nacimientos, salvo casos excepcionales, no se producen en un instante muy corto, pero, para la mayoría de las poblaciones el tránsito de $\varphi \rightarrow 1$ a $\varphi = 0$ será muy rápido comparado con el tramo de la curva que va de $\varphi = 0$ a $\varphi \rightarrow 1$ que dura casi un ciclo anual.

Aun sin incorporar la concepción más razonable y realista de que los nacimientos se distribuyen alrededor de la fecha φ_0 con una cierta dispersión,

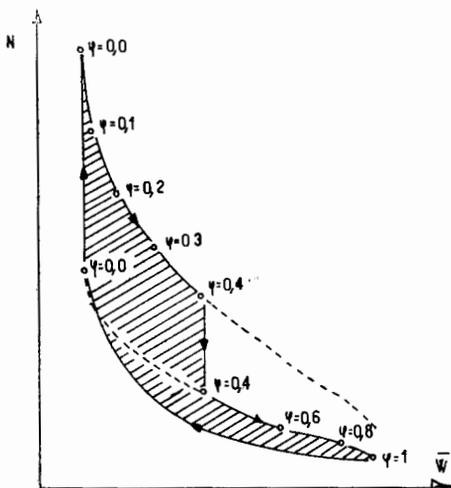


Fig. 3. — El área encerrada por la curva de Allen expresa la explotación debida a la migración

debemos concluir que la población describirá una curva cerrada, sin la discontinuidad aparente, siguiendo en el segmento de retorno, de $\varphi \rightarrow 1$ a $\varphi = 0$ la hipérbola

$$N_{(\varphi)} = \frac{N_0 \overline{W}_0}{\overline{W}_\varphi} \tag{14}$$

que llamaremos *isomásica*.

Sin embargo sigue siendo justificada una revisión de las formulaciones de la supervivencia para incluir la dispersión de los nacimientos.

El modelo hasta aquí propuesto es válido para una población que no efectúa desplazamientos migratorios. En el caso de que esto ocurra, la inmigración estará representada por un segmento ascendente, más o menos vertical, y la emigración por uno descendente. En el ejemplo ilustrado por la figura 3 se registra emigración de una parte de la población en $\varphi = 0,4$, e inmigración en $\varphi = 0$.

El tránsito por los dos segmentos de isodémicas se hace a expensas de los recursos de la comunidad a que pertenece la población. Mientras que la emigración ($\varphi = 0,4$) significa una pérdida de biomasa, el retorno de ejemplares en $\varphi = 0$ significa un incremento de biomasa a expensas de otra comu-

nidad. El balance entre ambos fenómenos representa la explotación que sufre la comunidad a través de la población estudiada, y está representado por el área encerrada por la curva.

Es evidente que el signo de la explotación será negativo o positivo, según el momento en que se produzcan los movimientos migratorios y sus signos, pero ello será más fácil de visualizar si tomamos en cuenta que al área encerrada por la isomásica debe restársele el área encerrada por la isodémica, es decir: cuando el desplazamiento sigue una "órbita" en el sentido de las agujas del reloj, la explotación es negativa, sale biomasa, y cuando la órbita es contraria al movimiento del reloj, la explotación es positiva.

Si repetimos análogamente el razonamiento representado por la expresión (12) para el conjunto de las poblaciones que forman una comunidad, taxocenosis u otra agrupación de poblaciones definible en un ecosistema, con x especies, llamando ${}^n P_{(\varphi+n\tau_0)}$ a la producción de la población de la especie n , cuyo nacimiento se produce en φ_0 , y ${}^c P_{(\varphi)}$ a la producción de la comunidad en un año, podemos poner:

$$\sum_{n=0}^x {}^n P_{(\varphi+n\tau_0)} = \sum_{n=0}^x \int_0^1 {}^x \bar{W}_{(\varphi)} d {}^x N_{(\varphi)} = \int_0^1 {}^c \bar{W}_{(\varphi)} d {}^c N_{(\varphi)} = {}^c P_{(\varphi)} \quad (15)$$

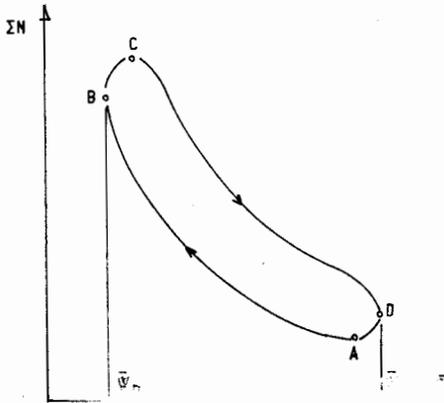


Fig. 4. — La curva de Allen generalizada para la comunidad expresa su producción y la explotación

Es decir que podemos plantear una curva de Allen generalizada, figura 4, para toda la comunidad, que ya que la composición de la comunidad se repite aproximadamente cada año, tendrá la representación de una curva cerrada.

Tendremos así definidas tres áreas: el área $\bar{W}_B B C D \bar{W}_D$ que representa la producción (o formación y entrega de materia orgánica) de la comunidad, el área $\bar{W}_B B A D \bar{W}_D$, que representa la incorporación de materia orgánica por capitalización de la producción propia o inmigración y llamaremos R, y el área B C D A, que representa el balance entre los cuatro fenómenos y llamaremos E:

$$E = P - R$$

La diferencia P-R, el área encerrada por la órbita seguida por la comunidad en un ciclo de las condiciones ambientales, generalmente anual, será

la biomasa entregada a otra comunidad en el proceso de explotación, de modo que podremos decir que cuando $P - R$ es negativo, — $P < R$ — la sucesión avanza; cuando $P - R$ es positivo, — $P > R$ —, se produce una regresión, y cuando $P = R$, o sea $P - R = 0$, la comunidad está en una situación estacionaria.

Sería interesante analizar la relación entre la órbita del punto que describe a la comunidad con la diversidad y con la estabilidad ambiental, dada la importancia adjudicada por Margalef a dichos tres parámetros (3).

Cuanto mayor es la diversidad de los valores W_{∞} de las especies que componen la comunidad, menor será el rango de variación de $\bar{W}_{(\varphi)}$. Análogamente, cuanto mayor sea el valor de ΣN , menor será la influencia debida a las variaciones en número de una especie en particular. Por otro lado, cuanto más dispares sean los valores de φ_0 , mayores serán las probabilidades de variación complementaria entre las especies; es decir, las probabilidades de amortiguación mutua, tanto para los valores de N como de \bar{W} .

Las diversidades de los parámetros W_{∞} , N_0 y φ_0 serán proporcionales a la diversidad específica de la comunidad, mientras que la distribución de los valores φ_0 será tanto más pareja cuanto más uniformes sean las condiciones ambientales a lo largo del año. Por lo tanto, podemos afirmar que, a diversidades elevadas y condiciones ambientales estables, corresponderán áreas $P - R$ pequeñas y posibilidades de explotación mínimas.

Es en esta forma generalizada que la curva de Allen puede guardar analogías con el ciclo de Carnot, que describe la transformación de energía térmica en mecánica en un motor térmico intercalado en un gradiente de energía (1: 164-173).

En el ciclo de Carnot:

$$P \cdot V = \frac{F \cdot L^3}{L^2} = F \cdot L = W$$

es decir, que presión por volumen es trabajo. En la curva de Allen generalizada;

$$N \cdot \bar{W} = BM$$

es decir, que números de individuos por peso medio de los mismos es biomasa, y la comunidad se nos presenta como un motor ecológico que transforma energía biológica de alguna de sus formas en otra transferible a otra comunidad u otro segmento del ecosistema.

En una parte del ciclo, la comunidad transita por una curva *isodémica* y las fronteras de la misma se comportan como fronteras *adia-migratorias*. En la parte complementaria del ciclo, bajo las mismas condiciones de sus fronteras, pero siguiendo la hipérbola *isomásica* de la reproducción.

Es evidentemente menos costoso incorporar biomasa cuando N es alto y \bar{W} es bajo; es decir, cerca de φ_0 , y retirarla cuando N es menor y \bar{W} alto —es decir, cuando la diferencia entre la isomásica y la isodémica es máxima— en un valor intermedio de φ . Este será el camino de la explotación a través de la migración de individuos.

En base a este modelo sería posible medir el sentido y cantidad de la explotación entre comunidades comparando las áreas encerradas por las órbitas que ellas describen en el plano $N \bar{W}$, dada previamente la condición de contigüidad, e incorporar así con relativa facilidad mediciones empíricas a las

proporciones teóricas de Margalef (3) en lo referente al funcionamiento de las fronteras o interfases y su relación con la sucesión.

BIBLIOGRAFIA

1. BIOSCA, F. M. 1968. Física General. Enciclopedia Labor, La Materia y la Energía, 2 : 1-299.
2. CHAPMAN, D. W. 1968. Production, en RICKER, W. E., *Methods for the Assessment in Fresh Water. IBP Handbook n 3* : 182-196.
3. EDMONDSON, W. T. 1971. Lenth-Frequency Analysis, en EDMONDSON, W. T. & G. G. WINBERG. *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity on Fresh Waters. IBP Handbook n 17* : 157-165.
4. MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. XV + 951, Omega. Barcelona.
5. PETRUSEWICS, K. & A. MACFAYDEN. 1970. *Productivity of Terrestrial Animals. Principles and Methods. IBP Handbook n 13* : 1-190.

ProBiota

(Programa para el estudio y uso sustentable de la biota austral)

Museo de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP
Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina

Directores

Dr. Hugo L. López
hlopez@fcnym.unlp.edu.ar

Dr. Jorge V. Crisci
crisci@fcnym.unlp.edu.ar

Dr. Juan A. Schnack
js@netverk.com.ar

Versión Electrónica

Justina Ponte Gómez

**División Zoología Vertebrados
FCNyM, UNLP**

jpg_47@yahoo.com.mx

Indizada en la base de datos ASFA C.S.A.