



Universitat de Lleida

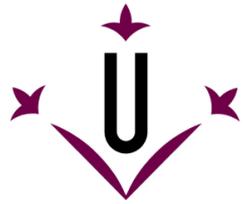
Una variante de sistemas P para el modelado de ecosistemas

Mònica Cardona Roca

ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tesisenxarxa.net) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tesisenred.net) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tesisenxarxa.net) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.



Universitat de Lleida
Departament de Matemàtica

TESIS DOCTORAL

*Una variante de sistemas P para el
modelado de ecosistemas*

Autora
Mònica Cardona Roca

Directora
M.Àngels Colomer Cugat

Junio del 2010

Agradecimientos

Han sido muchas las personas que han estado, en mayor o menor medida, acompañándome en este largo camino, a todas ellas quisiera agradecerles su ayuda.

Quisiera agradecer a M. Àngels su inestimable ayuda y el apoyo que me ha ofrecido durante este largo recorrido. Gracias por los ánimos ofrecidos en los momentos difíciles, en los que parecía difícil que se llegara al final.

También quiero agradecer la ayuda y la hospitalidad recibida por el *Grupo de Computación Natural*, de la Universidad de Sevilla. En particular quisiera agradecer a Mario la paciencia que ha tenido conmigo. Gracias por sus lecciones, por sus aclaraciones y por las correcciones realizadas a los modelos propuestos.

Esta memoria ha sido posible gracias al grupo de expertos que nos ha suministrado toda la información para llevar a cabo la modelización de los ecosistemas. Entre ellos quisiera destacar a Antoni Palau, gracias por su paciencia y por toda la información suministrada referente al mejillón cebrá. Debo agradecer la colaboración de Antoni Margalida, uno de los mayores conocedores del quebrantahuesos, por toda su dedicación y todo el trabajo realizado que ha permitido conseguir un buen modelado de la especie. Gracias a Delfi Sanuy por la ardua tarea de explicar el funcionamiento de los ecosistemas, de buscar y de recopilar toda la información imprescindible para el modelado de los ecosistemas propuestos en esta memoria.

Para finalizar quisiera agradecer a mi familia que siempre haya estado a mi lado. En particular a mis padres por ser como son, por su esfuerzo para darme la educación necesaria que me ha permitido llegar a estar en esta situación. A Josep M. por estar siempre a mi lado, en los buenos y los malos momentos, que no han sido pocos. Y como no a Joel, él ha sido el que más ha sufrido la redacción de esta memoria. Todo este tiempo ha ido creciendo sin poder llegar a dedicarle todo el tiempo que se merece.

Resumen

La conservación de las especies, el cambio climático y los efectos del hombre sobre la naturaleza son temas que preocupan cada vez más a la sociedad en general. Para poder obtener resultados en este campo es necesario entender, estudiar y predecir la evolución de las especies que forman un ecosistema. Mediante el lenguaje matemático es posible diseñar modelos que permitan describir y comprender parte de la realidad de los ecosistemas. Al incrementar la aproximación de los modelos a la realidad estos dejan de ser simples modelos.

El objetivo de este trabajo se centra en definir un nuevo marco formal basado en Computación Celular con Membranas para el modelado de ecosistemas, como una alternativa a los modelos clásicos. El modelado de ecosistemas mediante los llamados sistemas P presentan un gran potencial y un paralelismo que permite trabajar con gran cantidad de información. Hasta el momento los modelos clásicos no disponen de este potencial para poder estudiar gran cantidad de especies que habitan en el ecosistema y las interacciones que existen entre ellas y el entorno.

En esta memoria se define una nueva variante de los sistemas P, debido a que entre los distintos tipos de sistemas que existen actualmente no existe ninguno que contenga todas las características necesarias para el modelado de los ecosistemas.

La nueva semántica definida se aplica a tres casos distintos de estudio con resultados muy satisfactorios. El primero de los casos modela un ecosistema relevante y de interés social y cultural, como es el quebrantahuesos en la zona del Pirineo catalán. Este ecosistema ha sido posible validarlo ya que se disponía de toda la información necesaria, obteniendo unos buenos resultados. En los otros dos casos de estudio se introducen en el modelo a diseñar las condiciones climáticas y la orografía del terreno, características que afectan a la dinámica de las poblaciones pero no pueden introducirse en los modelos clásicos. Uno de los ecosistemas modeliza una especie invasora, el mejillón cebra, en el embalse de Ribarroja que presenta numerosos problemas al no existir una especie depredadora en la zona. El último ecosistema es el del rebeco en el *Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici* en los Pirineos catalanes, esta especie ha sufrido en los últimos años una epidemia llamada Pestivirus que ha provocado un descenso importante de la población. En estos dos últimos ecosistemas aún no se dispone de toda la información necesaria, por tanto aún no ha sido posible validar los modelos diseñados.

Los sistemas P son modelos computacionales, por tanto se puede diseñar un software que los simule, de modo que los modelos que se diseñan pueden utilizarse por los expertos en ecología para aplicarlos a los ecosistemas.

Resum

La conservació de les espècies, al canvi climàtic i els efectes humans sobre la natura són temes que preocupen cada cop més a la societat en general. Per obtenir resultats en aquest camp és necessari entendre, estudiar i predir l'evolució de les espècies que formen un ecosistema. Mitjançant el llenguatge matemàtic és possible dissenyar models que permetin descriure i comprendre part de la realitat dels ecosistemes. A l'incrementar l'aproximació dels models a la realitat deixen de ser models simples.

L'objectiu del treball es centra en definir un nou marc formal basat en Computació Cel·lular amb Membranes per al modelat d'ecosistemes, com una alternativa als models clàssics. El modelat d'ecosistemes mitjançant els anomenats sistemes P presenten un gran potencial i un paral·lelisme que permet treballar amb gran quantitat d'informació. Fins al moment els models clàssics no disposen d'aquest potencial per a poder estudiar gran quantitat d'espècies que habiten en l'ecosistema i les interaccions que existeixen entre elles i l'entorn.

En aquesta memòria es defineix una nova variant dels sistemes P, pel fet que entre els diferents tipus de sistemes que existeixen actualment no n'hi ha cap que contingui totes les característiques necessàries per al modelat d'ecosistemes.

La nova semàntica definida s'aplica a tres casos d'estudi diferents amb resultats molt satisfactoris. El primer dels casos modela un ecosistema rellevant i d'interès social i cultural, com és el trencalòs a la zona del Pirineu català. Aquest ecosistema s'ha pogut validar ja que es disposava de tota l'informació necessària, obtenint uns bons resultats. En els altres dos casos d'estudi s'introdueixen en el model a dissenyar les condicions climàtiques i l'orografia del terreny, característiques que afecten a la dinàmica de les poblacions però no poden introduir-se en els models clàssics. Un dels ecosistemes modelitza una espècie invasora, el musclo zebra, a l'embassament de Ribarroja que presenta nombrosos problemes al no tindre una espècie depredadora a la zona. L'últim ecosistema és el del isard al *Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici* en els Pirineus catalans, aquesta espècie ha sofert en els últims anys una epidèmia anomenada Pestivirus que ha provocat un descens important de la població. En aquests dos últims ecosistemes encara no es disposa de tota l'informació necessària, per tant encara no ha sigut possible validar els models dissenyats.

Els sistemes P són models computacionals, per tant es pot dissenyar un software que els simuli, de manera que els models dissenyats poden ser utilitzats pels experts en ecologia per aplicar-los als ecosistemes.

Abstract

The conservation of species, climate change and the effects of man on nature are topics of increasing concern to society in general. In order to obtain results in this field it is necessary to understand, to study and to predict the evolution of species that form an ecosystem. Using the language of mathematics is possible to design models to describe and to understand part of the reality of ecosystems. By increasing the approximation of the models to reality these stop being simple models.

The aim of this work focuses on defining a new formal framework based on Membrane Computing for ecosystem modelling, as an alternative to the classical models. The modelling of ecosystems by means of the so called P-systems have great potential and a parallelism that allows to work with a lot of information. So far the classical models do not have this potential to study great quantity of species that they live in the ecosystem and the interactions that exist among them and the environment.

In this report there is defined a new variant of P-systems, due to the fact that among the different types of systems that exist nowadays there are none that contains all the characteristics necessary for modelling the ecosystems.⁴ The new semantics defined is applied to study three different cases with very satisfactory results. The first case models a significant ecosystem and social and cultural interest, such as the Bearded Vulture in the area of the Catalan Pyrenees. This ecosystem has been possible to validate it as it had all the necessary information, obtaining good results.

In the other two case of study the weather and the terrain are introduced into the model to design, characteristics that affect the dynamics of populations but cannot be introduced into the classical models. One of the ecosystem models an invasive species, zebra mussels in the reservoir of Ribarroja that has many problems in the absence of predatory species in the area. The last ecosystem is that of the Pyrenean Chamois in the *Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici* in the Catalan Pyrenees, this species has suffered in the last years an epidemic called Pestivirus that has caused an important decrease of the population.

In the last two ecosystems still not available all the necessary information, therefore still it has not been possible to validate the models designed. P-systems are computational models, therefore it is possible to design a software that simulates them, so that the models who are designed can be in use for the experts in ecology for applying them to the ecosystems.

Índice general

| | |
|---|-----------|
| Índice de figuras | V |
| Índice de tablas | VII |
| Introducción | IX |
| Contenido de la memoria | XIII |
| I Preliminares | 1 |
| 1. Antecedentes | 3 |
| 2. Ecosistemas | 13 |
| 2.1. Antecedentes históricos | 13 |
| 2.2. Niveles de organización ecológica | 14 |
| 2.3. Ecosistemas | 16 |
| II Marco de Modelado | 19 |
| 3. Computación Celular con Membranas | 21 |
| 3.1. Biología de la célula | 22 |
| 3.2. Sistemas P | 23 |
| 3.3. Variantes de los Sistemas P | 32 |
| 3.3.1. Sistemas P de Transición | 32 |
| 3.3.2. Sistemas P con Membranas Activas | 33 |
| 3.3.3. Sistemas P probabilísticos | 34 |
| 3.3.4. Sistemas P Multientornos | 35 |

| | |
|--|------------|
| 4. Extensión de un sistema P para el modelado de ecosistemas | 37 |
| 4.1. Extensión de un sistema P probabilístico funcional con membranas activas | 38 |
| 4.2. Extensión de un sistema P multientorno probabilístico funcional con membranas activas | 40 |
| | |
| III Casos de estudio | 45 |
| | |
| 5. Modelado de las aves rapaces en el Pirineo catalán | 47 |
| 5.1. Ecosistema a modelizar | 48 |
| 5.1.1. Constantes biológicas | 54 |
| 5.2. Modelado del quebrantahuesos | 57 |
| 5.2.1. Modelo del ecosistema | 58 |
| 5.2.2. Modulos del sistema P | 63 |
| 5.2.3. Simulador | 66 |
| 5.2.4. Resultados | 67 |
| 5.3. Modelado de los carroñeros | 73 |
| 5.3.1. Modelo del ecosistema | 74 |
| 5.3.2. Estructura del sistema P diseñado | 81 |
| 5.3.3. Simulador | 83 |
| 5.3.4. Resultados | 83 |
| | |
| 6. Otros casos de modelados de ecosistemas | 89 |
| 6.1. Modelado del Mejillón Cebra | 89 |
| 6.1.1. Constantes biológicas | 92 |
| 6.1.2. Definición del modelo del ecosistema | 93 |
| 6.1.3. Estructura del sistema P diseñado | 99 |
| 6.1.4. Simulador | 101 |
| 6.2. Modelado del Rebeco | 103 |
| 6.2.1. Ecosistema a modelizar | 105 |
| 6.2.2. Constantes biológicas | 105 |
| 6.2.3. Definición del modelo del ecosistema | 106 |
| 6.2.4. Estructura del sistema P diseñado | 111 |
| | |
| IV Conclusiones | 115 |
| | |
| 7. Conclusiones | 117 |
| | |
| Bibliografía | 121 |

ÍNDICE GENERAL

III

A. Datos

129

B. Resultados

135

Índice de figuras

| | |
|--|-----|
| 3.1. Estructura de una célula animal. | 22 |
| 3.2. Estructura de membranas. | 24 |
| 3.3. Estructura de membranas: diagrama de Venn y árbol | 25 |
| 3.4. Ejemplo de aplicación de una regla de comunicación. | 28 |
| 3.5. Disolución de una membrana | 28 |
| 3.6. Ejemplo de aplicación de un conjunto de reglas. | 31 |
| 4.1. Extensión de un sistema P multientorno. | 42 |
| 5.1. Distribución del quebrantahuesos | 49 |
| 5.2. Mapa de abundancia del quebrantahuesos en Cataluña | 50 |
| 5.3. Estructura del Sistema P. | 63 |
| 5.4. Modularidad del sistema P del quebrantahuesos | 66 |
| 5.5. Robustez del modelo del quebrantahuesos | 69 |
| 5.6. Resultados del modelo del quebrantahuesos | 70 |
| 5.7. Desviación y Coeficiente de Variación. | 71 |
| 5.8. Regresión lineal del número de parejas del quebrantahuesos | 76 |
| 5.9. Módulos del sistema P de los carroñeros | 81 |
| 5.10. Pantalla del simulador P-Lingua | 84 |
| 5.11. Regresión entre el número de parejas de carroñeros y el año. | 85 |
| 5.12. Validación experimental. | 86 |
| 5.13. Comparación de los dos modelos | 87 |
| 6.1. Compartimentos del embalse de Ribarroja | 92 |
| 6.2. Movimientos de larvas entre compartimentos | 93 |
| 6.3. Grafo de las 17 zonas del embalse con sus flujos. | 94 |
| 6.4. Estructura del modelo del mejillón cebra | 100 |
| 6.5. Pantalla del simulador en P-Lingua | 102 |
| 6.6. Localización del <i>Parc Nacional de Aigüestores i Estany de Sant Maurici</i> | 103 |
| 6.7. Módulos del sistema P del rebeco | 112 |

Índice de tablas

| | |
|---|-----|
| 5.1. Tipo de animal junto al subíndice que utilizará en el modelo. | 55 |
| 5.2. Censo de animales en el Pirineo Catalán (1994–2008) | 68 |
| 5.3. Censo de los animales salvajes en el Pirineo Catalan (1979–2009). | 85 |
| 6.1. Constantes utilizadas en el modelado del rebeco | 106 |
| A.1. Valores de las constantes usadas en el modelado del ecosistema de las aves rapaces | 132 |
| A.2. Estimación del número de animales de cada un de las edades en 1994. | 133 |
| A.3. Estimación del número de animales de cada una de las edades en 2008. | 134 |
| B.1. Resultados obtenidos mediante el simulador realizado en C++, en el modelado del quebrantahuesos | 135 |

Introducción

La ecología es la ciencia que estudia las consecuencias de las interacciones entre individuos de una misma especie o entre especies distintas y su entorno dentro de un ecosistema. Para entender, explicar y predecir la dinámica de las distintas especies son muy útiles los modelos computacionales. El uso de modelos es intrínseco a cualquier actividad científica, permiten a los científicos describir y comprender la realidad que examinan. Un modelo es una representación simplificada de la realidad dentro de un marco formal que destaca aspectos significativos del fenómeno a modelizar mientras que ignora aspectos que se creen irrelevantes. Un modelo debe facilitar la comprensión del sistema a estudiar. El mejor lenguaje formal que puede utilizarse para la definición de estos modelos es el matemático, ya que proporciona formalidad en la descripción de la realidad y permite manipularlos aplicando propiedades matemáticas. En ecología los modelos matemáticos se usan para conocer de forma precisa los factores que afectan al tamaño de las poblaciones, cada vez más se usan para poder predecir las consecuencias de la actividad humana en los ecosistemas, y como resultado, se obtiene la posibilidad de predecir las consecuencias de eventos futuros.

La modelización clásica de ecosistemas mediante modelos matemáticos puede dividirse en dos categorías según el tipo de modelos utilizados. La primera de ellas son los modelos que se basan en las ecuaciones diferenciales y que tiene sus orígenes en el modelo de Lotka-Volterra desarrollado alrededor del año 1921. La segunda de las categorías utilizan las ecuaciones en diferencias finitas y tienen su origen en el modelo presentado por Nicholson y Bailey en 1935.

Hoy en día la gran mayoría de los modelos utilizados en el estudio de la dinámica de poblaciones están basados en ecuaciones diferenciales. Estos modelos ofrecen buenos resultados y han ayudado mucho al conocimiento del comportamiento de poblaciones, sin embargo, presentan algunos inconvenientes, como por ejemplo que son continuos y deterministas. En algunos modelos se han añadido la estocasticidad a costa de incrementar el coste de resolución del problema, teniendo que hacer uso de métodos numéricos para

su resolución. Cuando se aumenta el número de especies y sus interacciones, la complejidad aumenta de tal modo que son inabordables computacionalmente.

A pesar de la importancia de los modelos basados en ecuaciones diferenciales, existen autores que han introducido otras áreas de las matemáticas para el modelado de los ecosistemas. Por ejemplo existen modelos basados en cadenas de Markov [22], modelos basados en la teoría de grafos [4] e incluso los modelos fuzzy han dado lugar a modelización de los ecosistemas [46].

No obstante, la mayoría de los modelos no pueden llegar a contemplar un gran número de interacciones existentes entre las especies a modelar. Para ello en los últimos años se han introducido los modelos bioinspirados en la modelización de ecosistemas. Son modelos basados en la observación de la naturaleza, entre los que se encuentra la computación con ADN, las redes neuronales y la Computación Celular con Membranas.

En esta memoria se presentan un nuevo marco formal basado en Computación Celular con Membranas para el modelado de ecosistemas. Esta rama de la modelización natural fue introducida por G. Păun en 1998 [34]. Păun se inspiró en el funcionamiento de la célula para definir el *modelo de la computación con membranas*, llamado también *sistema P*. Observó que el comportamiento de la célula puede ser considerado como una máquina que realiza un cierto proceso a partir de una distribución jerárquica de membranas interiores, que se comunican entre ellas mediante flujos de sustancias químicas y que evolucionan a partir de reacciones químicas. Además los complejos procesos se llevaban a cabo de manera muy precisa y sincronizada por lo que podía ser un perfecto candidato para la resolución de problemas más complejos. De este modo definió un nuevo modelo teórico de computación, en donde distintas unidades de cálculo trabajan independientemente pero de forma estructurada. Los *sistemas P* se basan en una *estructura de membranas*, que consiste en un conjunto jerarquizado de membranas incluidas en una piel exterior que las separa del entorno. Estas membranas son abstracciones de las membranas celulares y delimitan unas *regiones*, que son las abstracciones de los orgánulos que componen una célula. En estas regiones se encuentran los *objetos* que evolucionan de acuerdo a unas *reglas de evolución*, estos objetos representan las moléculas que se encuentran en los orgánulos celulares y evolucionan según las reacciones químicas que se llevan a cabo en la célula.

Dentro del marco de las membranas computacionales existen gran variedad de tipos de sistemas P, si bien no existe ninguno que permita captar todas las características necesarias de los ecosistemas, para poder ser modelados. Con el fin de que los sistemas P resulten adecuados para estudiar la dinámica de poblaciones, en esta memoria se define una nueva variante inspirada en las existentes a la que se incorporará algunos ingredientes que

permitan el modelado de ecosistemas.

El uso de los sistemas P como un marco de modelado computacional permite integrar los aspectos estructurales y dinámicos de los ecosistemas. Estos modelos permiten introducir elementos destacados que no son posibles de introducir con los modelos matemáticos actuales de modelización debido a la complejidad de los cálculos que supone. El paralelismo que presentan los sistemas P permite modelar ecosistemas con un gran número de especies junto a sus interacciones y los factores ambientales más relevantes. El uso de los sistemas P introducen un modelado de los ecosistemas comprensivo y relevante para los ecólogos, proporcionando la formalización necesaria para poder realizar análisis matemáticos y computacionales. Permiten representar el carácter discreto de la cantidad de componentes de un ecosistema mediante el uso de multiconjuntos de objetos y reglas de evolución, que modelarán los animales pertenecientes al ecosistema y sus procesos biológicos. La estocasticidad inherente, el ruido externo y la incertidumbre de los ecosistemas se captura en los sistemas P mediante el uso de estrategias estocásticas.

Un buen modelo de un ecosistema debe permitir su implementación informática para que resulte útil a los expertos en la gestión del ecosistema. Para la implementación informática de los modelos basados en sistemas P, el *Grupo de Computación Natural*, de la Universidad de Sevilla (<http://www.gcn.us.es>), está desarrollando un lenguaje llamado P-Lingua [52]. De momento, las herramientas actuales con las que se ejecuta este lenguaje no permiten trabajar en paralelo para simular de manera más eficiente los sistemas P. Actualmente existe una línea de trabajo para conseguir que el paralelismo de estos modelos se pueda implementar en ordenadores convencionales incorporándoles tarjetas gráficas adecuadas.

Contenido de la memoria

La memoria está organizada en cuatro partes, que a continuación se comentan brevemente:

- **Parte I: Preliminares**

La primera parte de la memoria constituye el marco teórico de este trabajo. Se distribuye en dos capítulos.

En el Capítulo 1 se describen los antecedentes históricos sobre el modelado de los ecosistemas. Se comentan los distintos modelos de ecuaciones diferenciales que se han usado a lo largo de la historia. No se describen los modelos basados en ecuaciones en diferencias finitas debido a que no se utilizan para modelar ecosistemas con interacciones entre presa y depredador. En este capítulo también se comentan modelos no clásicos de modelización que se están utilizando actualmente. Se finaliza el capítulo con la descripción de los modelos de ecosistemas que hasta el momento se han realizado con sistemas P.

El segundo capítulo introduce de manera breve y muy general los ecosistemas. El capítulo se inicia con unos breves antecedentes históricos, a continuación se define los distintos niveles ecológicos que existen y se describe el nivel correspondiente al ecosistema.

- **Parte II: Marco de Modelado**

En esta segunda parte de la memoria se presenta un marco formal para el modelado de ecosistemas basado en sistemas P. Se consideran dos capítulos.

En el Capítulo 3 se introduce la computación celular con membranas. En primer lugar se describe brevemente la estructura y el funcionamiento de la célula, así como el modo en que Gh. Păun plasmó matemáticamente esta estructura para definir los Sistemas P. En la última sección del capítulo se describen algunas variantes de sistemas P que han servido de inspiración para la definición del sistema P definido en la

memoria. Se empieza la sección por la definición de los sistemas P de transición que fueron los primeros que definió Gh. Păun.

En el Capítulo 4 se define el marco formal que se utilizará en la modelización de los ecosistemas. Se distinguen dos casos según el ecosistema a modelar se divida en distintos entornos o no.

La definición de este marco para la modelización de ecosistemas fue objeto de un trabajo [12].

- **Parte III: Casos de estudio**

En esta parte se aplicará la semántica definida en el Capítulo 4 para el modelado de tres ecosistemas.

En el Capítulo 5 se aplica la semántica a un ecosistema relevante y de interés social y cultural, como es el quebrantahuesos, en la zona de los Pirineos catalanes.

En la sección 5.2 se define un modelo inicial del ecosistema, con el fin de conocer si el nuevo marco de modelado es adecuado para el estudio de su dinámica. Se modelará el quebrantahuesos junto con 5 especies de ungulados que le sirven de presa. En esta primera aproximación se modelan los procesos más básicos e imprescindibles que se llevan a cabo en el ecosistema. Se finaliza la sección con unos resultados prácticos que permiten analizar el potencial del modelo. El modelo descrito en esta sección fue presentado en el trabajo publicado el año 2009 [10].

En la sección 5.3 se amplía y se modifica el modelo anterior con el fin de obtener una herramienta sencilla y útil para la gestión del ecosistema concreto a modelar. En este caso se estudian las 3 especies de aves rapaces que habitan en el ecosistema (quebrantahuesos, alimoche y buitre leonado), que compiten entre ellas por los recursos y el espacio, también se añaden otras especies de ungulados que sirven de dieta a las aves. A los procesos modelados en el anterior modelo se añade el proceso del control de densidad, imprescindible para poder realizar predicciones a largo plazo. El modelo aquí presentado fue objeto de una publicación el año 2010 [11].

Dado que el objetivo del trabajo va a ser definir un marco general basado en sistemas P para el modelado de ecosistemas, en el Capítulo 6 se aplicará el nuevo marco a otros 2 ecosistemas. Uno de ellos corresponde a una especie invasora, el mejillón cebra en el embalse de Ribarroja, que presenta numerosos problemas al no tener en la zona una especie depredadora. El otro caso de estudio será el del rebeco, presente en el *Parc Nacional d'Aigüestortes i estany de Sant Maurici* en los Pirineos

catalanes. En los últimos años, se ha detectado que esta especie se encuentra afectada por algunas epidemias entre las que se destaca la del pestivirus que provoca un descenso importante de la población.

- **Parte IV: Conclusiones**

El último capítulo contiene las conclusiones del trabajo.

Parte I
Preliminares

Capítulo 1

Antecedentes

A lo largo de la historia los científicos han intentado obtener un mayor conocimiento de los ecosistemas describiendo el entorno biológico a través de ecuaciones matemáticas [30]. Estas ecuaciones matemáticas, o modelos matemáticos como les denominan los ecólogos, están definidas mediante unos parámetros que dependen de las constantes biológicas que proporcionan un resumen o esquema de algún aspecto significativo y muy concreto de una situación ecológica real.

Los métodos de modelado de poblaciones han mejorado mucho la comprensión que se tiene de la ecología y el mundo natural. El modelado matemático de los ecosistemas ha permitido entender mejor el funcionamiento de los procesos que intervienen en un entorno biológico, así como las complejas interacciones que en él se dan. La naturaleza está repleta de interacciones entre los individuos de un ecosistema y el mundo que los envuelve. Estas interacciones son enormemente aleatorias y parecen caóticas a simple vista, sin embargo utilizando la herramienta que ofrece el modelado matemático de poblaciones es posible obtener patrones que las explican. A partir de estos modelos, los científicos son capaces de observar las variaciones de tamaño de las poblaciones como consecuencia de las interacciones entre los organismos de una misma o distinta especie, o las interacciones de los individuos con el ambiente físico. Variando alguna de las condiciones iniciales del modelo permiten a los expertos realizar predicciones sobre los posibles cambios que puede llegar a experimentar el ecosistema.

Para conseguir un buen modelado del funcionamiento de un ecosistema es necesario un conocimiento exhaustivo de los procesos fundamentales que en él intervienen. Modelar todos estos procesos no es una tarea sencilla, por este motivo para que el modelo sea útil y factible computacionalmente es necesario reducir el número de variables necesarias para estudiar el ecosistema en base a obtener resultados adecuados y eficientes. Al realizar esta reducción se

pierde información que puede ser de gran importancia en la evolución del ecosistema.

La gran mayoría de los modelos matemáticos que se encuentran en la actualidad están definidos mediante ecuaciones diferenciales. Son modelos que simulan las interacciones existentes entre un número muy reducido de especies.

Uno de los primeros modelos de ecuaciones diferenciales que surgieron se desarrolló a finales del siglo XVIII. En esta época los biólogos empezaban a desarrollar las técnicas de modelado de poblaciones para entender su crecimiento y decrecimiento. Thomas Malthus fue uno de los primeros que observando a los humanos se percató del crecimiento de las poblaciones mediante un modelo geométrico: $\frac{dN}{dt} = rN$ siendo r la tasa de crecimiento instantáneo de la población, y N el tamaño de la población. Resolviendo la ecuación diferencial la expresión que se obtiene es $N = N_0 e^{rt}$, es decir la población crece de forma exponencial. Pero este crecimiento exponencial es difícil observarlo en la naturaleza. Si las especies tuvieran este tipo de crecimiento sin restricciones, por muy pequeña que fuera r , pronto cubrirían la Tierra. En la realidad el ambiente no es constante y los recursos son limitados. A medida que aumenta la densidad de una población la competencia por los recursos también aumenta, la mortalidad crece y el crecimiento de la población disminuye. Para obtener un mejor modelado sería necesario tener en cuenta otros factores que afectan a las poblaciones.

El modelo de crecimiento Maltusiano es el antepasado directo de la función Logística. Pierre Francois Verhulst fue el primero en publicar su función de crecimiento Logística en 1838 después de haber leído la obra de Malthus *Un Ensayo sobre el Principio de Población*. Más tarde fue redescubierta en 1920 por Raymond Pearl y L.J. Reed que la aplicó para obtener el crecimiento futuro de la población de Estados Unidos [41]. El modelo logístico es uno de los más básicos, importantes y de los más utilizados en el estudio de la dinámica de poblaciones. Actualmente se continua utilizando mucho en ecología debido a su simplicidad matemática y biológica. Por ejemplo el año 2010 Hallstan en [19] estudia el riesgo de dispersión del mejillón cebra en función de las propiedades químicas del agua mediante este modelo.

La definición del modelo logístico depende únicamente de tres parámetros. Describe el crecimiento de una población como exponencial, seguido de una disminución en el crecimiento, y ligado a la capacidad de carga del medio ambiente, K (el número de individuos que el ambiente puede soportar): $\frac{dN}{dt} = rN(1 - \frac{N}{K})$. Con este modelo mientras el tamaño de la población es pequeño su crecimiento es exponencial. A medida que aumenta el tamaño de la población algunos miembros de la población interfieren con otros para competir por los recursos necesarios como la comida o el espacio, este hecho

queda reflejado en el segundo término de la ecuación $-r\frac{N}{K}$ que es mayor que el primero.

Los biólogos empezaron a interesarse de forma masiva por el modelado de poblaciones en el siglo XX, impulsados por la limitación de recursos alimenticios debido al incremento de la población en algunas partes de Europa. En 1921 el físico A.J. Lotka desarrolló las ecuaciones diferenciales apareadas que mostraron el efecto de un parásito sobre su presa. Por otro lado el matemático Vito Volterra comparó la relación entre dos especie independientemente de Lotka y obtuvo las mismas ecuaciones. Juntos, Lotka y Volterra forman el modelo de Lotka-Volterra que aplica la ecuación logística a dos especies que interactúan mediante la competición, la depredación, o el parasitismo entre especies:

$$\frac{dN}{dt} = N(a - bP)$$

$$\frac{dP}{dt} = P(cN - d)$$

siendo $N(t)$ el tamaño de la población presa, $P(t)$ el tamaño de la población depredadora y a , b , c y d constantes positivas.

Este modelo asume que: (i) La presa en ausencia del depredador crece de forma exponencial; esto se obtiene con el término aN . (ii) El efecto de la depredación reduce la tasa de crecimiento de la presa de forma proporcional a la población de presas y depredadores; que corresponde al término de la ecuación $-bNP$. (iii) En ausencia de alguna de las presas para el sustento del depredador la tasa de mortalidad causa el decaimiento exponencial de la población depredadora, esto es el término $-dP$. (iv) La contribución de las presas a la tasa de crecimiento del depredador es el término cNP ; es decir es proporcional a la cantidad de presas así como al tamaño de la población depredadora.

El modelo de Lotka-Volterra es la descripción más simple entre dos poblaciones que interactúan. Este modelo tiene algunos inconvenientes, como por ejemplo que es determinista. Se considera un modelo poco realista ya que no tiene en cuenta que el número de presas y depredadores dependen de otros factores como puede ser el entorno, la competencia con otras especies,... Aunque ha permitido estudiar algunas características esenciales de las interacciones entre presas y depredadores.

A partir de la publicación de este modelo el estudio sobre dinámica de poblaciones tuvo mucho auge. Los ecólogos se interesaban por los efectos de las interacciones entre poblaciones y la estructura biológica de las comunidades. Este interés estimuló el desarrollo de nuevos modelos que analizaban

los efectos de las interacciones que se llevan a cabo en un ecosistema. Los modelos que se diseñaron sirvieron para buscar y analizar reglas generales para las complejas comunidades ecológicas.

En los modelos que se utilizaban en el siglo XX se consideraba que la disponibilidad de recursos era constante en el modelo de crecimiento. Estos modelos no prestaban atención a la relación entre la disponibilidad de recursos y el tamaño de la población. S. Sakanoue en [43], se basó en el modelo de Lotka-Volterra para desarrollar un nuevo procedimiento para construir nuevas ecuaciones que modelizaban el crecimiento de poblaciones. El modelo que presenta S. Sakanoue en [43] se basa en tres hipótesis: (i) la cantidad de recursos cambia en función de la variable tamaño de la población, (ii) el suministro de recursos a la población y la demanda de recursos de la población se definen como una función que depende de la disponibilidad de recursos y el tamaño de la población, (iii) las variables disponibilidad de recursos y tamaño de la población cambian en la función de suministro, en base a los cambios de la función de demanda.

En [44] S. Sakanoue aplica el procedimiento presentado en [43] para modelar poblaciones que interaccionan entre ellas y para examinar su efectividad comparándolo con los modelos más representativos existentes hasta el momento. Propone tres ecuaciones para generar el modelado de comunidades. Y como ejemplo plantea el modelo de las poblaciones de plantas, herbívoros y detritívoros. También las utiliza para describir la dinámica entre presa y depredador. Así como para generar modelos dinámicos de poblaciones distintas que consumen los mismos recursos.

En la naturaleza el entorno de los ecosistemas no es constante y sufre variaciones aleatorias. Por ese motivo la mayoría de los parámetros que describen fenómenos naturales, como puede ser la tasa de crecimiento, la capacidad de carga, entre otros, deberían considerarse variables que fluctúan según el entorno. A partir de estas consideraciones M. Arató, [1] construye un modelo estocástico para modelar ecosistemas a partir de una generalización de las ecuaciones deterministas de Lotka-Volterra. El modelo que acaba definiendo es multidimensional, pudiendo así estudiar más de dos especies a la vez. En este trabajo el autor comenta que las fluctuaciones de los parámetros juegan un importante papel en la auto-organización de los sistemas no lineales; estudia la influencia de estas fluctuaciones en el modelo de Lotka-Volterra. Un simple análisis le demuestra que el sistema permite los comportamientos extremos, que conducen a la extinción de las dos especies o la extinción del depredador y la explosión de la presa.

Existen otros modelos llamados *Viability models*, que en lugar de proporcionar las soluciones óptimas definen todas las posibles evoluciones de la dinámica del sistema bajo unas restricciones dadas. Este tipo de teoría

fue desarrollada por J.P. Aubin en [2] y [3]. El enfoque de esta nueva teoría primero fue matemática, luego se aplicó en economía y finalmente C. Mullon lo aplicó al estudio de los ecosistemas [29]. La teoría de los *Viability models* considera que la evolución no es determinista pero ofrece un conjunto de posibilidades, que dependen de su estado. Se puede describir como una inclusión diferencial $N'(t) \in \mathbf{U}(N(t))$, donde $\mathbf{U}(N(t))$ es el conjunto de las evoluciones admisibles cuando el sistema se encuentra en el estado X . En los modelos clásicos para cada punto de partida del sistema, existe una y solo una trayectoria posible. En cambio en este tipo de modelos para cada posible punto de partida existen varias posibles trayectorias. C. Mullon en [29] propone un algoritmo para calcular el *viability kernel*, que corresponde al conjunto de todos los posibles estados que son viables (*viability states*), es decir con trayectorias viables en el ecosistema. Este algoritmo resulta ser de un coste computacional muy bajo si se compara con los modelos usuales. Una de los principales resultados que se obtiene mediante este modelo es que fuera del conjunto *viability kernel* el sistema no puede evolucionar para así evitar llegar al colapso. En este trabajo, [29], los autores presentan una aplicación a un ecosistema marino en Benguela (Angola). Mediante el conjunto *viability kernel* encuentran aquellas situaciones en que el ecosistema puede llegar al colapso y así pueden definir la salud del ecosistema en cada una de las situaciones. Esto permitirá a los especialistas tomar medidas de gestión del ecosistema, en los casos necesarios, para evitar una catástrofe.

Otros autores han utilizado herramientas distintas a las ecuaciones diferenciales para conseguir estudiar las interacciones entre especies. Es el caso por ejemplo del trabajo presentado por P. López-López [22], en él se aplican las Cadenas de Markov para estudiar la evolución entre dos aves rapaces que compiten por el espacio en la provincia de Castellón, la águila Real y la Perdicera. Las cadenas de Markov se usan frecuentemente en ecología de comunidades para modelar cambios sucesivos, pero no se le ha prestado mucha atención en la ecología de poblaciones como una herramienta para explorar los resultados de las interacciones entre especies. Los autores en [22] asumen que solo una especie puede ocupar un territorio en un instante, usan las cadenas de Markov para conocer el número de territorios que se espera sean ocupados a largo plazo por cada una de las dos especies que compiten en él. También aplican las cadenas de Markov al estudio de la ocupación o no de los distintos territorios por las dos aves, en función de si las condiciones del entorno han sido o no modificadas. Este sencillo modelo permite estudiar las consecuencias del cambio climático y estudiar los pasos que hay que realizar para la conservación de las dos especies. Para el modelado del águila Real y de la Perdicera los autores utilizan datos reales entre los años 2000 y 2006, simplemente utilizan la frecuencia en que los territorios que forman el

ecosistema están ocupados por una misma especie, o la frecuencia en que los territorios que son colonizados por la otra especie o incluso los territorios que son abandonados. A partir de estas frecuencias calculan las probabilidades de transición. De este modo obtienen una cadena de Markov con 3 estados, a partir de los datos del año 2006 y las probabilidades de transición calculadas, realizan predicciones. Este modelo presupone que las condiciones con las que se generan las probabilidades de transición se mantienen constantes. Es decir las condiciones climáticas, los parámetros demográficos, la afectación del hombre sobre el territorio no cambian a lo largo del tiempo. También presupone que cualquiera de las dos especies puede moverse a cualquiera de las regiones indistintamente, sin tener en cuenta la orografía del terreno.

Schneider y otros autores en [45] presentan un modelo de análisis espacial, para comprobar el efecto nocivo del mejillón cebrado sobre las poblaciones de mejillones nativos de agua dulce, en América del Norte. Introducen una componente dinámica de riesgo, para caracterizar el riesgo de infestación de comunidades causadas por el trasiego de embarcaciones.

La investigación que se ha llevado a cabo en el campo de los ecosistemas, mediante las ecuaciones diferenciales, ha descuidado mucho las diversas interacciones que existen entre las distintas poblaciones que habitan en un ecosistema. Se ha considerado que las interacciones entre todas las especies son homogéneas, o bien, sólo se ha podido considerar al mismo tiempo interacciones entre un número muy reducido de especies. Para mejorar el estudio de estas interacciones se han introducido los grafos, como herramienta para la modelización de los ecosistemas.

La idea de una red compleja de interacciones entre las especies ya la tenía en mente Darwin en [14]. Sin embargo las redes (*networks*) se han introducido muy recientemente en el estudio ecológico de las poblaciones. J. Bascompte en [4] utiliza las redes para este fin, ya que proporcionan una poderosa representación de las interacciones ecológicas entre especies y ponen de manifiesto la interdependencia que existe entre todas las especies que habitan en un ecosistema. Las redes tienen como nodos las distintas poblaciones y como aristas las interacciones entre ellas. Proveen un marco formal para evaluar las consecuencias de las perturbaciones que pueden existir en una comunidad. En [4], J. Bascompte, estudia las interacciones mutualista entre las plantas y sus polinizadores, que juegan un papel muy importante en la biodiversidad del planeta.

En la última década, se han realizado muchos estudios sobre estas interacciones, pero en todos ellos sólo se tenían en cuenta un número muy reducido de especies. Estudios recientes han destacado que es necesario conocer como coevolucionan redes de especies más amplias.

Bascompte en [4] señala que existen trabajos recientes para el estudio de

estas interacciones, que se basan en datos cualitativos y asumen que todas las interacciones que se producen son igualmente importantes. Por el contrario Bascompte en [4] calcula, para cada interacción, una estimación de la dependencia mutua entre una planta y un animal, o viceversa, luego calcula la asimetría para cada par de interacciones que representa la disimilaridad relativa entre dos dependencias mutualistas. Con esto lo que consigue es caracterizar las interacciones mediante redes no simétricas, es decir mediante grafos dirigidos con pesos en sus aristas que pueden ser muy distintos entre ellos. Por consiguiente si una planta depende fuertemente de una especie animal, el animal depende débilmente de la planta.

En otro trabajo del mismo autor [5], se describen las aplicaciones y las ventajas que pueden llegar a tener este tipo de redes. Considera que son útiles para describir los sistemas ecológicos en cuanto a la composición y las interacciones entre elementos. El autor hace referencia a que, mediante las redes, se introduce la heterogeneidad en el estudio de las poblaciones y esto ayudará, por ejemplo, a predecir mejor la evolución de los ecosistemas.

Otras de las técnicas utilizadas en el modelado de ecosistemas son los modelos fuzzy. En [46] los autores utilizan esta herramienta para crear un modelo que estudia las interacciones existentes entre una presa y un depredador, en vez de usar las usuales ecuaciones diferenciales que caracterizan los modelos clásicos deterministas. Su interés se centra en la plaga de insectos conocidos como áfidos, que afecta a las plantaciones de cítricos del Brasil, estos insectos han transmitido un virus a los árboles que han llegado a destruir plantaciones enteras. Uno de los depredadores más conocidos de estos insectos es un tipo de mariquita llamada *Cycloneda*. A partir de los datos que ofrecen los especialistas se obtiene que las poblaciones implicadas tienen distintos comportamientos según la edad, entonces es necesario considerar subpoblaciones dentro de cada una de las poblaciones. Esta división de las poblaciones no es posible tenerla en cuenta con los modelos clásicos de ecuaciones diferenciales. La ventaja que ofrece este tipo de sistema, consiste en que no es necesario conocer todos los parámetros que se requieren utilizando las ecuaciones diferenciales, en este modelo se usa una base de reglas que son diseñadas con la ayuda de los especialistas en la materia. Si es necesario conocer algún parámetro se puede obtener a través de un ajuste de la curva de soluciones obtenidas por las reglas fuzzy.

La dinámica de poblaciones también se ha estudiado en el marco de la computación celular con membranas. En el año 2002 en el trabajo [48], Y. Suzuki ofrece el modelado de la interacción entre 3 especies, un carnívoro, un herbívoro y una planta que se cree que emite una sustancia volátil cuando es comida por el herbívoro para atraer al carnívoro, que es el depredador del herbívoro. En este estudio el modelado se realiza mediante ARMS (abstract

rewriting systems of multisets) que corresponden a un tipo particular de los sistemas P. En él se define un objeto para representar cada una de las especies y un objeto para la sustancia volátil emitida por la planta. Se definen cinco reglas, la primera corresponde al crecimiento de la planta, la segunda se refiere al consumo de una planta por un herbívoro al mismo tiempo que este se reproduce, en la tercera un carnívoro se come a un herbívoro cuando encuentra una sustancia volátil y al mismo tiempo el carnívoro se reproduce, las dos últimas reglas producen la muerte de animales carnívoros y herbívoros. Esto implica que cada animal que come se reproduce. Cada una de estas reglas tienen asociadas unas tasas de reacción, en el caso de la segunda regla, esta tasa de reacción se calcula externamente al sistema, en función del número de individuos de cada especie en cada configuración. Para las otras reglas los autores no mencionan de donde se obtienen sus valores. El trabajo finaliza realizando unas simulaciones con datos que no pertenecen a ningún caso real, de modo que reproducen el mismo sistema con y sin la sustancia volátil para comprobar la diferencia. El resultado que obtienen es que el ecosistema es más estable con la sustancia volátil.

Trabajos como por ejemplo el de D. Pescini, [40], utilizan sistemas P dinámicos de probabilidad, para analizar las interacciones entre individuos o poblaciones de un ecosistema. Básicamente, con este tipo de modelado, lo que se obtiene es una discretización del modelo de Lotka-Volterra. En un primer paso, realiza el modelado de un sistema presa-depredador en el que simplemente existe una zona. Este sistema está formado por 4 reglas: la presa se alimenta, el depredador se alimenta de la presa, el depredador muere de forma natural y se crea el sustento de la presa. En el siguiente paso considera un sistema con metapoblaciones, es decir por un conjunto de poblaciones susceptibles de extinción en tiempo ecológico y que están interconectadas por fenómenos ocasionales de emigración e inmigración. El ecosistema está dividido en regiones, cada una de las membranas que contiene el sistema P modeliza cada una de las regiones. Se considera la posibilidad de que las especies pueden ir de una a otra con distintas probabilidades, según el tipo de terreno. En él se consideran básicamente 4 tipos de reglas, las de mortalidad, las de alimentación, las de crecimiento y las de movimiento entre zonas. Cada una de estas reglas tiene asociada una constante que se ha de calcular en cada configuración y depende siempre, del número de objetos que contiene la membrana en que se aplica. En el trabajo se considera dos especies, una depredadora y la otra presa, aunque comenta que sería fácilmente extensible a más especies a la vez. En [6] los autores realizan una mejora al modelo, para poder aplicarlo a la investigación de procesos celulares y bioquímicos, así como, para simular el mismo tipo de ecosistemas que en el anterior. Para validar el modelo se define un caso teórico con cuatro regiones y se hacen

simulaciones fijando unas condiciones iniciales.

Otros estudios como por ejemplo los de L. Bianco, [7] y F. Fontana [18], usan los sistemas P para obtener soluciones estables a las ecuaciones de Lotka-Volterra. Más concretamente utilizan un *algoritmo P metabólico*, [8], que consiste en una clase especial de los sistemas P, que evoluciona mediante reacciones bioquímicas y sirven para representar fenómenos biológicos. En estos trabajos encuentran una solución al modelo de Lotka-Volterra, de modo que se ajusta lo máximo posible a las soluciones estables que proporcionan las herramientas matemáticas clásicas que existen para encontrar una buena aproximación. Para conseguir esta solución las reglas llevan asociadas unos pesos en la reacción que se deben ir calculando de forma externa al sistema, en cada paso de la computación. Estos pesos dependen de las tasas de mortalidad y reproducción, y del número de animales que existen por especie en cada una de las configuraciones.

Capítulo 2

Ecosistemas

2.1. Antecedentes históricos

Desde la antigüedad grecolatina existe un interés por comprender las relaciones complejas entre los organismos y entre estos y su ambiente.

En el siglo XVIII la preocupación fundamental era la clasificación de los organismos en un sistema taxonómico. Para dicha clasificación se observaban no sólo los caracteres externos, sino también los hábitos más relevantes de las especies, como por ejemplo: el hábitat de la especie, el tipo de alimento que consumía, ...

En el siglo XIX, la visión de la interrelación entre los organismos y su ambiente fue cambiando. Es entonces cuando Darwin formula la pregunta: ¿De dónde vienen las especies? Plantea que se generan por pequeñas variaciones que les permiten adaptarse mejor a su medio ambiente; de la misma manera, propone que las especies se encuentran en una constante lucha por la existencia donde sólo sobrevivirán las más aptas.

Finalmente, en el año de 1866, el biólogo alemán Ernst Haeckel acuña el término *ecología*, una palabra que proviene del griego *Ökologie* y significa literalmente "estudio de la casa" (*oikos* casa y *logos* estudio de) [41], [47]. En un principio se entendía la *ecología* como la ciencia que estudiaba las relaciones de los seres vivos con su entorno, no obstante, con el tiempo se fue ampliando este concepto hasta llegar a la definición actual:

"*Ecología* es la ciencia que estudia las relaciones entre los seres vivos y el medio, y entre los seres vivos dentro de las condiciones naturales."

La palabra *ecología* no entró en uso general hasta finales del siglo XIX, cuando científicos europeos y americanos empezaron a autodenominarse ecólogos [41]. Las primeras revistas y sociedades dedicadas a la ecología aparecieron en las primeras décadas del siglo XX.

En 1935 el ecólogo británico A.G. Tansley acuñó el término *ecosistema* para enfatizar la importancia de los intercambios de materiales entre componentes orgánicas e inorgánicas así como entre organismos. La parte *eco* de la palabra se refiere al ambiente y *sistema* es un conjunto de partes interrelacionadas que funcionan como un todo. De este modo, el ecosistema contiene partes que interaccionan formando una unidad. Este término fue posteriormente desarrollado por Lindeman en 1941, quien lo concibió desde el punto de vista de los intercambios de energía, debido a los vínculos que existen entre los organismos y sus ambientes físicos. En los textos de Ecología de la década del 50 y aún posteriores, se designa ecosistema como la suma de las distintas comunidades (o biocenosis) y el ambiente inerte que ocupan (o biotopo).

Con el concepto de ecosistema, la ecología se transforma en una ciencia de síntesis e integración que comienza a escaparse de los ámbitos biológicos para establecer nexos con otras ciencias naturales, para así explicar las relaciones entre los organismos y su medio ambiente.

La ecología ha experimentado un inmenso crecimiento y diversificación. Debido a la sobreexplotación humana, el conocimiento ecológico es ahora necesario para mantener en buenas condiciones los sistemas de sostén ambiental de los que depende la humanidad [41]. Actualmente está creciendo entre los científicos la preocupación popular acerca de la degradación ambiental y ecológica. Aplicándose el concepto de ecosistema a problemas prácticos y teóricos. Entre las aplicaciones de la teoría de los ecosistemas se encuentra la toma de decisiones para la gestión y la conservación del medio. Por ejemplo, se han introducido importantes relaciones entre clima y ecosistemas en las investigaciones llevadas a cabo en el cambio climático global [15].

2.2. Niveles de organización ecológica

La ecología se organiza en niveles jerárquicos el más sencillo del cual es el organismo y el más complejo es el ecosistema. Para entender el funcionamiento de los ecosistemas debemos conocer las características de cada nivel jerárquico, como se relacionan los niveles superiores con los inferiores, y como se integra toda la estructura.

La unidad más pequeña en biología que tiene vida separada en el ambiente es el *organismo o ser vivo*. La estructura y el funcionamiento del organismo (planta, animal o microbio) están determinados por la información genética transmitida por sus antecesores y de la influencia de muchos factores existentes en su ambiente. Todo ser vivo se relaciona con el ambiente a través un intercambio de materia y energía de forma ordenada, tiene la capacidad

de desempeñar las funciones básicas de la vida como son la nutrición, el crecimiento, la relación y a ser posible la reproducción, de tal manera que los seres vivos actúan y funcionan por sí mismos sin perder su nivel estructural hasta su muerte. Cada organismo no reacciona tan sólo frente al ambiente físico sino que también lo modifica, convirtiéndose así en remodelador de su entorno formando parte del mismo. Cualquier organismo individual está profundamente afectado por los cambios que se producen en su entorno. El individuo aparte de interactuar con el entorno donde se encuentra también lo hace con otros individuos de la misma especie o de otras, mediante competición y depredación. En el caso de individuos de la misma especie la competición sirve para obtener los recursos necesarios para su supervivencia, de manera que el más fuerte sobrevivirá a los más débiles. El éxito en la competición es un factor importante para la continuación de la supervivencia de todas las especies. La interacción entre individuos de distintas especies está caracterizada por los mecanismos de adaptación que tienen para evitar ser cazadas, así como para ser capaces de obtener suficiente comida para su supervivencia.

Un elemento esencial para la vida es que debe existir un número suficiente de individuos de la misma especie compartiendo tanto el espacio como el tiempo para ser capaces de sobrevivir y obtener nuevas crías para su continuación. Estas agrupaciones de individuos de la misma especie que coexisten en un mismo espacio y tiempo forman el siguiente nivel en la jerarquía de la vida y se llaman *poblaciones*. Los límites y la estructura de la población son dinámicos, es decir, resultan del equilibrio entre el incremento de los miembros (por nacimiento o inmigración) y la disminución (por muerte o emigración). La organización en poblaciones de los individuos, posee características o propiedades que no se presentan en cada uno de los individuos aislados, tienen propiedades colectivas, como límites geográficos, densidades y variaciones en tamaño o composición. Todas estas propiedades dependen básicamente de factores externos a la población como pueden ser los recursos físicos (como el agua, el refugio o el alimento) o biológicos (la interacción con otras poblaciones). Las poblaciones responden a los cambios del entorno mediante la adaptación, todos los individuos pertenecientes a la población compiten por los recursos para poder sobrevivir. Entre las poblaciones se establecen distintos tipos de relaciones de interdependencia. Si dos especies usan recursos comunes (el espacio, el alimento, la luz o el agua), una tiene sobre la otra un efecto negativo, a este tipo de interacción se le llama *competición*. Un segundo tipo de interacción surge cuando una especie (depredadora) consume otra especie (presa), esta relación se la conoce como *depredación*. Otra de las relaciones entre especies se obtiene cuando las especies se benefician mutuamente, esta es conocida como *mutualismo*. Existen otras rela-

ciones de dependencia como pueden ser el *comensalismo*, la *simbiosis* y el *parasitismo*.

El conjunto de todas las poblaciones biológicas que comparten un área determinada y coinciden en el tiempo, constituyen una *comunidad* y forman el tercer nivel de organización ecológica. Las poblaciones de una comunidad no funcionan de forma independiente, interaccionan entre ellas de distintas formas. Compiten entre ellas por los recursos (alimento, agua o espacio), una población puede ser presa (alimento) de otra depredadora, o incluso dos poblaciones pueden beneficiarse mutuamente.

La competición es de vital importancia para regular biológicamente las poblaciones pertenecientes a las comunidades, y así poder asegurar la continuidad de toda la comunidad [15].

Uno de los primeros objetivos que persigue un ecólogo es conocer la composición de una comunidad y su estructura, entendiendo ésta como el conjunto de relaciones que existen entre las diferentes especies entre sí y con el medio en el que viven. Existen varias maneras de caracterizar una comunidad, la más adecuada sería aquella que tuviera en cuenta la composición de especies así como el número de individuos de cada una de ellas. Sin embargo, no todas las especies tienen la misma importancia dentro de una comunidad; se conocen como especies clave o dominantes aquellas que si desaparecieran provocarían un profundo cambio, pues sobre ellas se articula la comunidad entera.

El cuarto nivel jerárquico está formado por una comunidad y el entorno donde está situada. Ésta es la unidad mayor de la ecología y se llama *ecosistema*, está constituido de grupos de organismos (una comunidad) con sus ambientes físicos y químicos. Este concepto tiene en cuenta las complejas interacciones entre los organismos por ejemplo plantas, animales, bacterias, algas,... que forman la comunidad y los flujos de energía y materiales que la atraviesan. Los organismos interactúan con su ambiente dentro del contexto del ecosistema [47].

2.3. Ecosistemas

El mundo natural está organizado en unidades interrelacionadas llamadas ecosistemas. Un ecosistema es cualquier medio formado por seres vivos y los factores no vivos que forman el ambiente (temperatura, sustancias químicas presentes, clima, características geológicas, etc.). Los seres vivos interactúan entre ellos y con los factores no vivos del medio. Las relaciones que se establecen entre las diferentes componentes del ecosistema son importantes debido a

que cualquier variación de una de ellas repercutirá en todas las demás. Todos los seres vivos y todos los procesos de la Tierra están interrelacionados y de algún modo interactúan: el tiempo afecta a las plantas, las plantas utilizan los minerales del suelo y afectan a los animales, los animales extienden semillas de las plantas, las plantas aseguran el suelo y evaporan el agua, lo que afecta el clima [17].

Los ecosistemas existen a diferentes escalas, grandes ecosistemas siempre incluyen pequeños ecosistemas. Los hongos y el tronco podrido del cual se alimentan puede considerarse un ecosistema, ecosistema que a su vez pertenece a uno más grande, el bosque. Así, los límites o fronteras de los ecosistemas tan solo están delimitados a efectos prácticos y normalmente están relacionados con el establecimiento de unos límites fácilmente identificables. Algunas veces las fronteras de los ecosistemas coinciden con espacios naturales, como pueden ser una isla, deltas, lagos entre otros. Sin embargo, los límites de los ecosistemas pueden definirse según criterios humanos, como un límite nacional o estatal. Los ecosistemas también pueden construirse artificialmente en un laboratorio. Sin embargo, es importante recordar que una gran cantidad de materiales cruzan las fronteras de los ecosistemas en las dos direcciones, hacia fuera y hacia dentro.

Según sean los límites del ecosistema, éste puede considerarse como la unión de distintos ecosistemas más pequeños, interrelacionados entre ellos. Debido a la orografía del terreno o a la climatología, estas zonas dentro del ecosistema pueden contener especies con características distintas, según la zona a la que pertenezcan.

Conocer el funcionamiento de los ecosistema proporciona una herramienta muy valiosa para estructurar y entender la complejidad que presenta nuestro mundo. Se sabe que en estos momentos existe una proporción significativa de organismos vivos del planeta que están por descubrir y clasificar, de hecho, es probable que existan ecosistemas enteros que aún permanezcan por descubrir (especialmente en los océanos). Entender el funcionamiento y el potencial de los ecosistemas es vital para poder predecir, entender y solucionar futuros problemas que se pueden presentar, como puede ser el del calentamiento global del planeta.

En ocasiones un pequeño cambio en el ecosistema produce una perturbación que puede producir unos efectos masivos, resultando desfavorable para algunos o para todos los miembros de la comunidad biológica preexistente. Algunos ejemplos extremos los encontramos en los efectos del mayor meteorito que cayó en la Tierra y que provocó la extinción de los dinosaurios. Gran parte del funcionamiento del ecosistema está formado por la respuesta de las interacciones entre varias poblaciones biológicas que forman la estructura de la comunidad.

El funcionamiento de los ecosistemas siempre cambia a través del tiempo. La naturaleza dinámica de los ecosistemas funciona sobre escalas de tiempo que pueden variar diariamente, o por el contrario varían en unidades de tiempos más grandes. Una de las dimensiones más importantes de estas interacciones son la competición entre individuos, y poblaciones de organismos.

El cambio de los ecosistemas pueden ser causados por factores humanos. Una de las cuestiones que más preocupan a los científicos y al público en general, son los efectos que los humanos tienen sobre los ecosistemas y su funcionamiento. Uno de los problemas más difíciles con los que se encuentran los científicos es diagnosticar la naturaleza del cambio medioambiental, resulta muy complicado distinguir si las componentes del cambio son producidas por el factor humano o si por el contrario forman parte del entorno natural y la dinámica de los ecosistemas.

Otros factores que pueden causar el cambio de los ecosistemas están relacionados con las enfermedades o epidemias que sufren los animales. Existen epidemias muy virulentas que afectan gravemente la población de individuos que habitan en un ecosistema. Los expertos intentan estudiar en profundidad cada una de las enfermedades que provocan un gran descenso de las poblaciones de individuos, para intentar determinar que causan las epidemias. Es necesario conocer cuales son las razones que provocan que una misma enfermedad según en el ecosistema en que se desarrolle produzca daños muy distintos.

Parte II

Marco de Modelado

Capítulo 3

Computación Celular con Membranas

La *Computación Celular con Membranas* es una rama emergente de la computación que fue introducida por Gh. Păun en 1998 [34]. Se inspiró en la estructura y el funcionamiento de las células de los organismos vivos para obtener unos modelos abstractos, llamados *sistemas P*, que fueran potentes para poder resolver problemas y resultasen sencillos a la hora de ser implementados posteriormente. Debido a la complejidad de los procesos que tienen lugar en la célula, no se modelizan literalmente todas sus características, ya que si no dejaría de ser un modelo de computación práctico; se modelizan aquellas características del comportamiento y constitución de la célula que son más relevantes, de acuerdo al tipo de problema que se quiere resolver.

Esta nueva rama de la computación surge por la necesidad de encontrar nuevos modelos de computación que permitan resolver problemas que con los medios clásicos no se han podido resolver. Con el tiempo estos modelos iniciales han ido incorporando modificaciones motivadas por cuestiones biológicas, matemáticas o incluso informáticas. De este modo la investigación realizada en esta disciplina se ha ido diversificando, inicialmente la gran mayoría de los trabajos realizados relacionaban los *sistemas P* y los modelos clásicos, así como realizaban numerosos estudios sobre la potencia de la computación de los distintos tipos de sistemas P. Hoy en día se encuentran numerosos trabajos en los que se ha utilizado la Computación con Membranas para la modelización de procesos que presentan un cierto interés práctico en áreas tan diversas como la biología, la biomedicina, la economía, las ciencias informáticas, entre otras. Actualmente se están llevando a cabo investigaciones en computación con Membranas que consideran estructuras más complejas también inspiradas en la naturaleza, como pueden ser los sistemas P de Tejido inspirados en la unión que forman células con similar función para formar

una estructura más compleja, y los sistemas con redes neuronales.

En la siguiente sección se va a describir la célula para así poder entender la abstracción que llevó a cabo Gh. Păun a la hora de definir los semántica necesaria para definir los sistemas P. Esta semántica se va a describir de forma abreviada en la sección 3.2.

3.1. Biología de la célula

La célula, es la unidad mínima de un organismo capaz de actuar de manera autónoma. Hay células de formas y tamaños muy variados. A pesar de sus diferencias de aspecto y función, todas las células están envueltas por una membrana delgada llamada membrana plasmática, que da forma a la célula y marca el límite entre el contenido celular y el medio externo. La membrana plasmática establece la comunicación entre la célula y el entorno; en ella se seleccionan y se transportan aquellas sustancias que entran o salen de la célula y que son necesarias para su propia actividad.

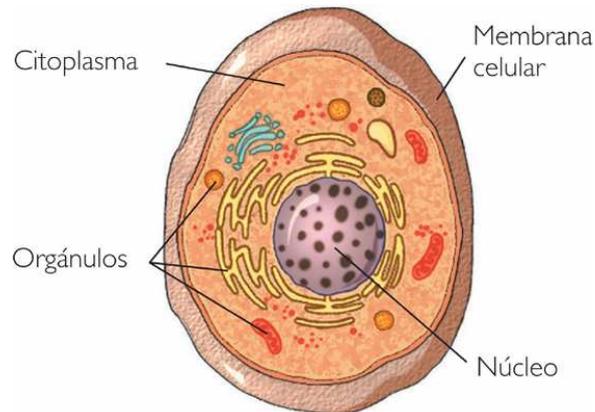


Figura 3.1: Estructura de una célula animal.

El contenido de la célula se denomina protoplasma, que se divide en el núcleo y el citoplasma, Figura 3.1. El núcleo es el elemento más destacado de la célula, está rodeado de una membrana y es el lugar donde se almacena la información genética de la célula; esta información dirige su actividad y asegura la reproducción y el paso de los caracteres a la descendencia. El citoplasma posee compartimentos, llamados orgánulos celulares, delimitados por membranas de características similares a la membrana plasmática. La naturaleza de las membranas permite que los compartimentos que delimitan no sean entes cerrados, de modo que permiten el paso, de forma selectiva,

de ciertas sustancias químicas desde el interior hacia el exterior y viceversa. La presencia de la membrana que delimita los orgánulos también garantiza que las condiciones internas del compartimento puedan ser distintas a las del citoplasma, en su interior las sustancias que contiene pueden transformarse mediante reacciones químicas que pueden ser distintas a las reacciones que se suceden en el citoplasma o en los otros orgánulos. De este modo cada uno de los orgánulos desarrolla funciones específicas dentro de la célula. Por ejemplo, existen orgánulos cuya misión es la de enviar material del interior al exterior de la célula y viceversa, ya que muchas de las sustancias que deben cruzar la membrana son incapaces de cruzarla de forma espontánea. La actividad de ciertos orgánulos permite a la célula ser un ente vivo que se nutre tomando sustancias del medio, transformándolas de una forma a otra, liberando energía y eliminando los productos de desecho. A consecuencia de este proceso nutricional, una célula crece y puede dividirse, formando dos células idénticas a la célula original, mediante un proceso llamado división celular. Además, frecuentemente las células pueden interactuar, comunicarse o incluso unirse con otras, generalmente por medio de señales químicas. De este modo llegan a formarse estructuras más complejas como son los tejidos, que son el resultado de la unión de células idénticas en su forma y estructura, organizadas para realizar un mismo trabajo. Los distintos tejidos se unen y forman órganos, cada uno de los cuales realiza una función concreta en el ser vivo, como el corazón. Además, los órganos también se agrupan en un sistema o en un aparato para realizar una función, como el aparato digestivo o el sistema óseo.

3.2. Sistemas P

Partiendo de la realidad biológica G. Păun definió los *sistemas P* mediante tres ingredientes: *la estructura de membranas*, *los multiconjuntos de objetos* y *las reglas de reescritura*. A continuación se describen de una manera informal estos ingredientes, véase [34], [35], [37], [38].

- **Estructura de membranas:**

Esta estructura consiste en un conjunto jerarquizado de membranas incluidas en una piel exterior, llamada *membrana piel*, que las separa del entorno, véase Figura 3.2. A simple vista esta estructura de membranas tiene una similitud a la estructura de las células. Las membranas interiores son abstracciones de las membranas biológicas que envuelven los orgánulos interiores de la célula y la membrana piel corresponde a la membrana plasmática.

Una de las principales funciones que cumplen estas membranas es la de delimitar unos espacios llamados *regiones* que contendrán los *objetos*. La segunda de las funciones de las membranas corresponden a un canal de comunicación entre membranas o regiones. Cualquier tipo de membrana biológica que envuelva a una vesícula celular también cumple este par de funciones a parte de otras que aquí no se contemplan.

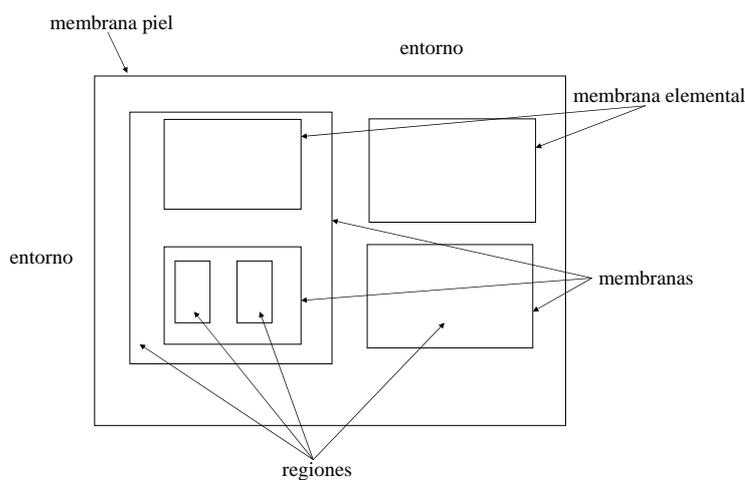


Figura 3.2: Estructura de membranas.

Si una membrana, m_1 , está contenida dentro de otra membrana, m_2 , y no existe ninguna membrana contenida en m_2 y que contenga a m_1 entonces se dice que ambas membranas son adyacentes. En este caso también diremos que m_1 es una membrana hija de m_2 y m_2 es la membrana padre de m_1 . Una membrana es *elemental* si no contiene ninguna membrana, es decir si no tiene hijas.

Usualmente las membranas se identifican mediante *etiquetas*, que corresponden a elementos pertenecientes a un conjunto de etiquetas. Suele ser usual que este conjunto de etiquetas sea el conjunto de números enteros $\{0, 1, 2, \dots\}$ siendo la etiqueta de la membrana piel el 0, pero las etiquetas pueden ser cualquier tipo de carácter que den más información de la membrana asociada. Las regiones suelen llevar la misma etiqueta que las membranas que las envuelven.

La estructura de membranas de los Sistemas P puede ser representada como un árbol con raíz, donde los nodos corresponden a las membranas, la raíz corresponde a la membrana piel y las hojas a las membranas elementales. Las adyacencias de este árbol muestran la inclusión existente

entre las distintas membranas de la estructura.

En la Figura 3.3 se muestra la representación mediante un diagrama de Venn y un árbol de una estructura de membranas etiquetadas.

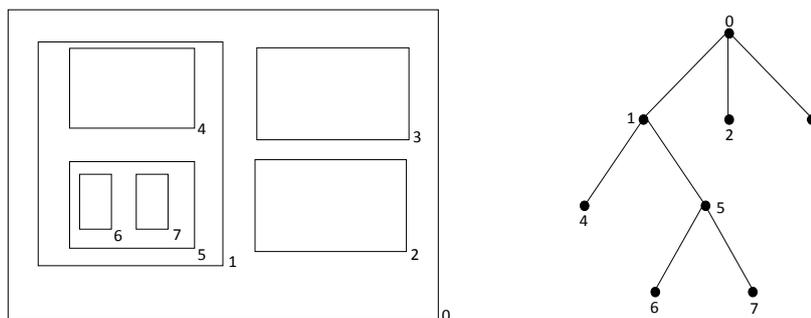


Figura 3.3: Estructura de membranas representada mediante un diagrama de Venn y el árbol que la describe.

Formalmente *la estructura de membranas*, μ , se puede definir como un elemento de un conjunto MS (membrane structure) que se obtiene por recursión como sigue:

- $[] \in MS$
- Si $\mu_1, \dots, \mu_k \in MS$, entonces $[\mu_1, \dots, \mu_k] \in MS$

Se denota por *membrana* de μ a cada par de corchetes. Se denomina *grado* de la estructura de membranas, μ , al número de membranas que contiene. El par de corchetes más externo se le llama *membrana piel*, y las membranas que no contienen otras membranas en su interior se denominan *elementales*.

A modo de ejemplo la estructura de membranas representada en la Figura 3.3 puede escribirse como $[[[[]_4 [[]_6 []_7]_5]_1 []_2 []_3]_0$.

En biología las membranas no son componentes pasivas de la célula, debido a su composición presentan una permeabilidad selectiva, lo que les permite seleccionar las moléculas que deben entrar y salir de la célula. Esta capacidad depende del tamaño de los poros que posea. Por tanto, una membrana es permeable si permite el paso de cualquier sustancia, es impermeable si no deja pasar ninguna sustancia, pero existen membranas selectivas que dejan pasar algunas sustancias. Esta propiedad de las membranas biológicas se abstrajo matemáticamente en los sistemas

P añadiendo a las membranas otras etiquetas llamadas cargas eléctricas. Las cargas eléctricas pueden ser 3, positiva (+), negativa (-) y neutra (0). Notaremos una membrana i con su carga, respectivamente, como $[]_i^+$, $[]_i^-$ y $[]_i^0$.

Del mismo modo que ocurre con todas las propiedades de la célula, una vez hecha la abstracción matemática el factor carga de una membrana en un sistema P ya no tiene ninguna connotación biológica. La carga en los sistemas P simplemente indica otro tipo de etiqueta de la membrana.

- **Multiconjuntos de objetos:**

Cada uno de los compartimentos o orgánulos pertenecientes a una célula contiene sustancias químicas, iones, moléculas o macromoléculas flotando en la solución acuosa, de modo que no existe un orden establecido. Para abstraer estas sustancias químicas matemáticamente, se sitúan ciertos *multiconjuntos de objetos* dentro de las distintas regiones que forman las membranas.

Un *multiconjunto* finito \mathcal{M} sobre un alfabeto $\Gamma = \{a_1, \dots, a_n\}$ de objetos es una aplicación definida sobre Γ en el conjunto \mathbb{N} , de los números naturales. Para cada $a_i \in \Gamma$ se dice que el número natural $\mathcal{M}(a_i)$ es la multiplicidad del objeto a_i en el multiconjunto \mathcal{M} . Usualmente se nota $\mathcal{M} = a_1^{\alpha_1} \dots a_n^{\alpha_n}$ siendo $\mathcal{M}(a_i) = \alpha_i$ para todo $i = 1, \dots, n$.

- **Reglas de reescritura:**

Los multiconjuntos de objetos contenidos en las regiones de la estructura de membranas se ven modificados, evolucionan, mediante las *reglas de reescritura*. Estas reglas son las abstracciones de las reacciones químicas que se llevan a cabo en la célula. A continuación se describen brevemente los distintos tipos de reglas que se utilizan en las distintas variantes de sistemas P que se describen en esta memoria.

- *Reglas de evolución:* están inspiradas en el proceso de nutrición de la célula. Habitualmente una regla de evolución asociada a una membrana i se representan por $[u \rightarrow v]_i$, siendo $u, v \in \Gamma^*$. Mediante la aplicación de esta regla el multiconjunto definido por u evoluciona a un multiconjunto v , es decir u se elimina de la membrana i y se añade v .

Por ejemplo, sean $a, b, c, d \in \Gamma$ y sean las reglas siguientes:

$$r_1 \equiv ab^2 \rightarrow c^2d$$

$$r_2 \equiv ab \rightarrow ad$$

$$r_3 \equiv a \rightarrow d^3c$$

las dos primeras reglas son con *cooperación* porque en la parte izquierda de la regla hay un multiconjunto formado por más de un objeto, en cambio la regla r_3 es una regla sin cooperación. Mediante la aplicación de la regla r_1 dos copias del objeto b y una copia del objeto a evolucionan y dan lugar a dos copias de c y una del objeto d . La aplicación de la regla r_2 es similar, pero tiene como característica que al objeto a actúa como *catalizador*, debido a que para poder aplicar esta regla es necesario que la membrana contenga el objeto b junto al objeto a que simplemente sirve para empezar la reacción, mediante la aplicación de esta regla el objeto a no evoluciona y permanece en la membrana después de la reacción. En la regla r_3 , cuando un objeto a se encuentra en la membrana evoluciona a 3 objetos d y un objeto c .

- *Reglas de comunicación*: están inspiradas en la permeabilidad de las membranas celulares. Los sistemas P plasman esta propiedad mediante la introducción de unos indicadores asociados a los objetos producidos por las reglas $u \rightarrow v$, (los objetos del multiconjunto v). Estos indicadores son: *here*, *in*, *out*, indican que el objeto que se crea después de la reacción, debe permanecer en la misma membrana si el indicador es *here*, entrar en una membrana hija si el indicador es *in* o salir a la membrana padre si la indicación es *out*. Usualmente el indicador *here* no se especifica. Y si una membrana tiene más de una membrana hija cuando aparece el indicador *in* se especifica la membrana a la que ha de entrar, en caso contrario se elige aleatoriamente una de las membranas. Si no tuviera ninguna membrana hija entonces una regla con el indicador *in* no se aplicaría.

Una regla con el indicador in_i puede notarse mediante corchetes como $u[]_i \rightarrow [v]_i$ y una regla con el indicador *out* como $[u] \rightarrow v[]_i$, siendo $u, v \in \Gamma^*$.

En la Figura 3.4 se muestra un ejemplo de aplicación, la regla $r_1 \equiv ab^2 \rightarrow d_{here}b_{in_3}^2c_{out}^3$ se aplica en la membrana etiquetada por 1, transformando un objeto a y 2 objetos b en un objeto d dentro de la membrana 1, introduciendo 2 objetos b en la membrana interior etiquetada por 3 y enviando a la membrana piel 3 objetos c . Esta regla puede notarse mediante el simbolismo de los corchetes como $r_1 \equiv [ab^2]_1 \rightarrow c^3[d [b^2]_3]_1$

- *Reglas de disolución*: inspiradas en las reacciones químicas que en el intercambio de moléculas entre compartimentos rompen la

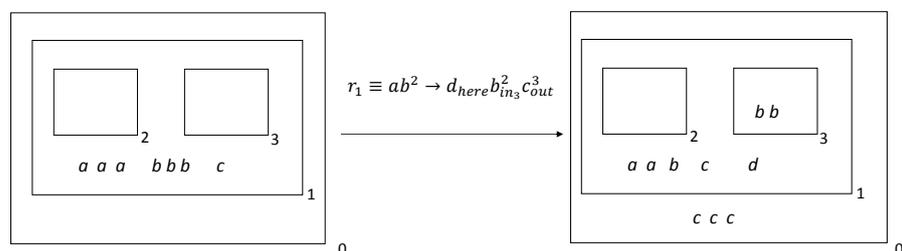


Figura 3.4: Ejemplo de aplicación de una regla de comunicación.

membrana. Son reglas que se notan $[u]_i \rightarrow v$, mediante la aplicación de esta regla cuando en la membrana i se encuentra el multiconjunto de objetos de Γ , u , entonces se crea el multiconjunto v y se disuelve la membrana i . De modo que los objetos y las membranas que contenía la membrana i pasan a la membrana padre y las reglas que tenía asociada esta membrana dejan de estar operativas.

La única membrana que no puede disolverse es la membrana piel. En la Figura 3.5 se muestra como queda afectada la estructura de membranas cuando se disuelve una membrana.

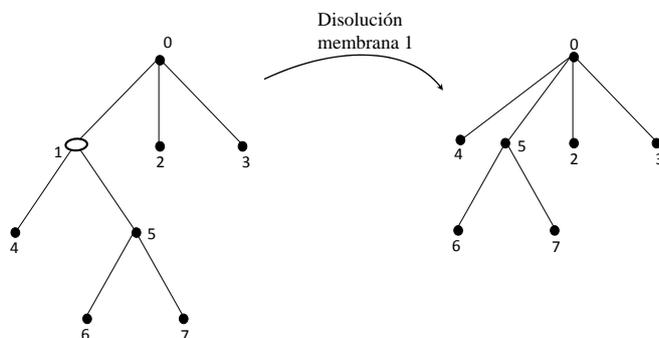


Figura 3.5: Estructura de membranas después de la disolución de una membrana.

- *Reglas de división*: inspirada en la mitosis celular, que consiste en la división de una célula en dos células idénticas a la original. En los sistemas P este tipo de regla divide una membrana en dos membranas que contienen la misma estructura de membranas, se replica el contenido de la membrana dividida en las dos nuevas membranas. La membrana piel es la única que no puede dividirse.

- * *Regla de división de membranas no elementales*: si la membrana que se divide no es una membrana elemental, la regla de división puede expresarse como

$$[[]_{h_1} []_{h_2}]_{h_0} \rightarrow [[]_{h_1}]_{h_0} [[]_{h_2}]_{h_0}$$

si la membrana etiquetado con h_0 contiene otras membranas no especificadas en la regla, entonces estas membranas se replican en las dos nuevas membranas.

- * *Regla de división de membranas no elementales con cargas eléctricas*: si la membrana que se divide no es elemental pero la estructura de membranas permite cargas eléctricas se puede generalizar la regla anterior, mediante una regla cuya aplicación produce que las membranas con polarizaciones distintas se separan en dos nuevas membranas:

$$[[]_{h_1}^{\alpha_1} \cdots []_{h_k}^{\alpha_1} []_{h_{k+1}}^{\alpha_2} \cdots []_{h_n}^{\alpha_2}]_{h_0}^{\alpha_0} \rightarrow [[]_{h_1}^{\alpha_3} \cdots []_{h_k}^{\alpha_3}]_{h_0}^{\alpha_5} [[]_{h_{k+1}}^{\alpha_4} \cdots []_{h_n}^{\alpha_4}]_{h_0}^{\alpha_6}$$

con $k \geq 1$, $n > k$ y $\alpha_0, \alpha_3, \dots, \alpha_6 \in \{0, +, -\}$, $\{\alpha_1, \alpha_2\} = \{+, -\}$; Si la membrana etiquetada con h_0 contiene otras membranas no especificadas en la regla, entonces estas otras membranas deberán tener carga neutra para poder aplicarse esta regla. Este tipo de reglas es posible aplicarlas únicamente si una membrana contiene membranas hijas con cargas contrarias, + y -.

- * *Regla de división de membranas elementales*: si la membrana que se divide es elemental, la regla de división suele usarse con membranas que permiten cargas eléctricas del modo siguiente:

$$[a]_i^{\alpha_1} \rightarrow [b]_i^{\alpha_2} [c]_i^{\alpha_3}$$

con $1 \leq i \leq q$, $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3 \in \{0, +, -\}$, $a, b, c \in \Gamma$. Una membrana se divide en dos membranas con el mismo nivel, pero pudiendo tener polaridades distintas, y transformando al mismo tiempo algún objeto.

De las reglas que se acaban de describir se ha de destacar que si el número de objetos de la cadena que pertenece a la parte izquierda de la regla es 2 o superior, se denominan reglas con *cooperación*, por el contrario si la parte izquierda de la regla evoluciona mediante un único objeto entonces se denominan reglas *sin cooperación*.

Basándose en las encimas existentes en la célula que inhiben la función de algunas moléculas presentes en la célula, en los sistemas P se puede definir una *relación de prioridad*, que consiste en una relación de orden parcial estricto sobre las reglas de reescritura. Si en un instante es posible aplicar más de una regla sujetas a una relación de prioridad, entonces se aplicará aquella que tenga una prioridad más alta. De modo que para la aplicación de las reglas asociadas a una membrana cualquiera se empieza comprobando la posibilidad de aplicar las distintas reglas, según su orden decreciente de prioridad. Una regla puede aplicarse únicamente cuando las reglas con prioridades más altas no puedan aplicarse y los objetos necesarios para evolucionar dicha regla se encuentran presentes en la membrana.

Para conocer como evoluciona un sistema P es necesario definir la noción de *configuración* como una tupla formada por la estructura de membranas y los multiconjuntos que especifican los objetos incluidos en cada una de las regiones del sistema. Se denomina *configuración inicial* del sistema la tupla que contiene los multiconjuntos de objetos que inicialmente se encuentran en cada una de las regiones.

Dada la configuración inicial del sistema, mediante la aplicación de las reglas de manera *paralela*, *maximal* y *no determinista* se obtiene una secuencia de configuraciones consecutivas. Todos los pasos de una configuración a otra tienen lugar de acuerdo a un reloj global que marca las unidades de tiempo para todas las regiones.

Más formalmente, dadas dos configuraciones, C y C' , de un sistema P , C' se obtiene de C en un paso de *transición* ($C \Rightarrow C'$), si C' es el resultado de aplicar a C las reglas asociadas a las membranas que aparecen en su estructura de membranas del siguiente modo:

- Todas las posibles reglas aplicables en una configuración se aplican en *paralelo*, de forma simultánea; es decir, todos los objetos que pueden evolucionar mediante las reglas aplicables en un instante deben evolucionar.
- Se aplican en forma *no determinista*, si en un instante en una región se pueden aplicar más de una regla se elige aleatoriamente la regla a aplicar y las copias de los objetos que deben evolucionar. Por tanto una configuración del sistema puede tener más de una configuración siguiente ya que puede existir más de un multiconjunto de reglas aplicables.
- El paralelismo no se lleva a cabo en las regiones de forma aislada, ya que el sistema P está sincronizado, de modo que en cada paso evolu-

cionan a la vez todas las regiones del sistema P. Las reglas se aplican en todas las membranas al mismo tiempo y de forma *maximal*, después de la aplicación de las reglas ninguna membrana debe contener objetos sin evolucionar que puedan activar alguna de las reglas asociadas a la membrana.

Una *computación* del sistema, C , es una sucesión finita o infinita de configuraciones $C_0 \Rightarrow C_1 \Rightarrow \dots \Rightarrow C_r$ con $r \geq 0$, tal que:

- C_0 es la configuración del sistema.
- Para cada $i \geq 0$, C_{i+1} se obtiene de C_i mediante un paso de transición.

Una computación C es de *parada* si existe $r \in \mathbb{N}$ tal que en la configuración C_r , llamada final, no hay reglas que se puedan aplicar.

A continuación se describe un ejemplo para ilustrarlo. Sea el caso de la Figura 3.4 y sean dos posibles reglas más a aplicar en la membrana 1 $r_2 \equiv ac \rightarrow d_{in_2}$ y $r_3 \equiv c \rightarrow a_{out}^2$, como se muestra en la Figura 3.6. En la configuración inicial la membrana 1 contiene un objeto c con multiplicidad 1, únicamente se va a poder aplicar una de las dos reglas que lo contienen, r_2 o r_3 , la regla que se aplica se elige de manera *no determinista* dando lugar a dos posibles configuraciones. En cualquier caso la regla r_1 tiene suficientes objetos para evolucionar, debido al *paralelismo maximal* se aplica esta regla en le mismo paso de computación.

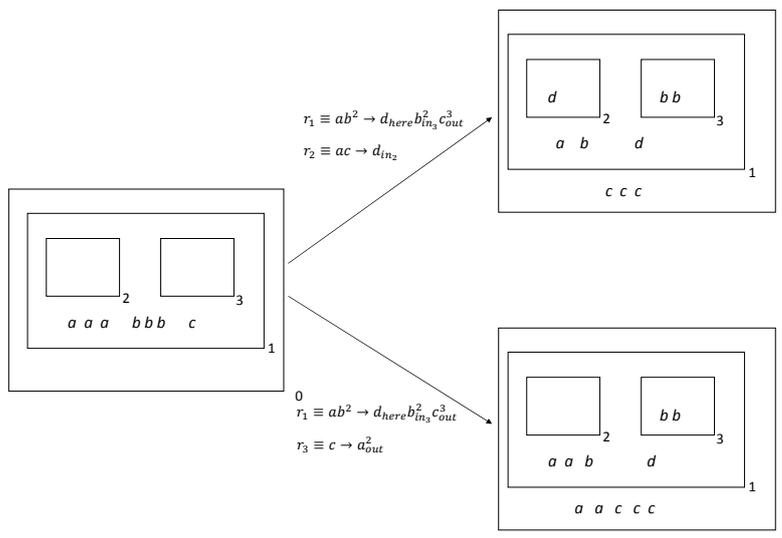


Figura 3.6: Ejemplo de aplicación de un conjunto de reglas.

3.3. Variantes de los Sistemas P

En la actualidad existen muchas variantes de los sistemas P. En esta sección se va a describir de un modo informal la sintaxis de los que van a ser utilizados directa o indirectamente para desarrollar el trabajo del modelado de ecosistemas.

3.3.1. Sistemas P de Transición

Los *sistemas P de transición* constituyen el modelo básico de computación celular con membranas. Fueron los primeros que definió Gh. Păun, en 1998 [34].

Un *Sistema P de transición* de grado $q \geq 1$ es un tupla

$$\Pi = (\Gamma, \mu, \mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_q, (R_1, \rho_1), \dots, (R_q, \rho_q), i_0)$$

donde:

- Γ es un alfabeto finito, cuyos elementos se denominan objetos.
- μ es una estructura de membranas de grado q . Las membranas de μ están etiquetadas biyectivamente, habitualmente, con los números naturales entre 1 y q .
- Para cada i tal que $1 \leq i \leq q$, \mathcal{M}_i es un multiconjunto finito sobre Γ asociado a la membrana i -ésima del sistema. Este multiconjunto corresponde al *multiconjunto inicial* de objetos de la membrana i -ésima del sistema.
- Para cada i tal que $1 \leq i \leq q$, R_i es un conjunto finito de reglas de reescritura asociado a la membrana i del sistema. El tipo de reglas que se pueden aplicar en este tipo de sistemas son las de *evolución*, las de *comunicación* y las de *disolución*. Permitiendo la *cooperación* en todas ellas.
- Para cada i tal que $1 \leq i \leq q$, ρ_i es un orden parcial estricto sobre R_i , que establece una relación de prioridad entre las reglas del conjunto R_i .
- i_0 es un número natural entre 1 y q que representa la membrana de salida del sistema P.

A la tupla $(\mu, \mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_q)$ se le denomina *configuración inicial* del sistema P de transición Π . Generalizando, una *configuración* de Π es una tupla $(\mu', \mathcal{M}_{i_1}, \dots, \mathcal{M}_{i_t})$ tal que:

- μ' es la estructura de membranas que se obtiene de μ eliminando las membranas distintas de las etiquetadas por i_1, \dots, i_t .
- $\mathcal{M}_{i_1}, \dots, \mathcal{M}_{i_t}$ son multiconjuntos finitos sobre Γ .
- $\{i_1, \dots, i_t\} \subseteq \{1, \dots, q\}$, y debe contener la etiqueta asociada a la membrana piel.

Con el tiempo los *sistemas P de transición* han ido evolucionando para incorporar nuevas modificaciones de carácter científico, ya sea biológico, matemático o informático, dando lugar a algunos de los sistemas que se describen en las siguientes secciones.

3.3.2. Sistemas P con Membranas Activas

Los *sistemas P con Membranas Activas* son una variante muy relevante introducida en el año 2000 por Gh. Păun, [36], para atacar los problemas NP completos. Hasta ese momento en todas las variantes que existían, el número de membranas, a lo largo de las computaciones, siempre era el mismo o a lo sumo decrecían como resultado de la aplicación de reglas de disolución. En el trabajo presentado por Gh. Păun, [36], para que el número de membranas pueda crecer durante la computación se utiliza la división de membranas, del mismo modo que ocurre biológicamente en la célula.

Las características principales de este tipo de sistemas son:

- Las membranas pueden tener carga eléctrica.
- El conjunto de las reglas que pueden ser aplicables en este sistema son las de *evolución*, las de *comunicación*, las de *disolución* y las de *división*.
- Excepto en las reglas de evolución, no está permitido la cooperación entre objetos. Un objeto evoluciona a una cadena de objetos.

A continuación se muestra de un modo informal la semántica de los *sistemas P con membranas activas*, es decir los principios a partir de los cuales se aplican las reglas.

1. No se usan prioridades.
2. Todas las reglas se aplican en paralelo, de forma maximal y no determinista.

3. Si una membrana se disuelve todos los multiconjuntos de objetos pertenecientes a ésta pasan a formar parte de su membrana padre, y las reglas de la membrana disuelta ya no pueden ser aplicadas; debido a que las reglas van asociadas a las membranas.
4. Puede darse la situación que en una computación una membrana se vea afectada por reglas de evolución y reglas de división. En este caso se introduce dentro de las membranas obtenidas de la división los objetos que han evolucionado mediante la regla de evolución, es decir se considera como si primero se aplicaran las reglas de evolución y los objetos evolucionados se encontraran en la membrana antes de dividirse y después se aplicara la regla división de membranas. En cualquier caso este proceso se considera simplemente como un paso de computación.
5. Las reglas asociadas con la etiqueta i se usan para todas las membranas con esta etiqueta. En una computación se pueden aplicar distintas reglas a diferentes membranas con la misma etiqueta, pero una membrana solo puede estar involucrada en una regla de comunicación, de disolución o de división.
6. La membrana piel no se puede disolver y no se puede dividir. Del mismo modo que cualquier otra membrana la piel puede tener carga eléctrica.

3.3.3. Sistemas P probabilísticos

Una aproximación de los *sistemas P probabilísticos* fue introducida por A. Obtulowicz en [32], donde se hace una descripción muy general sin entrar al detalle en cuanto a la descripción formal de estos sistemas.

La idea de relacionar el concepto de probabilidad con los sistemas P surge del *no determinismo* que presentan, si en una configuración del sistema existe algún objeto que puede evolucionar según distintas reglas, entonces se escoge aleatoriamente alguna de ellas para ser aplicada. Esta aleatoriedad en las reglas se puede pensar como la asignación de la misma probabilidad a cada una de las posibles reglas aplicables. Podría pensarse que las reglas que no se pueden aplicar en esa configuración tienen probabilidad cero.

A partir de aquí se extendió el concepto de *sistema P probabilístico* en los que se asocian a las reglas de una región de un sistema P una probabilidad, esta es una idea bastante natural que corresponde en la realidad a las reacciones que existen dentro de la célula en las que algunas son más probables que otras.

Existen otros autores que han introducido sistemas P probabilísticos desde distintos puntos de vista. Así por ejemplo M. Madhu en [27] asigna las

probabilidades a pares de reglas, de modo que describe la posibilidad de aplicar en una misma región una regla r_i después de haberse aplicado la regla r_j en la configuración anterior. Existen autores como por ejemplo Nishida en [31] que han utilizado las probabilidades para diseñar programas informáticos que simulan sistemas P. En estos sistemas se llaman *probabilidades* a las constantes asociadas a las reglas que corresponden a números entre 0 y 1, pero no forman necesariamente un espacio probabilístico, es decir la suma de las probabilidades que tienen asociadas las reglas no es 1.

3.3.4. Sistemas P Multientornos

Del mismo modo que ocurre con las células, los distintos sistemas P pueden comunicarse entre ellos formando un sistema más complejo. En esta sección se detalla la definición que Pérez-Jiménez y Romero-Campero introducen en el trabajo sobre el Quorum Sensing [39] utilizando *sistemas P multientornos*.

Un *multientorno* es una colección de membranas, llamadas *entornos*, comunicadas entre sí. Formalmente se considera un multientorno como un grafo $G = (V, S)$, cuyos vértices V son las membranas que representan los entornos y la conexión existente entre ellas viene dada por el conjunto de aristas S del grafo.

En este sistema P se añade un nuevo tipo de reglas que pueden ser aplicadas en los entornos:

- (a) $[u]_l - []_{l'} \rightarrow []_l - [u]_{l'}$ (*movimiento de objetos entre entornos conectados*). Este tipo de reglas mueve un multiconjunto u que se encuentra en el entorno l a un entorno conectado con el l' .
- (b) $[[]_{l''}]_l - []_{l'} \rightarrow []_l - [[]_{l''}]_{l'}$ (*movimiento de sistemas P entre entornos*). En este tipo de reglas una membrana etiquetada por l'' y todo su contenido, objetos y membranas, que pertenece a un entorno l pasa al entorno conectado l' .

En el trabajo sobre el Quorum Sensing [39] se distribuyen aleatoriamente copias del mismo sistema P en distintos entornos del multientorno. La definición formal que se da de un Sistema P Multientorno es

$$ME = (\Sigma, H, G, E_1, \dots, E_m, R_1, \dots, R_m, \Pi, k)$$

donde

- Σ es el alfabeto finito de objetos que pueden encontrarse en los entornos;

- H es un conjunto finito de etiquetas para los entornos;
- $G = (V, S)$ es el grafo cuyos nodos $V = \{1, \dots, m\}$ representan los entornos etiquetados con elementos de H , y cuyas aristas S muestran la conectividad entre entornos;
- $E_j = (\omega_j, l_j)$ con $1 \leq j \leq m$ es la configuración inicial del entorno j con $l_j \in H$ y $\omega_j \in \Sigma^*$ un multiconjunto finito de objetos;
- R_j es el conjunto de reglas asociadas a los entornos;
- $\Pi = (\Gamma, \mu, \mathcal{M}_1, \dots, \mathcal{M}_q, (R_1, \rho_1), \dots, (R_1, \rho_1), i_0)$ es un sistema P.
- $k \in \mathbb{N}$ es el número de copias del sistema P, Π , que se distribuyen aleatoriamente en los distintos entornos en su configuración inicial.

Capítulo 4

Extensión de un sistema P multientorno probabilístico funcional con membranas activas para el modelado de ecosistemas

El ciclo biológico de los seres vivos que forman un ecosistema incluye unos procesos básicos como son la alimentación, el crecimiento, la reproducción y la muerte, que son comunes a todas las especies y se producen cíclicamente a lo largo del tiempo. La evolución de los animales suele depender del entorno, del clima, de la orografía del terreno ... Además la dinámica natural del ecosistema puede verse modificada a causa de las actuaciones humanas. Por lo tanto un modelo para el estudio de la dinámica de un ecosistema debe tener en cuenta estos aspectos.

Las variantes de sistemas P existentes no permiten por si solas el modelado de los ecosistemas, por lo tanto resulta necesario definir una nueva semántica que recoja algunos de los ingredientes de los sistemas P existentes de modo que sea suficiente para el modelado deseado.

La nueva semántica debe cumplir una serie de requisitos como son:

- Las reglas de reescritura deben permitir la cooperación entre objetos para poder captar la interacción entre especies o con el medio que las envuelve.
- Debe ser un sistema probabilístico, dado que la aleatoriedad inherente en los ecosistemas proporciona que gran parte de los parámetros que intervienen en la dinámica de los ecosistemas sean probabilidades.

- Debe contemplar la posibilidad de introducir cargas en las membranas, para capturar toda la evolución del ecosistema sin complicar demasiado el modelo, de este modo el número de membranas necesarias para definir el ecosistemas será menor.
- Debe permitir trabajar con multientornos en aquellos casos en que el ecosistema pueda dividirse en zonas, de modo que cada una de estas zonas puede tener características de entorno distinto, debido a que el clima o la orografía del terreno sean distintos.

La semántica que se define en los siguientes apartados fue introducida en el trabajo [12].

En la Sección 4.1 se define los conceptos básicos necesarios para poder definir la nueva semántica que permitirá modelar cualquier tipo de ecosistemas. En esta primera sección se define una primera aproximación a la semántica sin utilizar la posibilidad de entornos. Para finalizar el capítulo en la Sección 4.2 se define la nueva semántica ampliada mediante multientornos.

4.1. Extensión de un sistema P probabilístico funcional con membranas activas

El nuevo tipo de sistema P que se va a definir tendrá una estructura o *esqueleto* que formará la base del modelo del ecosistema.

Un *esqueleto de una extensión de un Sistema P con membranas activas* de grado $q \geq 1$ es una tupla $\Pi = (\Gamma, \mu, R)$ donde:

- Γ es el alfabeto de trabajo;
- μ es una estructura de membranas formada por q membranas etiquetadas por $0, 1, \dots, q - 1$. La membrana piel está etiquetada por 0. Las membranas tienen asociadas cargas eléctricas sobre el conjunto $\{0, +, -\}$;
- R es un conjunto finito de reglas de evolución de tipo

$$r : u[v]_i^\alpha \rightarrow u'[v']_i^{\alpha'}$$

donde $u, v, u', v' \in \mathcal{M}(\Gamma)$, $i \in \{0, 1, \dots, q-1\}$, y $\alpha, \alpha' \in \{0, +, -\}$;

Un esqueleto de una extensión de un sistema P con membranas activas de grado $q \geq 1$, $\Pi = (\Gamma, \mu, R)$, se puede entender como un conjunto jerarquizado de membranas polarizadas con estructura μ y etiquetadas por $0, 1, \dots, q - 1$. Todas las membranas de μ inicialmente tienen carga neutra y tienen asociadas un conjunto R de reglas de evolución que pueden modificar su polarización.

La siguiente definición corresponde a una nueva semántica que permitirá el modelado de un ecosistema sin la utilización de multientornos.

Una *extensión de un sistema P probabilístico funcional con membranas activas* de grado $q \geq 1$ tomando T unidades de tiempo, es una tupla

$$\Pi = (\Gamma, \mu, R, T, \{f_r : r \in R\}, \mathcal{M}_0, \dots, \mathcal{M}_{q-1})$$

donde:

- (Γ, μ, R) esqueleto de una extensión de un sistema P con membranas activas de grado q .
- T es un número natural, $T \geq 1$;
- $f_r, r \in R$, es una función computable tal que $\text{dom}(f_r) \subseteq \{1, \dots, T\}$, y $\text{rango}(f_r) \subseteq [0, 1]$ verificando:
 - Si r_1, \dots, r_z son reglas de R cuya parte izquierda es la misma, es decir $u[v]_i^\alpha$, entonces $\sum_{j=1}^z f_{r_j}(a) = 1$, para $a, 1 \leq a \leq T$.
- $\mathcal{M}_0, \dots, \mathcal{M}_{q-1}$ son cadenas sobre Γ , que describen los multiconjuntos de objetos iniciales de las q regiones de μ .

Una extensión de un sistema P probabilístico funcional con membranas activas de grado $q \geq 1$ tomando T unidades de tiempo,

$$\Pi = (\Gamma, \mu, R, T, \{f_r : r \in R\}, \mathcal{M}_0, \dots, \mathcal{M}_{q-1}),$$

se puede pensar como un conjunto jerarquizado de membranas con estructura μ etiquetadas por $0, 1, \dots, q - 1$. Siendo T un número natural que representa el tiempo de simulación del sistema. Para cada $r \in R$ y $a, 1 \leq a \leq T$, $f_r(a)$ representa una constante probabilística asociada a la regla r en el momento a . De una manera genérica se denota una regla de escritura como

$$r : u[v]_i^\alpha \xrightarrow{f_r(a)} u'[v']_i^{\alpha'}$$

En el caso que $f_r(a) = 1$ la regla se denotará por $r : u[v]_i^\alpha \rightarrow u'[v']_i^{\alpha'}$

La q -tupla de multiconjuntos de objetos presentes en cualquier momento en las q regiones del sistema constituyen la *configuración* del sistema en ese momento. La q -tupla $(\mathcal{M}_0, \dots, \mathcal{M}_{q-1})$ es la configuración inicial del sistema Π .

El sistema P pasa de una configuración a la siguiente mediante la aplicación de las reglas de R del siguiente modo:

- Una regla $u[v]_i^\alpha \rightarrow u'[v']_i^{\alpha'}$ es aplicable en la membrana etiquetada por i y con carga eléctrica α , si el multiconjunto u está contenido en la membrana padre de i , y el multiconjunto v está contenido en la membrana etiquetada por i con carga eléctrica α . Cuando la regla se ha aplicado, el multiconjunto u (respectivamente v) contenido en la membrana padre de i (respectivamente en la membrana i) se elimina de esta membrana, y el multiconjunto u' (respectivamente v') se produce en la membrana, cambiando la carga a α' .
- Las reglas se aplican mediante un *paralelismo maximal consistente*; es decir, para cada $i \in \{0, 1, \dots, q-1\}$, $\alpha, \alpha' \in \{0, +, -\}$ todas las reglas que son aplicables del tipo $u[v]_i^\alpha \rightarrow u'[v']_i^{\alpha'}$, para u, v, u', v' multiconjuntos de Γ , se deben aplicar simultáneamente de forma paralela y maximal.
- Para cada $u, v \in M(\Gamma)$, $i \in \{0, \dots, q-1\}$ y $\alpha \in \{0, +, -\}$, si r_1, \dots, r_z son las reglas que se pueden aplicar cuya parte izquierda es $u[v]_i^\alpha$ en un momento a , entonces solamente una de las reglas se aplicará de acuerdo con probabilidad correspondiente $f_{r_1}(a), \dots, f_{r_z}(a)$, esto es, si las reglas compiten por k bloques de objetos, es decir en la membrana i hay v^k y en la membrana padre hay u^k , entonces estos objetos se distribuyen de acuerdo con las probabilidades asociadas a las reglas.

4.2. Extensión de un sistema P multientorno probabilístico funcional con membranas activas

La nueva semántica que se define se basa en los conceptos definidos en la sección anterior y en las propiedades de los sistemas P con multientornos. Cada uno de los entornos que se definen contiene una *extensión de un sistema P probabilístico funcional con membranas activas*. Para permitir el movimiento de animales entre entornos se añade un alfabeto de entorno y conjuntos de reglas de comunicación entre ellos.

Una extensión de un sistema P multientorno probabilístico funcional con membranas activas de grado (q, m) con $q \geq 1$, $m \geq 1$ tomando T unidades de tiempo, $T \geq 1$; es una tupla

$$(\Gamma, \Sigma, G, R_E, \Pi, \{f_{r,j} : r \in R_{\Pi}, 1 \leq j \leq m\}, \{\mathcal{M}_{ij} : 0 \leq i \leq q-1, 1 \leq j \leq m\})$$

donde:

- Γ es el alfabeto de trabajo y $\Sigma \subsetneq \Gamma$ es un alfabeto que representa los objetos que se pueden encontrar en el entorno;
- $G = (V, S)$ es un grafo dirigido tal que $(e, e) \in S$, para cada $e \in V$. Siendo $V = \{e_1, \dots, e_m\}$ cuyos elementos se llaman entornos;
- R_E es un conjunto finito de reglas de comunicación del tipo

$$(x)_{e_j} \xrightarrow{p(x,j,j')} (y)_{e_{j'}}$$

donde $x, y \in \Sigma$, $(e_j, e_{j'}) \in S$, $1 \leq j, j' \leq m$ y $p(x,j,j')(a)$ es una función computable cuyo dominio es $1 \leq a \leq T$ y su rango está contenido en $[0, 1]$. Estas reglas verifican que para cada e_j , si $\{e_{j_1}, \dots, e_{j_z}\}$ es el conjunto de los nodos alcanzables desde e_j , entonces $\sum_{i=1}^z p(x,j,j_i)(a) = 1$, para cada $x \in \Sigma$ y $1 \leq a \leq T$;

- $\Pi = (\Gamma, \mu, R_{\Pi})$ es un esqueleto de una extensión de un sistema P con membranas activas de grado q .
- Para cada $r \in R_{\Pi}$ y cada j , $1 \leq j \leq m$, $f_{r,j}$ es una función computable cuyo dominio es $\{1, 2, \dots, T\}$ y su rango está contenido en $[0, 1]$;
- $\Pi_j = (\Gamma, \mu, R_{\Pi}, T, \{f_{r,j} : r \in R_{\Pi}\}, \mathcal{M}_{0j}, \dots, \mathcal{M}_{q-1,j})$, $1 \leq j \leq m$, una extensión de un sistema P probabilístico funcional con membranas activas de grado $q \geq 1$ tomando T unidades de tiempo. Se denota por R_{Π_j} el conjunto R_{Π} donde cada regla $r \in R_{\Pi}$ tiene asociada la función probabilística $f_{r,j}$.

Una extensión de un sistema P multientorno probabilístico funcional con membranas activas de grado (q, m) tomando T unidades de tiempo:

$$(\Gamma, \Sigma, G, R_E, \Pi, \{f_{r,j} : r \in R_{\Pi}, 1 \leq j \leq m\}, \{\mathcal{M}_{ij} : 0 \leq i \leq q-1, 1 \leq j \leq m\})$$

se puede pensar como un conjunto de m entornos e_1, \dots, e_m unidos entre ellos mediante los arcos del grafo dirigido G , como se representa en la Figura 4.1.

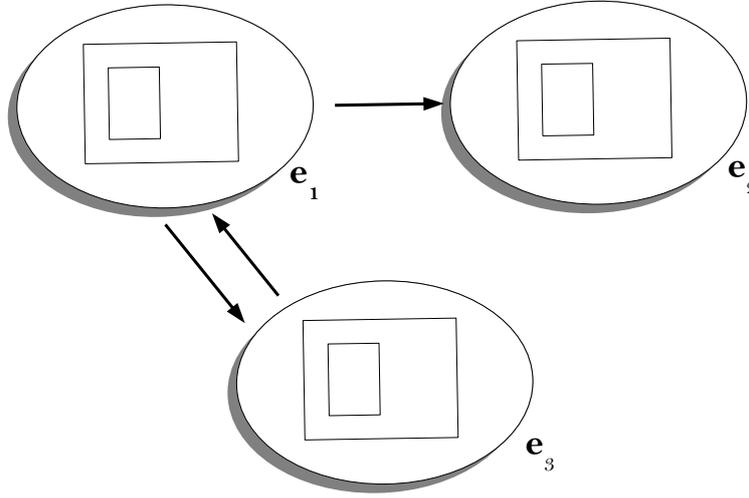


Figura 4.1: Extensión de un sistema P multientorno.

Cada entorno e_j contiene un sistema P probabilístico ampliado funcional con membranas activas de grado q , Π_j , cada uno de ellos con el mismo esqueleto, Π , con $\mathcal{M}_{0j}, \dots, \mathcal{M}_{q-1,j}$ los multiconjuntos iniciales.

Cuando se aplica una regla de comunicación entre entornos

$$(x)_{e_j} \xrightarrow{p(x,j,j')} (y)_{e_{j'}}$$

el objeto x pasa de e_j a $e_{j'}$ transformándose en el objeto y . En cualquier momento a , $1 \leq a \leq T$, en el que se encuentre un objeto x en el entorno e_j , se aplicará una regla de acuerdo con la probabilidad dada por $p(x,j,j')(a)$, esto es, si $\{e_{j_1}, \dots, e_{j_z}\}$ es el conjunto de nodos accesibles desde e_j , y k es el número de objetos x en el entorno e_j , entonces los objetos se distribuyen entre los entornos $\{e_{j_1}, \dots, e_{j_z}\}$ de acuerdo con las probabilidades $p(x,j,j_1)(a), \dots, p(x,j,j_z)(a)$.

Se asume que existe un reloj global, que marca el tiempo para el sistema conjunto (para todos los compartimentos del sistema), esto es, todas las membranas y la aplicación de todas las reglas están sincronizadas.

La $(m + mq)$ -tupla

$$(E_1, M_{01}, \dots, M_{q-1,1}, E_2, M_{02}, \dots, M_{q-1,2}, \dots, E_m, M_{0m}, \dots, M_{q-1,m})$$

de multiconjuntos de objetos presentes en cualquier momento en los m entornos y en cada una de las regiones del sistema P localizadas en el respectivo

entorno constituyen una *configuración* del sistema en ese momento. La configuración inicial del sistema es

$$(\emptyset, \mathcal{M}_{01}, \dots, \mathcal{M}_{q-1,1}, \emptyset, \mathcal{M}_{02}, \dots, \mathcal{M}_{q-1,2}, \dots, \emptyset, \mathcal{M}_{0m}, \dots, \mathcal{M}_{q-1,m})$$

El sistema P pasa de una configuración a otra aplicando las reglas de $R = R_E \cup \bigcup_{j=1}^m R_{\Pi_j}$ como sigue: en cada paso de transición, las reglas a aplicarse se seleccionan de acuerdo a las probabilidades que tienen asignadas, todas las reglas aplicables se aplican simultáneamente y todos los objetos de la parte izquierda de las reglas son consumidos, como de costumbre.

Se ha de destacar que una extensión de un sistema P probabilístico funcional con membranas activas de grado $q \geq 1$, es un caso particular de una extensión de un sistema P multientorno probabilístico funcional con membranas activas de grado $(q, 1)$.

Parte III

Casos de estudio

Capítulo 5

Modelado de las aves rapaces en el Pirineo catalán mediante sistemas P

Como pasa en muchos otros lugares del mundo la actividad humana ha puesto en peligro la biodiversidad animal de Cataluña. Debido a la acción del hombre se han extinguido algunas especies, como por ejemplo el lobo o el oso, y se han puesto en peligro otras como por ejemplo el quebrantahuesos, una ave rapaz que durante el siglo pasado sufrió un retroceso muy significativo en el territorio.

Actualmente mediante el esfuerzo colectivo de organizaciones no gubernamentales y de distintas administraciones públicas se están poniendo los medios para intentar paliar los efectos negativos que la acción humana ha dejado en la zona, se ha conseguido reintroducir el oso; el lobo empieza a establecerse en el territorio catalán y se están llevando a cabo medidas para salvar de su desaparición al quebrantahuesos.

En este capítulo se modela el ecosistema terrestre catalán donde se localiza actualmente el quebrantahuesos. Esta zona está situada en el nordeste de la Península Ibérica, entre el Pirineo y Prepirineo catalán. Comprende las comarcas: Vall d'Aran, Pallars Sobirà, Pallars Jussà, Alta Ribagorça, Cerdanya, Ripollés, Alt Urgell, Berguedà, Solsonés y Noguera.

Para hallar una buena modelización del ecosistema en la Sección 5.2 se diseña un modelo que reproduce las características más destacadas del ecosistema mediante la nueva semántica introducida en el capítulo 4. Una vez comprobado que el marco de modelado definido es adecuado para el modelado del ecosistema, entonces en la sección 5.3 se amplía las características del ecosistema a modelar así como las especies de animales que interactúan con el quebrantahuesos.

A continuación en la siguiente sección se describe brevemente el ecosistema que se desea modelar.

5.1. Ecosistema a modelizar

El quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) es el buitre más raro y escaso que se puede encontrar en Cataluña. Es una ave que habita en zonas montañosas con acantilados y cuevas donde construirse los nidos. Es una de las mayores aves rapaces que existen en Europa, puede alcanzar los 3 metros de envergadura y un peso que oscila entre los 5 y 7 kg. Entre ambos sexos no existen diferencias significativas, pero sí que existen diferencias entre el plumaje de los animales jóvenes y el de los adultos. En la fase juvenil la cabeza y el cuerpo son de un color marrón que se va transformando hasta que a los seis años adquiere el plumaje adulto, con el dorso y las alas negras que contrastan con el llamativo color anaranjado de la cabeza y el vientre. Esta coloración es adquirida al pigmentar el plumaje con baños de barro, sin los cuales sus plumas permanecerían blancas, tal y como sucede en los ejemplares que se mantienen en cautividad. Sus ojos están rodeados por un característico anillo de color rojo intenso sobre un antifaz negro que se prolonga hasta el pico, del cual le cuelga una barba. Presenta una gran abertura bucal que le permite tragar huesos. Está especializado en alimentarse de los huesos de los cadáveres, una vez que otras especies han aprovechado las partes blandas del animal muerto. Mayoritariamente su dieta está formada por restos óseos de ungulados salvajes y ungulados domésticos. Los huesos largos y las extremidades articuladas le suponen grandes dificultades para ser tragadas enteras, por lo que suele transportarlas hasta zonas de difícil acceso, con suelo rocoso, llamadas rompederos, donde los arroja desde cierta altura con el fin de romperlos para facilitar su ingestión. Forman parejas estables y sedentarias, aunque alguna vez se encuentran tríos. Los animales jóvenes cuando dejan de depender de los padres abandonan el nido para recorrer otros territorios sin establecerse en ninguno concreto, pasando a formar parte de lo que se conoce como población flotante, pasado un tiempo buscan un territorio adecuado para formar el nido y estabilizarse. De forma general, su área de distribución se concentra en zonas con escasa presencia humana y sin infraestructuras derivadas del establecimiento de núcleos de población. Selecciona grandes sistemas montañosos con presencia de ganadería ovina y caprina en régimen extensivo, generalmente acompañados de poblaciones de ungulados salvajes.

En el mundo se considera una especie rara y en regresión; en toda Europa

está catalogada como *en peligro de extinción*. Se distribuye a lo largo de regiones montañosas de Europa, Asia y África, con un mayor número de individuos en África y en la zona del Himalaya. Originalmente la especie estaba ampliamente distribuida en las montañas europeas, sin embargo la acción del hombre ha provocado su desaparición en los últimos siglos, ver Figura 5.1. Durante el siglo XX se produjo una regresión muy acentuada que llevó a la extinción en zonas como Alpes, Balcanes, Cárpatos, Chipre, Sicilia y Cerdeña. En la actualidad, en toda Europa tan sólo se mantienen algunas poblaciones pequeñas y aisladas en los Pirineos (España-Francia), Creta (Grecia) y Córcega (Francia), siendo la población de Pirineos, la única considerada como viable, actualmente hay contabilizadas 150 parejas en toda Europa.

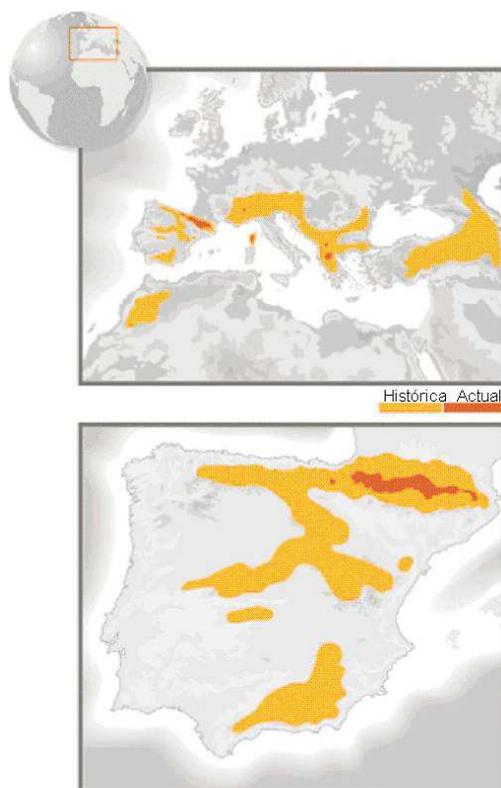


Figura 5.1: Distribución histórica (naranja claro) y actual (naranja oscuro) del quebrantahuesos. [50].

En la Península Ibérica el quebrantahuesos fue una especie ampliamente distribuida, a finales del siglo XIX era posible avistarlo en todas nuestras cadenas montañosas. A lo largo del pasado siglo XX la especie se extinguió de los principales macizos montañosos ibéricos (Cordillera Cantábrica, Sistema

Ibérico, Sistema Central, Sierra Morena, y Sistemas Bético y Penibético), siguiendo la tendencia general de la población europea. Actualmente la última población se restringe al área pirenaica y prepirenaica (Navarra, Aragón, Cataluña y Francia), en el año 2004 se contabilizaban 130 territorios reproductores. Fuera de los Pirineos, existe un sólo núcleo de población situado en los montes vascos, formado por unos pocos individuos territoriales que todavía no han llegado a reproducirse con éxito.

En Cataluña, a principios del siglo XX, la especie desapareció de los Puertos de Tortosa y sufrió una gran regresión en los Pirineos. A principio de los años 80 la población era solo de 5 o 6 parejas, en ese momento se empieza el proceso de recuperación que ha conseguido llegar a tener, en el año 2008, 38 parejas. En la Figura 5.2 se muestra las zonas donde puede encontrarse actualmente el quebrantahuesos.

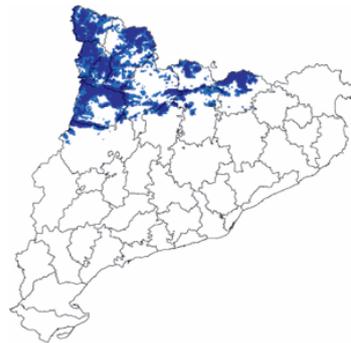


Figura 5.2: Mapa de abundancia del quebrantahuesos en Cataluña [51].

Alguna de las principales razones que llevaron a la especie al borde de la extinción fueron debidas a factores humanos. Las causas más significativas fueron debidas a la caza ilegal de la especie, la muerte por impacto en tendidos eléctricos y al uso de cebos envenenados que comían los ungulados que luego servían de alimento al quebrantahuesos. Las molestias que ocasionaba el hombre por las acciones que realizaba y la transformación que sufrió el hábitat de la especie llegó a producir una baja tasa de natalidad que no permitía una buena colonización del quebrantahuesos en los Pirineos.

Para mejorar la situación del quebrantahuesos en Cataluña se están llevando a cabo distintos proyectos de conservación para intentar minimizar los efectos negativos que repercuten en la especie y así conseguir la recolonización de sus antiguas áreas de distribución. A finales de los años 80, debido a la grave situación que presentaba la especie se realiza el *Plan coordinado de Actuaciones para la Conservación del Quebrantahuesos en los Pirineos*

(1989). Posteriormente se aprobó el *Plan de Recuperación del quebrantahuesos a Cataluña*, (Decreto 282/1994, de 29 de septiembre), donde se articulan todas las medidas de protección de la especie encaminadas a conseguir la recuperación de sus poblaciones. Un programa Life de la Unión Europea, permitió financiar algunas actuaciones de conservación y protección hasta el 1998. Algunas de las actuaciones que se han llevado a cabo durante este tiempo han sido por ejemplo el control y la regulación de actividades humanas que se pueden realizar en zonas donde habita el quebrantahuesos, como por ejemplo la escalada. Se está llevando a cabo una vigilancia de los nidos para poder estudiar la biología de la especie para conocer su problemática y poder reducir su mortalidad. Se ha ampliado el control de la caza ilegal y de la utilización de cebos envenenados, a pesar de ello en los últimos 2 o 3 años se han observado que existen animales adultos que mueren envenenados.

Actualmente surge un nuevo factor de riesgo que puede afectar a la recolonización de la especie. Este factor se debe a la normativa sanitaria que obliga a retirar el ganado muerto para así evitar posibles contagios de enfermedades a los animales salvajes. Con esta normativa se teme que la especie se encuentre con la falta de recursos tróficos, debido a que los quebrantahuesos aprovechaban el ganado que moría en la montaña. Para combatir esta situación se están instalando puntos de alimentación suplementaria, llamados *comederos*. Estos puntos de alimentación suplementaria han sido determinantes en el proceso de recuperación de esta población, han permitido elevar la supervivencia juvenil al proporcionar un alimento constante, predecible y seguro, al disminuir el riesgo de mortalidad por envenenamiento. A pesar de ello la mortalidad de los animales adultos es superior a la de los jóvenes, debido a que usualmente los animales adultos no se alimentan en los comederos y por tanto tienen más posibilidades de morir por envenenamiento.

En esta zona habitan otras especies de Buitres que comparten y compiten con el quebrantahuesos por el espacio y los recursos alimentarios existentes. Estas especies rapaces son el Buitre Egipcio o Alimoche (*Neophron percnopterus*) y el Buitre Leonado (*Gyps fulvus*). Se caracterizan por anidar en las zonas donde existen paredes rocosas y escarpadas dotadas de acantilados, cavidades y cuevas. En cuanto al aspecto físico el Buitre Leonado es el de mayor tamaño seguido del Quebrantahuesos y del Alimoche. El buitre Leonado no tiene plumas en la cabeza ni el el cuello, aunque presenta un plumón corto y poco espeso en la cabeza, posee un pico afilado y la lengua acanalada, lo que le permite extraer trozos de alimento del interior de los cadáveres pudiendo así alimentarse de las vísceras y músculos. El Alimoche suele ser uno de los últimos animales en probar las carroñas de las que se alimenta. Cuando otras especies mayores ya han acabado con casi toda la carne, el alimoche acude para engullir las pocas pieles y restos de carne que

quedan enganchados entre los huesos, también picotea los trozos pequeños que quedan esparcidos en torno a las carroñas. Presenta la cara desnuda de color amarillo-naranja, en la nuca y el cuello tiene plumas a modo de melena.

A pesar de la existencia de muchas especies que consumen carroña, los buitres son animales necrófagos, son los únicos animales vertebrados que se alimentan exclusivamente de cadáveres de otros animales, constituyen el último eslabón de la cadena alimentaria, por tanto, no compiten con ningún otro animal y son imprescindibles para la eliminación de los restos de animales muertos en la montaña, manteniendo así el equilibrio sanitario. El gran tamaño de los buitres, respecto a las otras especies que se alimentan de carroña, permite que sea una especie dominante. Su gran envergadura también les permite acceder a cadáveres de grandes ungulados, es decir mamíferos cuyas extremidades terminan en pezuñas. Son capaces de desgarrar la piel, músculos y tendones con el pico. Su presencia está estrechamente ligada a la existencia en la zona de ungulados salvajes y domésticos. En la zona Pirenaica, su dieta está basada mayoritariamente por los restos de los ungulados salvajes que mueren por culpa de los aludes, de la caza o por muerte natural. En el Prepirineo en cambio, basan su alimentación en los restos de animales domésticos, como pueden ser las ovejas, cabras, cerdos, caballos, que mueren por la montaña o que localizan en las proximidades de las granjas y pueblos.

Aparte de los buitres, entre la fauna salvaje existente en la zona a modelar se encuentran gran variedad de mamíferos, como pueden ser el rebeco, el ciervo, el corzo, el jabalí, el armiño, la marta, el lirón gris, la ardilla roja, el gamo, la cabra montesa, y unas 40 especies de pequeños mamíferos, algunas de ellas habituales de las zonas acuíferas, como la marmota o la nutria. En los Pirineos todavía se pueden encontrar caballos salvajes. En cuanto a las aves, existen ejemplares de muchas familias, destacando aparte de los carroñeros ya mencionados el águila real, seguida de los abejeros, milanos, halcones, cernícalos, búhos reales o el rarísimo mochuelo boreal. En el bosque se encuentra el urogallo, en claro peligro de extinción y muy afectado por el turismo masivo. Junto a él se encuentran unas 120 especies de pequeñas aves entre las que destacan el pito negro, pito real, la perdiz nival, pico dorsiblanco, torcecuello y treparriscos. En la alta montaña vive una de las más apreciadas especies pirenaicas, la perdiz blanca o lagópodo alpino.

Entre estos animales salvajes los que son básicos para la alimentación de los buitres son animales herbívoros como el Rebeco (*Rupicapra pyrenaica*), el Ciervo común o venado (*Cervus elaphus*), el Gamo (*Dama dama*) y el Corzo (*Capreolus capreolus*), y el Jabalí (*Sus scrofa*) que es un mamífero omnívoro [16], [26], [23]. La gran mayoría de estos ungulados se encuentran en las comarcas Pirenaicas, en cambio el Jabalí se puede encontrar en toda la zona de modelado. En cuanto a los animales domésticos los buitres pueden

alimentarse de caballos (*Equus caballus*), vacas (*Bos taurus*), ovejas (*Ovis aries*) y cabras (*Capra aegagrus*) que pastan por las montañas. Una parte los animales domésticos pertenecen a ganado trashumante, por tanto no pasan todo el año en la montaña, si no que solo pastan en los prados montañosos los meses de primavera y verano.

El Rebeco pertenece a la familia de los *bóvidos*, concretamente corresponde a un tipo de cabra salvaje. Mide alrededor de 120 cm de longitud y 80 cm de altura, un animal adulto en la zona de los Pirineos pesa entre 22 y 30 kg. Los machos son mayores que las hembras, tienen una cornamenta de mayor longitud y unos colores más oscuros. La cornamenta nace hacia arriba y se curva hacia atrás como un par de ganchos. El color del pelaje es pardo tirando a rojizo en verano y más oscuro en invierno, tiene un pelaje negro que va desde la boca a los ojos. Son animales que se mueven en pequeños grupos, acostumbran a ser grupos de machos o hembras con sus crías, no suelen mezclarse los machos con las hembras hasta la época de celo.

El ciervo común, el gamo y el corzo pertenecen a la familia de los *cérvidos*. El corzo es el de menor tamaño, alcanza como máximo los 75 cm de altura y su peso oscila entre los 15 y 30 kg. Le sigue en tamaño el gamo, cuya longitud oscila entre 120-150 cm y entre 30-60 kg, teniendo en cuenta que las hembras son las que tienen menor envergadura. Por último el ciervo común es el de mayor tamaño, con una longitud que puede oscilar entre 160-250 cm, pudiendo llegar a pesar alrededor de los 200 kg. Los *cérvidos* presentan dimorfismo sexual, es decir existen diferencias entre los machos y las hembras. Una de estas diferencias se encuentra en el tamaño, las hembras acostumbran a ser menores que los machos. Los machos de la familia de los *cérvidos* tienen cornamenta mientras que las hembras no tienen. Esta cornamenta la suelen mudar cada año, la del corzo es pequeña y de tres puntas, las astas del gamo están echadas hacia atrás y tienen forma de una palma ancha que termina en tres puntas, en el ciervo la cornamenta crece con la edad, puede llegar a medir más de un metro y tener más de 12 puntas.

El aspecto físico de los *cérvidos* acostumbra a variar según la época del año. El corzo tiene dos pelajes uno en invierno y otro en verano, durante el verano es de color leonado claro, en invierno su pelaje se torna más abundante y de color rojizo, tiene una mancha negra en el hocico que sirve de rasgo distintivo. Posee una cola de pequeño tamaño. Las crías poseen un pelaje rojizo salpicado de manchas blancas a lo largo del dorso. Muestra un comportamiento alimentario muy selectivo, consumiendo preferentemente materia vegetal de alto valor nutritivo con bajo contenido en fibra. Antiguamente en Cataluña, vivía en la mayor parte del territorio, pero en el año 1987 solo se encontraba en algunas zonas de los Pirineos. A partir de entonces se ha ido expandiendo, gracias a las reintroducciones llevadas a cabo por la

Generalitat.

El pelaje del gamo también varía según la época del año, el de verano es de un color pardo rojizo adornado con un característico moteado blanco, cuenta además con una línea clara en la parte inferior de cada costado, durante el invierno la coloración se torna más oscura y las manchas blancas desaparecen. Se alimenta casi exclusivamente de vegetación herbácea y en menor medida de hojas de árboles y arbustos y frutos otoñales. No son animales territoriales, los machos y las hembras viven casi todo el año separados.

El ciervo posee un pelaje en verano en el que predomina el color marrón uniforme, con la zona ventral de tono más claro y una cola corta de color marrón claro, en invierno este pelaje se torna gris oscuro. Los cervatillos tienen un pelaje característico con fondo marrón y manchas blancas. La alimentación incluye una amplia variedad de especies tanto herbáceas como arbustivas. El interés del hombre por esta especie se ha centrado en su valor como trofeo de caza, principalmente por las bellas cuernas de los machos.

Aunque hay poca información científica, parece claro que el ciervo compite por los recursos tróficos con otros ungulados con los que suele compartir hábitat, tales como el corzo y el gamo. La abundancia de ciervos parece desplazar al corzo, mientras que en el caso de abundancia de gamos es el ciervo el más afectado, lo que se manifiesta en ciervos con menores desarrollos corporales y menor cornamenta.

5.1.1. Constantes biológicas

Como ya se ha dicho al principio del capítulo, el objetivo de este capítulo consiste en conseguir un buen modelo que permita la gestión del ecosistema catalán centrado en el quebrantahuesos. Para ello se va a diseñar el modelo en dos fases, en la primera de ellas se van a modelar los procesos que se pueden considerar más básicos del ecosistema la alimentación, la reproducción y la mortalidad. En la segunda fase para mejorar las limitaciones que presenta la primera aproximación, a los procesos ya modelados, se va a añadir la capacidad de carga. Este proceso es necesario debido a que cualquier ecosistema puede soportar un número máximo de animales para cada una de las especies, de otro modo si alguna de las especies supera esta carga máxima el alimento no es suficiente para todos los individuos y entonces mueren animales por hambre, por enfermedades o por culpa de la competición entre ellos.

Para poder modelar correctamente cada uno de los procesos es necesario disponer, para cada una de las especies a modelar, la información biológica que definen estos procesos. Los valores de las constantes utilizadas se han obtenido experimental, [9], [16], [23], [25].

Los valores de estas constantes se muestran en la Tabla A.1 del Apéndice

A, donde el índice i representa el tipo de animal. En la Tabla 5.1 se muestra cada una de las especies asociadas con su índice i . Se ha de tener en cuenta que las constantes de las especies carroñeras se refieren a parejas, ya que los expertos trabajan con datos referidos a parejas de aves, en cambio las demás especies todos los valores se refieren a individuos.

| <i>Especie</i> | i |
|-----------------|----------|
| Quebrantahuesos | 1 |
| Rebeco | 2 |
| Ciervo hembra | 3 |
| Ciervo macho | 4 |
| Gamo | 5 |
| Corzo | 6 |
| Ovejas | 7 |

Tabla 5.1: Tipo de animal junto al subíndice que utilizará en el modelo.

Estas constantes se han agrupado en cuatro grupos, según el proceso en el que intervienen. A continuación se describe el significado de estas constantes para cada uno de los grupos.

- **Información general:**

Las constantes que se consideran en este grupo se denotan por la letra g . Dentro de este grupo es necesario disponer del tiempo que permanece una especie doméstica en la montaña durante el año. Existen animales domésticos trashumantes que suben a la montaña los meses de primavera y verano, mientras que otros pasan todo el año en la montaña, para obtener un buen modelado se debe tener en cuenta que la biomasa que dejan estas especies va a depender del tiempo que permanecen en el ecosistema. Esta constante se denota por $g_{i,2}$ y toma valores entre $(0, 1]$ indicando 1 aquellas especies que pasan todo el año en la montaña. Para cada una de las especies domésticas existen animales que son trashumantes y otros que no lo son, de modo que en el modelo de cada una de las especies domésticas se van considerar dos tipos distintos de animales según sean trashumantes o no.

En este grupo también se consideran las constantes que hacen referencia a las características físicas de los animales. Entre ellas está la edad a la que un animal puede considerarse adulto ($g_{i,3}$). Se refiere a la edad en que un animal joven ha sobrepasado la edad crítica en la que la mortalidad de los individuos es superior. También a partir de esta edad la cantidad de alimento que necesita un animal para su supervivencia

es muy parecida a la de los animales de mayor edad y su tamaño es muy parecido al de los mayores, por lo que se puede suponer que la biomasa que dejan en el ecosistema cuando mueren es la misma que la de los adultos. También se ha de tener en cuenta la edad a la que los animales empiezan a ser fértiles ($g_{i,4}$) y la edad a la que dejan de serlo ($g_{i,5}$). Por último se necesita conocer la esperanza de vida media que tienen los animales en el ecosistema ($g_{i,6}$). En el modelo se considera que cualquier animal que llega a esta edad fallece.

Este grupo de constantes también contiene las que hacen referencia al proceso del control de la densidad. Para ello es necesario disponer de la densidad máxima que puede soportar el ecosistema para cada una de las especies, es decir, el número máximo de individuos de cada especie que pueden sobrevivir en el espacio disponible ($g_{i,7}$). Si el ecosistema llega a una densidad de animales mayor al de la carga máxima, entonces los animales mueren y usualmente sobreviven una cantidad de animales que se denota por $g_{i,8}$.

- **Alimentación:**

En este grupo se encuentran las constantes que hacen permiten definir el proceso de alimentación. En este proceso es necesario conocer la cantidad de alimento que consumen los animales así como la biomasa que dejan cuando mueren y son aprovechadas por otras especies como alimento.

A partir del peso medio de los animales se obtiene la cantidad de biomasa en huesos y carne que dejan de media los animales al morir, se considera que un animal cuando muere el 20% de su peso corresponde a huesos. Es necesario distinguir la cantidad de huesos que deja un animal joven cuando muere ($f_{i,1}$) y de la que deja un animal adulto ($f_{i,2}$), así como la cantidad de carne que dejan los animales jóvenes ($f_{i,3}$) y los adultos ($f_{i,4}$) al morir.

La cantidad de alimento que necesita cada una de las especies anualmente viene determinada por las constantes $f_{i,5}$ que corresponde a la cantidad media anual de huesos que consume la especie i , $f_{i,6}$ la cantidad media anual de hierba que comen las especies herbívoras y $f_{i,7}$ la cantidad media anual de carne que comen las especies carnívoras.

En la Tabla A.1 del Apéndice A estas constantes están expresadas en quilos y multiplicadas por 2, para mejorar la discretización del alimento realizado en la modelización.

- **Mortalidad:**

En este grupo de constantes se encuentran las constantes que hacen referencia a la mortalidad de las especies. El porcentaje de animales jóvenes que mueren de cada una de las especies se denota por $m_{i,1}$, la constante $m_{i,2}$ se refiere al porcentaje de mortalidad de los animales que han superado la edad adulta. En el caso del ciervo macho se ha de tener en cuenta que la constante $m_{4,2}$ viene dada por la tasa de mortalidad natural más la que se tiene por caza de los animales adultos.

En las especies de animales domésticos es necesario disponer del porcentaje de animales jóvenes que se retiran del ecosistema para su comercialización ($m_{i,3}$) así como conocer las especies que se retiran del ecosistema cuando llegan a una cierta edad de aquellas especies que mueren en el ecosistema ($m_{i,4}$).

Los valores de las constantes de este grupo se utilizan en tanto por uno.

- **Reproducción:**

Para el proceso de reproducción es necesario disponer de la información que a continuación se detalla. Es necesario conocer el porcentaje de hembras presentes en la población ($k_{i,1}$), así como el porcentaje de hembras que están en edad fértil y que se reproducen ($k_{i,2}$). Y el número medio de descendientes que tienen por cada parto ($k_{i,3}$).

Otro factor a tener en cuenta es la población flotante que tienen alguna de las especies, como el quebrantahuesos. Estas especies tienen un crecimiento que no depende únicamente del nacimiento de nuevas crías, el crecimiento depende de los animales que se establecen en territorios distintos al que han nacido.

5.2. Modelado del quebrantahuesos

El contenido de este apartado fue objeto de una publicación el año 2009 [10].

El objetivo de este primer trabajo es conocer si el nuevo marco de modelado presentado en el capítulo 4 es adecuado para el estudio de la dinámica de los ecosistemas. Para ello se ha diseñado un primer modelo que no contempla todas las propiedades relevantes del ecosistema que se quiere llegar a modelar, pero sí las más básicas.

En este primer paso de la modelización el ecosistema incluye 7 tipos de animales. Que corresponden a las especies siguientes, entre paréntesis se muestra el nombre en inglés:

- Quebrantahuesos (Bearded Vulture): se consideran los animales con edades superiores a 8 años, dado que los animales más jóvenes no tienen establecido un territorio y se desplazan entre distintos territorios. Se conoce como población flotante.
- 4 ungulados salvajes: el rebeco (Pyrenean Chamois), el ciervo común (Red Deer), el gamo (Fallow Deer), el corzo (Roe Deer). El ciervo macho es apreciado por los cazadores, debido a su cornamenta, mientras que las hembras no. Este hecho provoca que el porcentaje de mortalidad dependa del sexo, para solucionarlo en el modelo se han separado la especie en dos tipos de animales. Por tanto corresponden a 5 tipos de animales salvajes.
- Un ungulado doméstico: la oveja (Sheep), en concreto en este primer trabajo solamente se consideran aquellas que permanecen todo el año en el ecosistema.

El quebrantahuesos se va a alimentar de los huesos que dejan los animales que mueren en el ecosistema. En cuanto a la cantidad de biomasa disponible para los herbívoros es ilimitada, es decir la producción de hierba en el ecosistema en este primer caso no se ha tenido en cuenta. Por tanto los datos y las reglas de la alimentación solo afectan al quebrantahuesos.

En la zona que comprende el ecosistema existen siete comederos, en los que se disponen de alimento suplementario para los quebrantahuesos. Estos comederos son aprovechados principalmente por los animales jóvenes que forman la población flotante, por ese motivo en este trabajo no se ha tenido en cuenta ni la aportación externa que supone estos comederos ni la población flotante de quebrantahuesos.

Los procesos que se modelan son: la alimentación (en este caso solo del quebrantahuesos), la reproducción y la mortalidad. La unidad de tiempo de referencia es un año, de modo que a todas las especies se les suministran en una configuración sus necesidades alimentarias anuales. La mortalidad natural o por caza anual también se efectúa en un paso.

5.2.1. Modelo del ecosistema

El modelo que se presentaba en este trabajo consiste en una *extensión de un sistema P probabilístico funcional con membranas activas de grado*

2. Que corresponde a un caso particular de *una extensión de un sistema P multientorno probabilístico funcional con membranas activas de grado (2,1)*, donde únicamente se usan dos cargas la positiva y la neutra.

$$\Pi = (\Gamma, \mu, R, T, \{f_r : r \in R\}, \mathcal{M}_1, \mathcal{M}_2)$$

donde

- $\Gamma = \{X_{ij}, Y_{ij}, Z_{ij} : 1 \leq i \leq 7, 0 \leq j \leq g_{i,6}\} \cup \{B, C\}$
 Contiene los objetos que representan las siete especies del ecosistema. Los símbolos X, Y y Z representan al mismo animal pero en diferentes estados de su evolución. El índice i , ($1 \leq i \leq 7$) se asocia a la especie y el índice j se asocia a la edad de cada animal. El alfabeto también contiene un objeto auxiliar B , que representa 0,5 kg de huesos, y un objeto C , que permite cambiar la polarización de la membrana etiquetada por 2 en un paso específico de la computación.
- $\mu = [[]_2]_1$ es la estructura de membranas que delimita dos regiones. A la hora de escribir las reglas se omite la polarización neutra.
 - En la región delimitada por la membrana piel, etiquetada por 1, se aplicarán las reglas de reproducción y mortalidad.
 - En la membrana interior, etiquetada por 2, se aplicarán las reglas de alimentación.
- Para cada regla r , existe una función f_r computable definida por $f_r(a) = k_r$, para cada $a = 1, 2, \dots, T$, siendo k_r un número real entre 0 y 1, asociado a r .
- \mathcal{M}_1 y \mathcal{M}_2 son cadenas de Γ que describen el multiconjunto de objetos iniciales que se encuentran en cada región.
 - $\mathcal{M}_1 = \{X_{ij}^{q_{ij}} : 1 \leq i \leq 7, 0 \leq j \leq g_{i,6}\}$. El objeto X codifica los animales del ecosistema, donde la multiplicidad q_{ij} indica el número de animales de la especie i cuya edad es j , que se encuentran inicialmente en el ecosistema;
 - $\mathcal{M}_2 = \{C, B^\alpha\}$. Siendo B^α la cantidad inicial de comida presente en el ecosistema con α definida del siguiente modo:

$$\alpha = \lceil \sum_{j=1}^{21} q_{1j} \cdot 1,10 \cdot 682920 \rceil$$

El valor α representa la contribución externa de comida que se le añade al quebrantahuesos en el primer año de estudio para que pueda sobrevivir. En los siguientes años la comida se obtiene en el modelo mediante la biomasa que dejan los animales de otras especies al morir. En la fórmula, q_{1j} representa el número de quebrantahuesos de edad j , es decir el valor $\sum_{j=1}^{21} q_{1j}$ corresponde al número total de quebrantahuesos que hay inicialmente en el ecosistema. La finalidad del factor constante 1.10 es garantizar que existe suficiente comida si la población llega a crecer hasta un 10 %. La población se estima que crece alrededor de un 4 %, pero este valor podría ser superior en cualquier momento. Entonces para no tener problemas de comida el primer año se toma un valor de crecimiento lo suficientemente alto para que no les falte comida a los animales (el 10 %). El valor constante 920 representa la cantidad de comida que necesitan cada año las parejas de quebrantahuesos para sobrevivir.

- El conjunto R de las reglas de evolución consiste en:

- *Reglas de reproducción.*

- * Para los animales machos que son adultos:

$$r_0 \equiv [X_{ij} \xrightarrow{(1-k_{i,1}) \cdot (1-k_{i,4})} Y_{ij}]_1, \quad 1 \leq i \leq 7, g_{i,4} \leq j \leq g_{i,6}.$$

- * Para las hembras en edad de reproducirse y que se reproducen. El caso de las hembras del ciervo ($i = 3$) se modelizan a parte, mientras que los machos no se reproducen ($i = 4$).

$$r_1 \equiv [X_{ij} \xrightarrow{k_{i,2} \cdot k_{i,1} \cdot (1-k_{i,4})} Y_{ij} Y_{i0}]_1, \quad 1 \leq i \leq 2, g_{i,4} \leq j < g_{i,5}.$$

$$r_2 \equiv [X_{ij} \xrightarrow{k_{i,2} \cdot k_{i,1} \cdot (1-k_{i,4})} Y_{ij} Y_{i0}]_1, \quad 5 \leq i \leq 7, g_{i,4} \leq j < g_{i,5}.$$

- * Para las hembras de ciervo que se reproducen, la mitad de las nuevas crías son machos y la otra mitad son hembras:

$$r_3 \equiv [X_{3j} \xrightarrow{0,5 \cdot k_{3,2}} Y_{3j} Y_{30}]_1^0, \quad g_{3,4} \leq j < g_{3,5}.$$

$$r_4 \equiv [X_{3j} \xrightarrow{0,5 \cdot k_{3,2}} Y_{3j} Y_{40}]_1^0, \quad g_{3,4} \leq j < g_{3,5}.$$

- * Para las hembras que se encuentran en la edad de reproducirse pero no se reproducen:

$$r_5 \equiv [X_{ij} \xrightarrow{(1-k_{i,2}) \cdot k_{i,1} \cdot (1-k_{i,4})} Y_{ij}]_1, \quad 1 \leq i \leq 7, g_{i,4} \leq j < g_{i,5}.$$

- * Para las hembras adultas que han sobrepasado la edad de reproducirse:

$$r_6 \equiv [X_{ij} \xrightarrow{k_{i,1} \cdot (1-k_{i,4})} Y_{ij}]_1, \quad 1 \leq i \leq 7, \quad g_{i,5} \leq j \leq g_{i,6}.$$

- * Para los animales jóvenes que aún no han llegado a la edad de reproducirse:

$$r_7 \equiv [X_{ij} \xrightarrow{1-k_{i,4}} Y_{ij}]_1, \quad 1 \leq i \leq 7, \quad 0 \leq j < g_{i,4}.$$

- o *Reglas de crecimiento* para aquella especie (caso del quebrantahuesos) que durante los primeros años de su vida se van desplazando por distintos territorios hasta que a la edad de reproducirse se establecen en un territorio de manera definitiva. Mediante estas reglas entran en el ecosistema los nuevos animales que en él se establecen.

$$r_8 \equiv [X_{ij} \xrightarrow{(k_{i,5}+m_{i,2}) \cdot k_{i,4}} Y_{ig_{i,4}} Y_{ij}]_1, \quad 1 \leq i \leq 7, \quad g_{i,4} \leq j < g_{i,6}.$$

$$r_9 \equiv [X_{ij} \xrightarrow{(1-k_{i,5}-m_{i,2}) \cdot k_{i,4}} Y_{ij}]_1, \quad 1 \leq i \leq 7, \quad g_{i,4} \leq j < g_{i,6}.$$

$$r_{10} \equiv [X_{ij} \xrightarrow{k_{i,5} \cdot k_{i,4}} Y_{ig_{i,4}} Y_{ij}]_1, \quad 1 \leq i \leq 7, \quad j = g_{i,6}.$$

$$r_{11} \equiv [X_{ij} \xrightarrow{(1-k_{i,5}) \cdot k_{i,4}} Y_{ij}]_1, \quad 1 \leq i \leq 7, \quad j = g_{i,6}.$$

- o *Reglas de mortalidad natural o por caza.*

- * Para los animales jóvenes que sobreviven:

$$r_{12} \equiv Y_{ij} []_2 \xrightarrow{1-m_{i,3}-m_{i,1}} [Z_{ij}]_2 : \quad 1 \leq i \leq 7, \quad 0 \leq j < g_{i,3}.$$

- * Para los animales jóvenes que mueren:

$$r_{13} \equiv Y_{ij} []_2 \xrightarrow{m_{i,1}} [B^{f_{i,1}}]_2 : \quad 1 \leq i \leq 7, \quad 0 \leq j < g_{i,3}.$$

- * Para los animales jóvenes que son retirados del ecosistema:

$$r_{14} \equiv [Y_{ij} \xrightarrow{m_{i,3}} \lambda]_1 : \quad 1 \leq i \leq 7, \quad 0 \leq j < g_{i,3}.$$

- * Para los animales en edad adulta que aún no han llegado al límite de la esperanza de vida de su especie y que sobreviven:

$$r_{15} \equiv Y_{ij} []_2 \xrightarrow{1-m_{i,2}} [Z_{ij}]_2 : \quad 1 \leq i \leq 7, \quad g_{i,3} \leq j < g_{i,6}.$$

- * Para los animales en edad adulta que aún no han llegado al límite de la esperanza de vida de su especie y que mueren:

$$r_{16} \equiv Y_{ij} []_2 \xrightarrow{m_{i,2}} [B^{k_{f_{i,3}}}]_2 : \quad 1 \leq i \leq 7, \quad g_{i,3} \leq j < g_{i,6}.$$

- * Para los animales que llegan a la edad media de supervivencia de su especie. El crecimiento de su población depende de la tasa de fertilidad (pasan toda su vida en el ecosistema) y mueren en el ecosistema:

$$r_{17} \equiv Y_{ij} []_2 \xrightarrow{(1-k_{i,4}) \cdot (m_{i,4} + (1-m_{i,4}) \cdot m_{i,2})} [B^{f_{i,3}}]_2 : 1 \leq i \leq 7, j = g_{i,6}.$$

- * Para los animales que llegan a la edad media de supervivencia de su especie. El crecimiento de la población depende de la tasa de fertilidad, es decir la especie no tiene población flotante, y se retiran del ecosistema:

$$r_{18} \equiv [Y_{ij} \xrightarrow{(1-k_{i,4}) \cdot (1-m_{i,4}) \cdot (1-m_{i,2})} \lambda]_1 : 1 \leq i \leq 7, j = g_{i,6}.$$

- * Para los animales que llegan a la edad media de supervivencia de su especie. El crecimiento de la población no depende de la tasa de fertilidad, es decir la especie no tiene población flotante. Cuando mueren siempre hay algún joven que se establece en el territorio en su lugar:

$$r_{19} \equiv Y_{ij} []_2 \xrightarrow{k_{i,4}} [Z_{ig_{i,4}}]_2 : 1 \leq i \leq 7, j = g_{i,6}.$$

- o *Regla de alimentación.*

$$r_{20} \equiv [Z_{ij} B^{f_{i,5}}]_2 \rightarrow X_{ij+1} []_2^+ : 1 \leq i \leq 7, 0 \leq j \leq g_{i,6}.$$

- o *Reglas de balance o actualización.* Mediante estas reglas se pretende hacer balance al final del año para poder empezar un nuevo ciclo. Para ello se elimina la comida que no servirá para el año siguiente, y se eliminan del ecosistema aquellos animales que no han comido suficiente durante el año.

- * Eliminación de los huesos que han sobrado y no se van a poder aprovechar para el siguiente año:

$$r_{21} \equiv [B]_2^+ \rightarrow []_2.$$

- * Animales adultos que mueren porque no han tenido suficiente comida:

$$r_{22} \equiv [Z_{ij}]_2^+ \rightarrow [B^{f_{i,2}}]_2 : 1 \leq i \leq 7, g_{i,3} \leq j \leq g_{i,6}$$

- * Animales jóvenes que mueren porque no han podido comer suficiente:

$$r_{23} \equiv [Z_{ij}]_2^+ \rightarrow [B^{f_{i,1}}]_2 : 1 \leq i \leq 7, j < g_{i,3}$$

- * En el caso que no hubiera muerto ningún animal por falta de comida ni hubieran sobrado huesos, sería necesario cambiar la carga de la membrana para poder volver a empezar un nuevo año.

$$r_{24} \equiv [C]_2^+ \rightarrow [C]_2.$$

Las reglas que se acaban de describir se han escrito de forma general para facilitar la introducción de otras especies con un comportamiento similar a las modeladas.

5.2.2. Módulos del sistema P

El sistema P que se ha diseñado está formado por cuatro tipos distintos de reglas, las de reproducción-crecimiento, las de mortalidad, las de alimentación y las de actualización. La modularidad que presentan los sistemas P permiten agrupar estas reglas en 3 módulos distintos formando un ciclo cerrado. Al finalizar la ejecución de estos módulos se obtiene la simulación de un año de vida en el ecosistema. De este modo para simular varios años del ecosistema se han de realizar tantas simulaciones del ciclo como años se quieren estudiar.

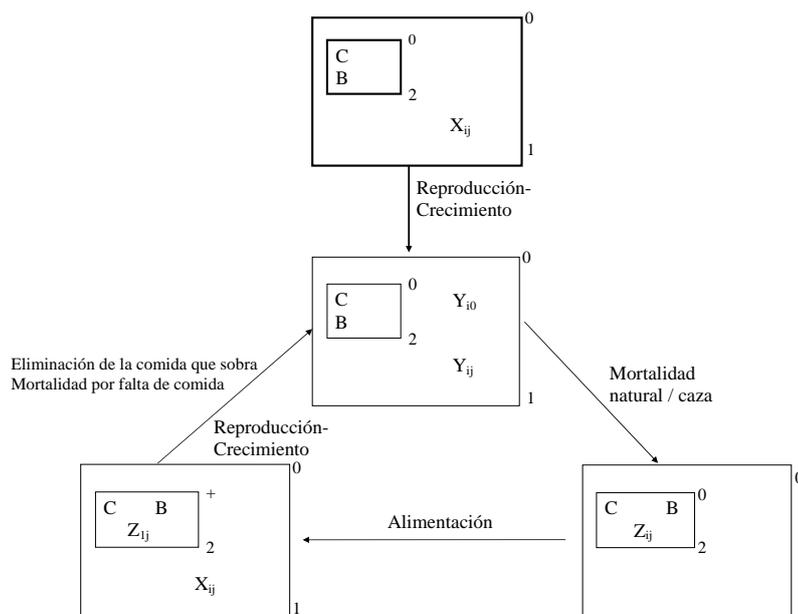


Figura 5.3: Estructura del Sistema P.

El esquema modular se muestra en la Figura 5.3. La configuración inicial del Sistema P se muestra con un contorno más grueso. En esta configuración los objetos X que codifican los animales se encuentran en la membrana piel, en la membrana interior se encuentran el objeto C y los objetos B que corresponden a la aportación inicial de huesos que se ha hecho al sistema. Las únicas reglas que se pueden aplicar en este momento son las que se refieren a las de reproducción y crecimiento. Una vez aplicadas estas reglas se entra en el

ciclo cerrado formado por los tres módulos correspondientes a tres configuraciones. Como se puede observar en la Figura 5.3 cuando se entra en el ciclo ya no vuelve a darse la configuración inicial. A continuación se detallan cada uno de los módulos.

- **Módulo de Reproducción-Crecimiento.** Para aplicar las reglas de este módulo es necesario tener en la membrana piel los objetos X_{ij} que representan los animales de las distintas especies. En esta configuración se aplican las reglas de la r_0 hasta la r_8 , mediante las cuales todos los objetos X_{ij} se han transformado en objetos Y_{ij} que continúan representando a los animales. La cantidad de animales que había queda aumentada al formarse objetos Y_{i0} que denotan los animales recién nacidos de las distintas especies y con objetos $Y_{ik_{i2}}$ que representan animales jóvenes que formaban parte de la población flotante y en este instante se establecen en el territorio.
- **Módulo de Mortalidad natural o por caza.** Al inicio de este módulo los objetos Y_{ij} se encuentran en la membrana piel, la membrana 2 tiene carga neutra y contiene los objetos C y B . Mediante la aplicación de las reglas de la r_9 hasta la r_{16} se llega a la siguiente configuración: los objetos que representan los animales que sobreviven se introducen en la membrana 2 transformándose en objetos Z_{ij} , los objetos que representan animales que son retirados del ecosistema desaparecen y los objetos que representan a los animales que mueren en el ecosistema se transforman en objetos B , la multiplicidad de los cuales representa la cantidad de huesos que dejan al morir y pueden ser aprovechados por el quebrantahuesos.
- **Módulo de Alimentación.** Al inicio de este proceso en la membrana piel no existe ningún objeto, la membrana 2 tiene carga neutra y contiene los objetos B , un objeto C y los objetos Z_{ij} que representan los animales. En esta configuración únicamente se puede aplicar la regla r_{17} de modo que si un objeto Z_{ij} encuentra una multiplicidad $k_{i,14}$ de objetos B entonces quiere decir que el correspondiente animal ha podido comer ese año, por tanto ese animal sobrevivirá y pasará al año siguiente, su edad aumenta en un año, el objeto $X_{i,j+1}$ sale a la membrana piel cambiando la carga de la membrana 2 a positiva. Hay que destacar que entre las especies que aquí se modelan todas toman valor 0 en la constante $k_{i,14}$, excepto el quebrantahuesos. Por lo tanto las especies distintas al quebrantahuesos no consumen ninguna cantidad de objetos B y por tanto siempre sobreviven.

Se ha querido definir esta regla de modo general por si en algún momento fuera necesario añadir alguna otra especie que también se alimente de huesos y así generalizar las reglas de este módulo para las futuras ampliaciones.

Al finalizar el ciclo, es decir al finalizar un año de simulación, es necesario eliminar los objetos sobrantes para volver a reiniciar un nuevo ciclo sin objetos que entorpezcan su ejecución. Por ese motivo es necesario añadir las reglas de *Actualización o balance*, de la regla r_{18} a la r_{21} . Estas reglas se aplican en el momento que la membrana 2 tiene carga positiva. En esta configuración la membrana 2 contiene un objeto C , y puede contener o no, según las distintas situaciones, objetos B y Z_{ij} . Mediante la regla r_{18} si existen objetos B se eliminan, ya que representan biomasa de huesos que han dejado los animales al morir y no se han aprovechado por los quebrantahuesos. Si existen objetos Z_{ij} en la membrana 2 con carga positiva, representa que son animales que no han tenido suficiente comida durante el año y mueren. Las reglas r_{19} y r_{20} transforman los objetos Z_{ij} en B , que codifican la cantidad de huesos que al morir estos animales pueden ser aprovechados por los quebrantahuesos. En el ecosistema que se modela los únicos animales a los que se les da de comer es a los quebrantahuesos, por tanto son los únicos que pueden morir por falta de comida.

Por último la regla r_{21} permite cambiar la carga de la membrana 2 en el caso que al empezar esta configuración la membrana 2 no tuviera objetos B ni objetos Z_{ij} .

Se ha de señalar que con el diseño que se ha realizado del modelo, las reglas de actualización se ejecutan en el mismo momento que se ejecutan las del módulo de reproducción. Debido a que al finalizar la ejecución del módulo de alimentación se han enviado en la membrana piel objetos X_{ij} que corresponden a los animales que han comido. Estos objetos en el momento que aparecen en la membrana piel permiten iniciar el módulo de Reproducción. Por lo tanto a partir del segundo año este módulo ejecutará también las reglas de actualización.

El modelo presentado se ha diseñado a partir de los módulos anteriormente descritos y en un orden arbitrario. La modularidad de los Sistema P permite, de una manera muy sencilla, ordenar los módulos según el orden que se crea conveniente.

Cada uno de los módulos tiene asociado el objeto de entrada que codifica a los animales, así el módulo de reproducción tiene asociado el objeto X , el de mortalidad tiene asociado el Y y el de alimentación el Z . La salida de cada uno de los módulos viene condicionada por el módulo que le sigue, de modo que el objeto de salida debe coincidir con el objeto de entrada del módulo

que le sigue. Por ejemplo en el módulo de mortalidad la entrada deben ser los objetos Y que codifican los individuos, una vez aplicadas las reglas de mortalidad los animales deben codificarse mediante Z si le sigue el módulo de alimentación o mediante objetos X si al módulo de mortalidad le sigue el módulo de reproducción-crecimiento. En la Figura 5.4 se muestra este esquema.

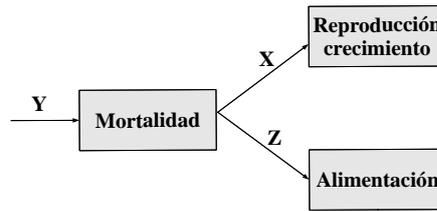


Figura 5.4: Módulos del Sistema P.

Por lo referente a las reglas que permiten realizar una actualización para empezar un nuevo año, siempre se deben aplicar al finalizar el año sea cual sea el orden de los módulos.

Esta modularidad permitirá en futuras ampliaciones ir introduciendo distintos módulos sin necesidad de cambiar los módulos existentes, de modo que por cada módulo que se añada se ha de añadir como mínimo un nuevo objeto para representar los animales.

5.2.3. Simulador

Para la validación del modelo presentado en la Sección 5.2 se ha diseñado un simulador escrito en lenguaje C++, que corre en un PC.

El simulador secuencía el paralelismo que presenta la computación celular, ya que de momento no existen técnicas informáticas que trabajen en paralelo.

Para realizar el simulador se ha asignado a cada animal un número. Cada uno de los animales se le asigna dos vectores que representan la edad y su especie a la que pertenecen, estos vectores se relacionan entre ellos mediante el número que se ha asignado a cada uno de los animales, de modo que las componentes i -ésimas de los dos vectores corresponden al mismo animal una representa la especie y la edad.

El Sistema P que se ha diseñado es probabilístico, con lo que los objetos evolucionan de forma estocástica; en el simulador esta aleatoriedad se consigue generando números aleatorios de una distribución uniforme entre 1 y 100, de modo que cada uno de los números generados se asigna a los animales. Los animales evolucionan según las probabilidades y el número aleatorio asignado. Por ejemplo, cuando la probabilidad de una regla es del 30 %, los

animales que tienen números asignados menores a 30 se ven afectados, y los que tienen asignados números mayores no.

El modelo está diseñado de modo que los animales evolucionan en función de su edad, por ello es necesario conocer la distribución de los animales del ecosistema en función de su edad. Pero esta distribución es difícil de conocer, normalmente los expertos conocen el número de animales por especie pero desconocen cuantos hay de cada edad. Lo que se ha hecho para ejecutar el simulador es encontrar una primera distribución de los animales por edades a partir del número de los animales que hay de cada una de las especies, de la tasa de mortalidad, del porcentaje de hembras en la población y de la tasa de reproducción.

El Input del programa son los parámetros de cada especie que se han considerado en el modelo y el número de animales de cada una de las especies repartidos por edades que habitan en el ecosistema en el momento inicial.

Otro dato de entrada al simulador, aparte de los años que se quiere modelar, es el número n de repeticiones que se desea realizar para cada año. El Output del simulador es la media de las n repeticiones del número de animales que existe para cada una de las especies repartidas por edades y para cada uno de los años simulados.

5.2.4. Resultados

El modelo diseñado presenta una discretización de un año en los procesos que se llevan a cabo en el ecosistema, por tanto es necesario verificar si la discretización afecta sobre la bondad del modelo.

Está estructurado en módulos, el orden de los cuales es preestablecido y no responde a ningún hecho biológico presente en el ecosistema. Por tanto para que el modelo sea correcto, se debe comprobar su robustez, ya que el orden de los módulos no debe influir en el resultado final. Una vez comprobada la robustez se podrá cambiar el orden de los módulos sin perjuicio alguno y en un futuro añadir otros sin necesidad de volver a diseñar el modelo.

Mediante el simulador se va a validar el modelo, es decir se comprobará que realmente mediante el modelo presentado se obtiene una representación del ecosistema a estudiar.

Para realizar las simulaciones que permitirán comprobar la robustez del modelo se van a utilizar los registros de censos de animales pertenecientes al año 2008. Y para la validación del modelo se utilizarán los registros de censos de animales pertenecientes a los años 1994 y 2008, en esta tabla se ha de destacar que los quebrantahuesos se cuentan por parejas, mientras que las otras especies se refiere a número de animales. Los datos de estos años

se muestran en la Tabla 5.2. El input del modelo es la cantidad de animales de cada una de las especies que pertenecen al ecosistema en función de las edades. Como la información que se dispone son los censos mostrados en la Tabla 5.2, el primer paso que se debe realizar es una distribución por edades de la población total de cada especie. Esta distribución se realiza en base a criterios biológicos, como son la esperanza de vida de la especie, el porcentaje de mortalidad, el porcentaje de reproducción, el porcentaje de hembras en la población y el número de descendientes. Los valores obtenidos al realizar esta distribución se muestran en las Tablas A.2 y A.3 del Apéndice A.

| <i>Especies</i> | 1994 | 2008 |
|---|-------------|-------------|
| Parejas de Quebrantahuesos (Bearded Vulture) | 20 | 37 |
| Rebeco (Pyrenean Chamois) | 9000 | 12000 |
| Ciervo (Red Deer) | 1000 | 5500 |
| Gamo (Fallow Deer) | 600 | 1500 |
| Corzo (Roe Deer) | 1000 | 10000 |
| Ovejas (Sheep) | 15000 | 200000 |

Tabla 5.2: Número de animales presentes en el Pirineo Catalán los años 1994–2008.

Robustez

En este apartado se va a comprobar si el modelo depende del orden de ejecución de los módulos, es decir si en el resultado final influye el orden en el que se ejecutan los módulos. Para ello se han estudiado todas las 6 posibles versiones del simulador obtenidas intercambiado el orden de los módulos.

Para conseguir estudiar la robustez se ha hecho correr en todos los casos los simuladores con los datos iniciales del año 2008. Se han ejecutado 10 veces cada uno durante un periodo de 20 años. De este modo el resultado final se ha obtenido haciendo las medias de los 10 resultados obtenidos por año.

Los resultados obtenidos mediante la aplicación de las 6 versiones del simulador son muy parecidos, a modo de ejemplo se adjunta la Figura 5.5 que muestra el resultado de las simulaciones en dos de los casos. La línea discontinua representa el resultado del simulador en el que el orden de

los módulos es reproducción-crecimiento, mortalidad natural y alimentación. Frente al resultado del simulador que ejecuta los módulos en el orden de mortalidad, alimentación y reproducción-crecimiento que se muestra en la figura mediante una línea continua. En todas las situaciones se observa resultados muy parecidos, por lo tanto se puede concluir que el modelo es robusto.

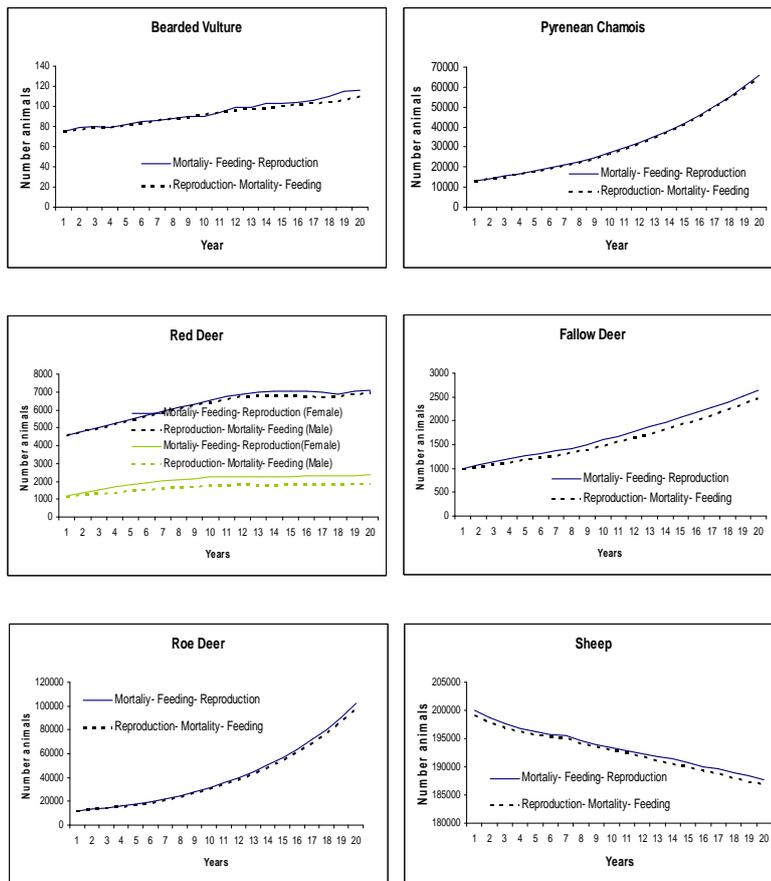


Figura 5.5: Robustez del modelo.

Validación Experimental

Una vez comprobado que el modelo es robusto, el siguiente paso es comprobar que el modelo que se ha definido mediante computación con membranas captura la dinámica del ecosistema a modelizar. Para realizar la validación se ha utilizado como input del simulador los censos obtenidos ex-

perimentalmente del año 1994. Con el simulador se simulan 14 años con 10 repeticiones por año. El resultado obtenido se comparará con los datos del censo que se tiene del año 2008.

En la Tabla B.1 del Apéndice B pueden observarse las medias del número de animales por edades, obtenidos mediante el simulador durante los 14 años. Se conoce que el rebeco en el año 2004 sufrió pesti-virus, que provocó un descenso drástico de la población que se redujo hasta 10000 individuos aproximadamente. Los resultados obtenidos para esta especie se muestran en la cuarta columna de la tabla.

En la Figura 5.6 se muestra las diferencias entre las medias de los animales obtenidas mediante la ejecución del simulador 10 veces y los datos experimentales pertenecientes al censo del 2008.

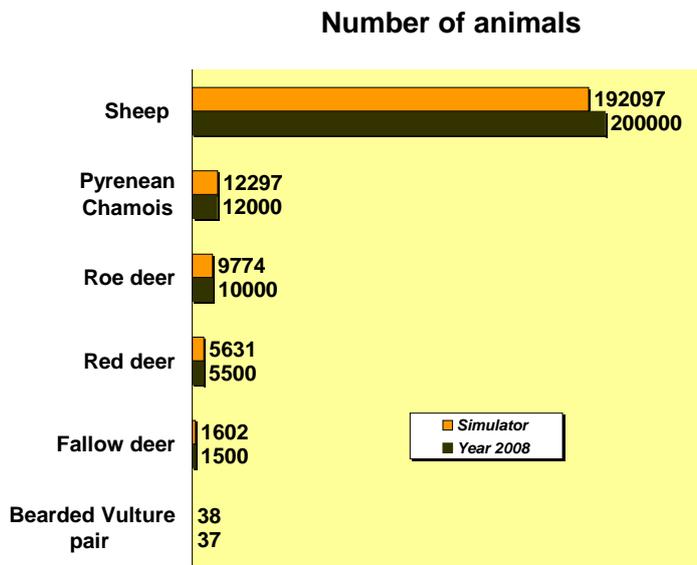


Figura 5.6: Media del número de animales obtenidos mediante el simulador comparados con los censos del 2008.

En la Figura 5.7 se muestra el coeficiente de variación, es decir el porcentaje de desviación respecto a la media, para cada año de la simulación. Se puede observar que la desviación crece a medida que se aleja del año inicial, como es lógico. Por lo tanto la incertidumbre de las predicciones se incrementa al alejarse del punto de partida. El coeficiente de variación no supera el 14 % en el caso del quebrantahuesos y del 5 % el resto de las especies. El

hecho que el coeficiente sea mayor en el quebrantahuesos es debido a que el número de parejas es menor, lo que presenta mayor variabilidad.

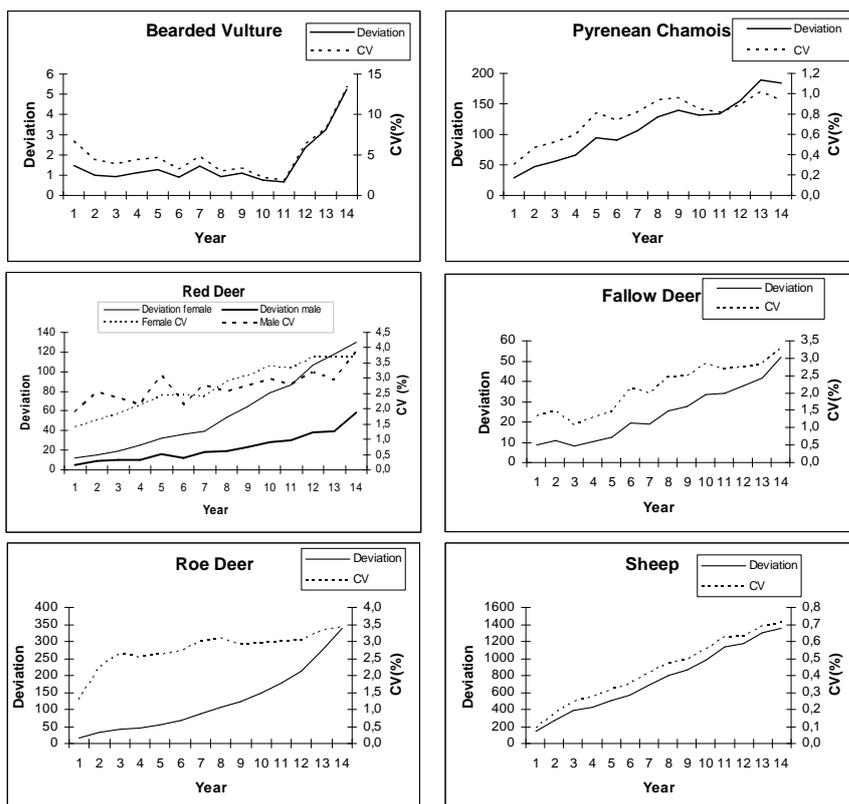


Figura 5.7: Desviación y Coeficiente de Variación.

Con estos resultados se puede concluir que las perspectivas de los sistemas P para el modelado de ecosistemas son muy esperanzadoras, si bien el modelo aquí presentado requiere la adición de nuevos ingredientes para poder llegar a ser una herramienta de gestión de ecosistemas.

Un factor importante que no se ha tenido en cuenta en este primer modelo es la capacidad de carga del ecosistema, tampoco se han introducido todas las especies que pueden influir en la densidad y el crecimiento de la población del quebrantahuesos. Este puede ser uno de los motivos por los que algunas de las especies, como son el rebeco, el corzo y el gamo, presentan un crecimiento exponencial con valores imposibles de encontrar en el ecosistema. Un aumento

exponencial de los ungulados que constituyen la base de la alimentación de los quebrantahuesos implica un crecimiento continuo en el número de parejas de quebrantahuesos que habitan en el ecosistema. Este aumento puede llegar a valores que por cuestión de espacio, no se pueden encontrar en el ecosistema.

Otro de los factores que se debe de tener en cuenta en próximos trabajos es la alimentación de todas las especies que se introduzcan en el modelado, ya que influye en la dinámica de los ecosistemas.

5.3. Modelado de los carroñeros

El contenido de esta sección fue objeto de la publicación [11] en el año 2010.

Tomando como base el modelo presentado en el Apartado 5.2, se va a diseñar un nuevo modelo con el fin de corregir las limitaciones que el anterior presentaba. La finalidad es obtener un modelo que se aproxime a la realidad con el fin que permita la gestión del ecosistema.

Se introducen otras especies rapaces que coexisten y compiten con el quebrantahuesos por el territorio y la comida. Estas especies carroñeras son el alimoche y el buitre leonado. Así como también se añaden otras especies que sirven de alimento a los carroñeros, en total el número de especies son 12:

- Aves rapaces: quebrantahuesos, alimoche y buitre leonado.
- Ungulados salvajes: ciervo, gamo, corzo, rebeco y el jabalí.
- Ungulados domésticos: las ovejas, las cabras, las vacas y los caballos.

Del mismo modo que ocurría en el modelo anterior el ciervo se considera como dos tipos distintos de animales, para poder tener en cuenta la mayor mortalidad que sufren los machos respecto de las hembras.

En cuanto a las especies domésticas se ha de tener en cuenta que existe parte de la población que son trashumantes y solo pasan una temporada en el ecosistema, ya que la cantidad de biomasa que dejan estos animales va a depender del tiempo que pasan en el ecosistema. Por tanto en el modelo se considera para cada especie de ungulado doméstico dos tipos distintos de animales, los que permanecen todo el año en la montaña y los los trashumantes.

Por tanto el modelo que se presenta en esta sección consta de 17 tipos distintos de animales, frente a los 7 que modelizaba el anterior.

Otra incorporación al modelo es la alimentación de todos animales. Para la alimentación de los ungulados se considera la producción de hierba anual en el ecosistema modelado. Para considerar la alimentación de las aves rapaces es necesario controlar la cantidad de huesos y carne que dejan los ungulados al morir y pueden ser aprovechados por otras especies. En este modelo se almacena cada año la biomasa total que deja cada una de las especies, esta biomasa es necesaria para que los ecólogos realicen una buena gestión del ecosistema, ya que les permite conocer que especies son las que aportan mayor cantidad de alimento a cada una de las especies. También se introducirá la

aportación de biomasa externa que se introduce mediante los comederos que hay en la zona, ya que son aprovechadas por las nuevas aves rapaces.

Otro de los factores añadidos es la capacidad de carga del ecosistema. En el modelo se considera la cantidad máxima de animales de cada una de las especies que puede soportar el ecosistema. Cuando alguna de las especies llega a esta carga máxima el ecosistema no dispone de suficiente espacio ni recursos tróficos para soportar todos los animales, entonces la población sufre un descenso.

5.3.1. Modelo del ecosistema

El modelo que se presenta en este trabajo consiste en una *extensión de un sistema P probabilístico funcional con membranas activas de grado 2*, donde únicamente se usan dos cargas la positiva y la neutra.

$$\Pi = (\Gamma, \mu, R, T, \{f_r : r \in R\}, \mathcal{M}_1, \mathcal{M}_2)$$

siendo

- $\Gamma = \{X_{ij}, Y_{ij}, V_{ij}, Z_{ij} : 1 \leq i \leq n, 0 \leq j \leq g_{i,6}\} \cup$
 $\{B, G, M, B', G', M', C, C'\} \cup \{h_s : 1 \leq s\} \cup$
 $\{H_i, H'_i, F_i, F'_i, T_i, a_i, b_{0i}, b_i, d_i, e_i : 1 \leq i \leq 17\}$

el alfabeto de trabajo.

Los símbolos X, Y, V y Z representan el mismo animal en diferentes estados. El índice i está asociado al tipo de animal, el índice j se asocia a su edad, siendo $g_{i,6}$ la esperanza de vida.

Existen objetos que representan la misma característica en diferentes configuraciones. Los objetos auxiliares B, B' representan 0.5 kg de huesos, M, M' representan 0.5 kg de carne y G, G' representan 1 kg de la hierba disponible para la alimentación de los animales en el ecosistema. Los objetos H_i, H'_i representan 0.5 kg de la biomasa de huesos, y los objetos F_i, F'_i representan 0.5 kg de la biomasa de carne dejada por la especie i .

El objeto C permite la creación de los objetos B', M' y G' que codifican huesos y carne añadidos artificialmente por los humanos en los comederos, así como la hierba generada por el ecosistema. Además, el objeto C evoluciona al objeto C' que a su vez vuelven a generar el objeto C para poder iniciar un nuevo ciclo.

T_i es un objeto que se utiliza para contar los animales existentes de la especie i . Si la especie sobrepasa la densidad máxima, los valores se

regulan. Los Objetos b_{0i} , b_i y e_i permiten controlar el número máximo de animales para cada especie en el ecosistema. En el momento que se lleva a cabo la regulación, los objetos a_i permiten eliminar el número de animales de la especie i que exceden la densidad máxima.

El objeto d_i se utiliza para controlar los animales domésticos que se eliminan del ecosistema para su comercialización.

El objeto h_s sirve para controlar el crecimiento de la población del quebrantahuesos en función del número de animales que existen en el ecosistema.

- $\mu = [[]_2]_1$ es la estructura de membranas. Se consideran dos regiones, la piel y la membrana interior.
 - La región delimitada por la membrana piel se utiliza para controlar las densidades de cada especie y eliminar los animales que sobrepasen la capacidad máxima del ecosistema.
 - En la membrana interior se aplican las reglas de reproducción, alimentación y mortalidad.
- Para cada regla r , existe una función f_r computable definida por $f_r(a) = k_r$, para cada $a = 1, 2, \dots, T$ siendo k_r un número real entre 0 y 1, asociado a r .
- \mathcal{M}_1 y \mathcal{M}_2 son cadenas sobre Γ , que describen el multiconjunto de objetos iniciales que se encuentran en las regiones de μ (codifican la población y la comida inicial);
 - $\mathcal{M}_1 = \{b_{0i}, X_{ij}^{q_{ij}}, h_t^{q_{ij}} : 1 \leq i \leq 17, 0 \leq j \leq g_{i,6}\}$, donde q_{ij} indica el número de animales de la especie i presente inicialmente en el ecosistema cuya edad es j .

Como ya se ha dicho al principio del capítulo el los individuos jóvenes del quebrantahuesos se consideran población flotante hasta que se establecen definitivamente en un territorio, por tanto el crecimiento de la población no depende del número de crías que nazcan cada año si no del número de individuos que se establecen en el ecosistema. Pero este crecimiento depende del número de animales que exista en la zona. Para tener controlado el crecimiento de esta especie en función del número de animales que permanecen en el ecosistema se utiliza el objeto h . Para conocer el crecimiento se ha realizado una regresión lineal con los datos de los

censo que se tienen entre los años 1979 y 2009 que se muestran en la Tabla 5.3. Esta regresión se muestra en la Figura 5.8 y resulta aproximadamente $y = 1,352x + 6$, siendo y el número de parejas de quebrantahuesos y x el número de años que han pasado. Para conocer el valor de t se usa la regresión y en función del número de parejas de quebrantahuesos que existen inicialmente en el ecosistema se conoce el año de la recta en el que se sitúa, resultando $t = \max\{1, \lceil \frac{\sum_{j=8}^{21} q_{1,j} - 6}{1,352} \rceil\}$.

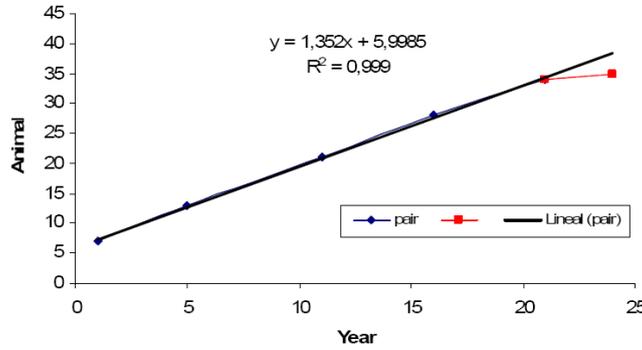


Figura 5.8: Regresión lineal entre número de parejas de quebrantahuesos (y) y los años (x).

- $\mathcal{M}_2 = \{C\}$

- El conjunto R de reglas de evolución consiste en:

- Inicio del ciclo.

- * Introducción de los recursos energéticos que se introducen en el ecosistema al principio de cada ciclo.

$$r_0 \equiv [C \rightarrow B'^{\alpha} M'^{\beta} G'^{\gamma} C']_2^0,$$

donde α y β representan el doble de quilos (ya que cada objeto B' , M' representan 0.5 kg) de huesos y carne que se introducen externamente en el ecosistema, y γ es la cantidad de hierba que produce el ecosistema.

- * Sincronización del proceso.

$$r_1 \equiv [b_{0,i} \rightarrow b_i]_1^0, \quad 1 \leq i \leq 17.$$

◦ *Reglas de variación de la población.*

Se consideran dos casos según sean especies que aumentan su población a causa de la llegada de individuos de otros ecosistemas y las especies que no reciben animales de otros ecosistemas.

* Caso 1. Especies que su población no aumenta a causa de la llegada de animales de otros ecosistemas ($k_{i,4} = 0$).

· Machos adultos:

$$r_2 \equiv [X_{ij} \xrightarrow{(1-k_{i,1}) \cdot (1-k_{i,4})} Y_{ij}]_{11}^0, \quad 1 \leq i \leq 17, \quad g_{i,4} \leq j < g_{i,5}.$$

· Hembras adultas que se reproducen:

$$r_3 \equiv [X_{ij} \xrightarrow{k_{i,2} \cdot k_{i,1} \cdot (1-k_{i,4})} Y_{ij} Y_{i0}^{k_{i,3}}]_{11}^0, \quad 1 \leq i \leq 4, \quad g_{i,4} \leq j < g_{i,5}.$$

$$r_4 \equiv [X_{ij} \xrightarrow{k_{i,2} \cdot k_{i,1} \cdot (1-k_{i,4})} Y_{ij} Y_{i0}^{k_{i,3}}]_{11}^0, \quad 7 \leq i \leq 17, \quad g_{i,4} \leq j < g_{i,5}.$$

· Hembras de ciervo que se reproducen. Se considera que la mitad de los nuevos individuos son machos y la otra mitad son hembras:

$$r_5 \equiv [X_{5j} \xrightarrow{0,5 \cdot k_{5,2}} Y_{5j} Y_{50}^{k_{5,3}}]_{11}^0, \quad g_{5,4} \leq j < g_{5,5}.$$

$$r_6 \equiv [X_{5j} \xrightarrow{0,5 \cdot k_{5,2}} Y_{5j} Y_{60}^{k_{5,3}}]_{11}^0, \quad g_{5,4} \leq j < g_{5,5}.$$

· Hembras adultas que no se reproducen:

$$r_7 \equiv [X_{ij} \xrightarrow{(1-k_{i,2}) \cdot k_{i,1} \cdot (1-k_{i,4})} Y_{ij}]_{11}^0, \quad 1 \leq i \leq 17, \quad g_{i,4} \leq j < g_{i,5}.$$

· Machos y hembras viejas que ya no se reproducen:

$$r_8 \equiv [X_{ij} \xrightarrow{1-k_{i,4}} Y_{ij}]_{11}^0, \quad 1 \leq i \leq 17, \quad g_{i,5} \leq j \leq g_{i,6}.$$

· Animales jóvenes que aún no están en edad de reproducirse:

$$r_9 \equiv [X_{ij} \xrightarrow{1-k_{i,4}} Y_{ij}]_{11}^0, \quad 1 \leq i \leq 17, \quad 1 \leq j < g_{i,4}.$$

* Caso 2. Especies que aumentan su población a causa de la llegada de animales, que se establecen en el ecosistema, provenientes de otros ecosistemas ($k_{i,4} = 1$).

$$r_{10} \equiv [X_{1j} h_s \xrightarrow{v_s} Y_{1(g_{i,4}-1)} Y_{1j} h_{s+1}^2]_{11}^0, \\ 1 \leq i \leq 17, \quad g_{i,4} \leq j \leq g_{i,6}, \quad t \leq s \leq D_1,$$

siendo $v_s = 1,352/(1,352s+6)$ y $D_1 = \min\{21, D+t-1\}$.

$$r_{11} \equiv [X_{1j}h_s \xrightarrow{0,01} Y_{1(g_{i,4}-1)}Y_{1j}h_{s+1}^2]_1^0,$$

$$1 \leq i \leq 17, g_{i,4} \leq j \leq g_{i,6}, D_3 \leq s \leq D_2,$$

donde $D_2 = \max\{21, D + t - 1\}$ y $D_3 = \max\{21, t\}$.

$$r_{12} \equiv [X_{1j}h_s \xrightarrow{1-v_s} Y_{1j}h_{s+1}]_1^0,$$

$$1 \leq i \leq 17, g_{i,4} \leq j \leq g_{i,6}, t \leq s \leq D_1.$$

$$r_{13} \equiv [X_{1j}h_s \xrightarrow{0,99} Y_{1j}h_{s+1}]_1^0,$$

$$1 \leq i \leq 17, g_{i,4} \leq j \leq g_{i,6}, D_3 \leq s \leq D_2.$$

o *Reglas de mortalidad.*

* Animales jóvenes que sobreviven:

$$r_{14} \equiv Y_{ij} []_2^0 \xrightarrow{1-m_{i,1}-m_{i,3}} [V_{ij}T_i]_2^+, 1 \leq i \leq 17, 0 \leq j < g_{i,3}.$$

* Animales jóvenes que mueren:

$$r_{15} \equiv Y_{ij} []_2^0 \xrightarrow{m_{i,1}} [H_i^{f_{i,1} \cdot g_{i,2}} F_i^{f_{i,2} \cdot g_{i,2}} B^{f_{i,1} \cdot g_{i,2}} M^{f_{i,2} \cdot g_{i,2}}]_2^+,$$

$$1 \leq i \leq 17, 0 \leq j < g_{i,3}.$$

* Animales jóvenes que se retiran del ecosistema:

$$r_{16} \equiv [Y_{ij} \xrightarrow{m_{i,3}} \lambda]_1^0, 1 \leq i \leq 17, 0 \leq j < g_{i,3}.$$

* Animales adultos que no tienen la edad máxima de supervivencia de la especie y sobreviven:

$$r_{17} \equiv Y_{ij} h_s^{k_{i,4}} []_2^0 \xrightarrow{1-m_{i,2}} [V_{ij}T_i h_s^{k_{i,4}}]_2^+,$$

$$1 \leq i \leq 17, g_{i,3} \leq j < g_{i,6}, t + 1 \leq s \leq D + t.$$

* Animales adultos que no tienen la edad máxima de supervivencia de la especie y mueren:

$$r_{18} \equiv Y_{ij} h_s^{k_{i,4}} []_2^0 \xrightarrow{m_{i,2}} [H_i^{f_{i,3} \cdot g_{i,2}} F_i^{f_{i,4} \cdot g_{i,2}} B^{f_{i,3} \cdot g_{i,2}} M^{f_{i,4} \cdot g_{i,2}} V_{i,g_{i,4}-1}^{k_{i,4}} h_s^{k_{i,4}} T_i^{k_{i,4}}]_2^+,$$

$$1 \leq i \leq 17, g_{i,3} \leq j < g_{i,6}, t + 1 \leq s \leq D + t.$$

* Animales adultos que llegan a la edad de la esperanza de vida de la especie y mueren en el ecosistema:

$$r_{19} \equiv Y_{ig_{i,6}} h_s^{k_{i,4}} []_2^0 \xrightarrow{c_{19}} [H_i^{f_{i,3} \cdot g_{i,2}} F_i^{f_{i,4} \cdot g_{i,2}} B^{f_{i,3} \cdot g_{i,2}} M^{f_{i,4} \cdot g_{i,2}} V_{i,g_{i,4}-1}^{k_{i,4}} h_s^{k_{i,4}} T_i^{k_{i,4}}]_2^+,$$

siendo $c_{19} = k_{i,4} + (1 - k_{i,4}) \cdot (m_{i,4} + (1 - m_{i,4}) \cdot m_{i,2})$,

$$1 \leq i \leq 17, t + 1 \leq s \leq D + t.$$

* Animales adultos que llegan a la edad de la esperanza de vida de la especie y son retirados del ecosistema:

$$r_{20} \equiv [Y_{ig_{i,6}} h_s^{k_{i,4} (1-k_{i,4}) \cdot (1-m_{i,4}) \cdot (1-m_{i,2})} \lambda]_1,$$

$$1 \leq i \leq 17, t+1 \leq s \leq D+t.$$

o *Reglas de la regulación de la densidad.*

- * Creación de los objetos que permitirán el control del número máximo de animals en el ecosistema:

$$r_{21} \equiv b_i []_2^0 \rightarrow [b_i a_i^{[0,9 * g_{i,7}]} e_i^{[0,2 * g_{i,7}]}]_2^+, \quad 1 \leq i \leq 17.$$

la cantidad creada de objetos a_i y e_i permitirá que en el caso que la población de individuos supere la carga máxima del ecosistema el número de individuos que sobreviven sea un número aleatorio cercano al que indican las constantes.

- * Evaluación de la densidad de las distintas especies en el ecosistema:

$$r_{22} \equiv [T_i^{g_{i,7}} a_i^{(g_{i,7} - g_{i,8})} \rightarrow \lambda]_2^+, \quad 1 \leq i \leq 17.$$

- * Generación de aleatoriedad en el número de animales. Mediante esta regla se consigue que al llegar a la densidad máxima de alguna especie, el número de animales que sobreviven no sea un número fijado sino un número aproximado al de los datos iniciales:

$$r_{23} \equiv [e_i \xrightarrow{0,5} a_i]_2^+, \quad 1 \leq i \leq 17.$$

$$r_{24} \equiv [e_i \xrightarrow{0,5} \lambda]_2^+, \quad 1 \leq i \leq 17.$$

- * Cambio de los nombres de los objetos que representan a los animales:

$$r_{25} \equiv [V_{ij} \rightarrow Z_{ij}]_2^+, \quad 1 \leq i \leq 17, 0 \leq j < g_{i,6}.$$

- * Cambio de los nombres de los objetos que representan los recursos alimenticios:

$$r_{26} \equiv [G' \rightarrow G]_2^+.$$

$$r_{27} \equiv [B' \rightarrow B]_2^+.$$

$$r_{28} \equiv [M' \rightarrow M]_2^+.$$

$$r_{29} \equiv [C' \rightarrow C]_2^+.$$

$$r_{30} \equiv [H'_i \rightarrow H_i]_2^+, \quad 1 \leq i \leq 17.$$

$$r_{31} \equiv [F'_i \rightarrow F_i]_2^+, \quad 1 \leq i \leq 17.$$

◦ *Reglas de alimentación y control del espacio.*

$$r_{32} \equiv [Z_{ij} h_s^{k_{i,4}} a_i B^{f_{i,5} \cdot g_{i,2}} G^{f_{i,6} \cdot g_{i,2}} M^{f_{i,7} \cdot g_{i,2}}]_2^+ \rightarrow X_{i(j+1)} h_s^{k_{1,4}} []_2^0, \\ 1 \leq i \leq 17, 0 \leq j \leq g_{i,6}, t+1 \leq s \leq D+t.$$

◦ *Reglas de balance o actualización.*

El propósito de las siguientes reglas es hacer balance al final del año. Es decir, eliminar la comida que ha sobrado y no podrá aprovecharse para el año siguiente. En el caso de falta de comida, algunos animales mueren.

* Eliminación de los restos de huesos, carne y hierba:

$$r_{33} \equiv [G \rightarrow \lambda]_2^0.$$

$$r_{34} \equiv [M \rightarrow \lambda]_2^0.$$

$$r_{35} \equiv [B \rightarrow \lambda]_2^0.$$

$$r_{36} \equiv [T_i \rightarrow \lambda]_2^0, 1 \leq i \leq 17.$$

$$r_{37} \equiv [a_i \rightarrow \lambda]_2^0, 1 \leq i \leq 17.$$

$$r_{38} \equiv [e_i \rightarrow \lambda]_2^0, 1 \leq i \leq 17.$$

$$r_{39} \equiv [b_i]_2^0 \rightarrow b_i []_2^0, 1 \leq i \leq 17.$$

$$r_{40} \equiv [H_i]_2^0 \rightarrow H_i []_2^0, 1 \leq i \leq 17.$$

$$r_{41} \equiv [F_i]_2^0 \rightarrow F_i []_2^0, 1 \leq i \leq 17.$$

* Animales jóvenes que mueren a causa de la falta de comida:

$$r_{42} \equiv [Z_{ij} \xrightarrow{g_{i,1}} H_i^{f_{i,1}} F_i^{f_{i,2}} B^{f_{i,1}} M^{f_{i,2}}]_2^0, \\ 1 \leq i \leq 17, 0 \leq j < g_{i,3}.$$

$$r_{43} \equiv [Z_{ij}]_2^0 \xrightarrow{1-g_{i,1}} d_i []_2^0, 1 \leq i \leq 17, 0 \leq j < g_{i,3}.$$

* Animales adultos que mueren por falta de comida:

$$r_{44} \equiv [Z_{ij} h_s^{k_{1,4}} \xrightarrow{g_{i,1}} H_i^{f_{i,3}} F_i^{f_{i,4}} B^{f_{i,3}} M^{f_{i,4}}]_2^0, \\ 1 \leq i \leq 17, g_{i,3} \leq j \leq g_{i,6}, t+1 \leq s \leq D+t.$$

$$r_{45} \equiv [Z_{ij} h_s^{k_{1,4}} \xrightarrow{1-g_{i,1}} \lambda]_2^0, \\ 1 \leq i \leq 17, g_{i,3} \leq j \leq g_{i,6}, t+1 \leq s \leq D+t.$$

- * El propósito de estas reglas es eliminar los objetos H y F asociadas a la cantidad de biomasa dejada por cada especie.

$$r_{46} \equiv [H_i \rightarrow \lambda]_1^0, 1 \leq i \leq 17.$$

$$r_{47} \equiv [F_i \rightarrow \lambda]_1^0, 1 \leq i \leq 17.$$

5.3.2. Estructura del sistema P diseñado

Con el diseño de este sistema P se han modificado algunos aspectos relevantes del modelo inicial presentado en la Sección 5.2:

- Se han añadido nuevas especies que juegan un papel importante en la evolución del quebrantahuesos y del ecosistema, aunque su influencia sea menor que las contempladas en el primer trabajo. Estas especies son el jabalí, los caballos, las cabras y las vacas. También se han añadido dos especies de aves rapaces que compiten por el alimento y por el espacio con el quebrantahuesos, estas especies son el alimoche y el buitre leonado.
- Se considera que la tasa de crecimiento de la población del quebrantahuesos depende de la orografía del terreno así como de la población ya existente en el ecosistema.
- El sistema P continúa siendo un modelo diseñado mediante módulos, se ha introducido un nuevo módulo para regular la densidad del ecosistema. En la Figura 5.9 se muestra el esquema que sigue el modelo. A continuación se describen los distintos módulos:

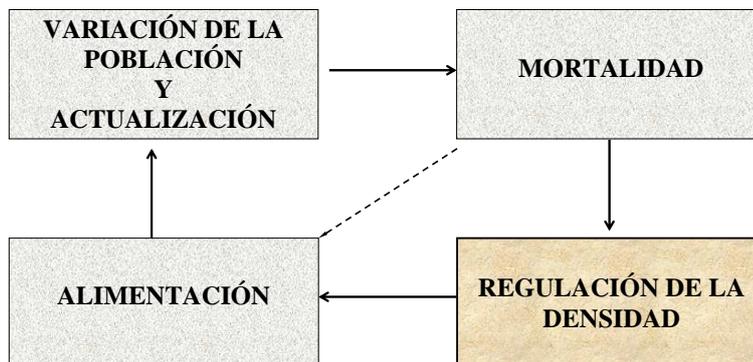


Figura 5.9: Módulos del Sistema P.

- **Variación de la población.** Contiene las reglas que en el modelo anterior llamábamos de reproducción y crecimiento de la población, en este segundo grupo de reglas se ha introducido un nuevo objeto h que permite regular el crecimiento de la población en función del número de animales ya existentes en el ecosistema. Este módulo se ejecuta en una configuración, y los objetos que representan animales evolucionan de X a Y en la membrana piel.
- **Mortalidad.** Este módulo se ha modificado respecto al modelo anterior. Se consideran los huesos y la carne que dejan los animales cuando mueren y pueden ser aprovechadas por las especies carnívoras. Además se deja constancia de la cantidad de biomasa que cada especie aporta al ecosistema, para tener una buena herramienta en la gestión del ecosistema.
Al iniciar el módulo los objetos que representaban los animales eran Y , los animales que mueren se transforman en B', H' que representan la cantidad de huesos que dejan y la biomasa de la especie, y M', F' que representan cantidad de carne que dejan y la biomasa de carne de su especie. Los animales que sobreviven generan dos objetos en la membrana 2 con carga positiva, V que codifica al animal y T que servirá para contar el número de animales de cada especie.
- **Regulación de la densidad** Para la ejecución del sistema este módulo se ha introducido entre los de mortalidad y alimentación, aunque la robustez del sistema permite situarlo en cualquier otro orden. Este módulo supone el paso de una configuración. Se crean objetos para controlar la densidad, los objetos a corresponden a la carga máxima del ecosistema. Mediante los objetos T se contabiliza el número de animales de cada una de las especies, de modo que si el número es superior a la capacidad de carga se eliminaran objetos a . Para poder continuar con el siguiente módulo en la misma configuración los objetos V evolucionan a Z .
- **Alimentación.** En este módulo se tiene en cuenta la alimentación de todas las especies. En la regla que se aplica aparecen los objetos que codifican huesos, carne y hierba. En esta misma regla aparece un objeto a que representa que el animal tiene espacio en el ecosistema. Mediante la aplicación de la regla la membrana 2 cambia de carga. Los objetos X resultantes codifican los animales que han comido suficiente y tienen espacio en el ecosistema, por tanto son animales que sobreviven. Estos objetos se envían a la membrana piel incrementando un año de edad.

Del mismo modo que en el modelo anterior las reglas que permiten actualizar los objetos para iniciar un nuevo año, se ejecutan en la misma configuración que el módulo de variación de la población. En este caso se elimina los huesos, la carne y la hierba sobrante del año, y los objetos que representan a los animales que han muerto por falta de espacio o de comida.

5.3.3. Simulador

En esta segunda versión del modelo del ecosistema de los carroñeros ha sido posible disponer para su validación de un simulador basado en P-Lingua. P-Lingua es un lenguaje de programación diseñado para implementar los sistemas P [52], desarrollado por el *Grupo de Computación Natural*, de la Universidad de Sevilla (<http://www.gcn.us.es>). Se trata de un software libre bajo licencia GNU GPL [53], que permite la simulación de distintos tipos de P sistemas, como por ejemplo el de membranas activas, los sistemas probabilísticos o los estocásticos, entre otros.

Para la validación del modelo los autores del lenguaje han diseñado un software ad hoc, según las necesidades que han tenido los creadores del modelo. Esta herramienta se ha diseñado pensando en tres tipos distintos de usuarios: el diseñador del lenguaje, el creador del modelo y el gestor del ecosistema. El creador del modelo introduce el código fuente, tiene la posibilidad de detectar errores, corregirlos y verificar paso a paso el simulador. El experto en ecosistemas dispone de una herramienta transparente, en el sentido de que en todo momento puede comprobar los parámetros biológicos y de entorno de las especies objeto de estudio. Los parámetros de entrada son fácilmente modificables lo que permite al ecólogo hacer experiencias virtuales.

En la Figura 5.10 se muestra el interface del simulador.

5.3.4. Resultados

La validación se ha centrado en las especies salvajes que habitan en el ecosistema, ya que las especies domésticas están gestionadas por el hombre. Se han utilizado los censos que se tienen de los animales entre los años 1979 y 2009 que se muestran en la Tabla 5.3.

Se ha estudiado el modelo durante un periodo de 14 años a partir de los datos del año 1994. No se dispone de los datos del año 1994 referentes a las aves rapaces, por lo que se ha utilizado una estimación obtenida mediante regresión. En el caso del quebrantahuesos ha sido necesario utilizar una regresión logarítmica y en el caso del buitre leonado y el alimoche, la regresión ha sido exponencial. Los resultados se muestran en la Figura 5.11.

The screenshot shows the 'Bearded Vulture Eco-Sim [alpha]' software interface. The 'Parameter values' tab is active, displaying a table with columns for 'Species', 'i', 'g(0,1)', 'g(0,2)', 'g(0,3)', 'g(0,4)', 'g(0,5)', 'g(0,6)', 'g(0,7)', 'g(0,8)', 'g(0,9)', 'k0...', 'k1...', 'k2...', 'k3...', 'k4...', 'm0...', 'm1...', 'm2...', 'm3...', 'f0...', 'f1...', 'f2...', 'f3...', 'f4...', 'f5...', 'f6...', 'f7...', 'f8...', 'f9...', 'f10...', 'f11...', 'f12...', 'f13...', 'f14...', 'f15...', 'f16...', 'f17...', 'f18...', 'f19...', 'f20...', 'f21...', 'f22...', 'f23...', 'f24...', 'f25...', 'f26...', 'f27...', 'f28...', 'f29...', 'f30...', 'f31...', 'f32...', 'f33...', 'f34...', 'f35...', 'f36...', 'f37...', 'f38...', 'f39...', 'f40...', 'f41...', 'f42...', 'f43...', 'f44...', 'f45...', 'f46...', 'f47...', 'f48...', 'f49...', 'f50...', 'f51...', 'f52...', 'f53...', 'f54...', 'f55...', 'f56...', 'f57...', 'f58...', 'f59...', 'f60...', 'f61...', 'f62...', 'f63...', 'f64...', 'f65...', 'f66...', 'f67...', 'f68...', 'f69...', 'f70...', 'f71...', 'f72...', 'f73...', 'f74...', 'f75...', 'f76...', 'f77...', 'f78...', 'f79...', 'f80...', 'f81...', 'f82...', 'f83...', 'f84...', 'f85...', 'f86...', 'f87...', 'f88...', 'f89...', 'f90...', 'f91...', 'f92...', 'f93...', 'f94...', 'f95...', 'f96...', 'f97...', 'f98...', 'f99...', 'f100...', 'f101...', 'f102...', 'f103...', 'f104...', 'f105...', 'f106...', 'f107...', 'f108...', 'f109...', 'f110...', 'f111...', 'f112...', 'f113...', 'f114...', 'f115...', 'f116...', 'f117...', 'f118...', 'f119...', 'f120...', 'f121...', 'f122...', 'f123...', 'f124...', 'f125...', 'f126...', 'f127...', 'f128...', 'f129...', 'f130...', 'f131...', 'f132...', 'f133...', 'f134...', 'f135...', 'f136...', 'f137...', 'f138...', 'f139...', 'f140...', 'f141...', 'f142...', 'f143...', 'f144...', 'f145...', 'f146...', 'f147...', 'f148...', 'f149...', 'f150...', 'f151...', 'f152...', 'f153...', 'f154...', 'f155...', 'f156...', 'f157...', 'f158...', 'f159...', 'f160...', 'f161...', 'f162...', 'f163...', 'f164...', 'f165...', 'f166...', 'f167...', 'f168...', 'f169...', 'f170...', 'f171...', 'f172...', 'f173...', 'f174...', 'f175...', 'f176...', 'f177...', 'f178...', 'f179...', 'f180...', 'f181...', 'f182...', 'f183...', 'f184...', 'f185...', 'f186...', 'f187...', 'f188...', 'f189...', 'f190...', 'f191...', 'f192...', 'f193...', 'f194...', 'f195...', 'f196...', 'f197...', 'f198...', 'f199...', 'f200...', 'f201...', 'f202...', 'f203...', 'f204...', 'f205...', 'f206...', 'f207...', 'f208...', 'f209...', 'f210...', 'f211...', 'f212...', 'f213...', 'f214...', 'f215...', 'f216...', 'f217...', 'f218...', 'f219...', 'f220...', 'f221...', 'f222...', 'f223...', 'f224...', 'f225...', 'f226...', 'f227...', 'f228...', 'f229...', 'f230...', 'f231...', 'f232...', 'f233...', 'f234...', 'f235...', 'f236...', 'f237...', 'f238...', 'f239...', 'f240...', 'f241...', 'f242...', 'f243...', 'f244...', 'f245...', 'f246...', 'f247...', 'f248...', 'f249...', 'f250...', 'f251...', 'f252...', 'f253...', 'f254...', 'f255...', 'f256...', 'f257...', 'f258...', 'f259...', 'f260...', 'f261...', 'f262...', 'f263...', 'f264...', 'f265...', 'f266...', 'f267...', 'f268...', 'f269...', 'f270...', 'f271...', 'f272...', 'f273...', 'f274...', 'f275...', 'f276...', 'f277...', 'f278...', 'f279...', 'f280...', 'f281...', 'f282...', 'f283...', 'f284...', 'f285...', 'f286...', 'f287...', 'f288...', 'f289...', 'f290...', 'f291...', 'f292...', 'f293...', 'f294...', 'f295...', 'f296...', 'f297...', 'f298...', 'f299...', 'f300...', 'f301...', 'f302...', 'f303...', 'f304...', 'f305...', 'f306...', 'f307...', 'f308...', 'f309...', 'f310...', 'f311...', 'f312...', 'f313...', 'f314...', 'f315...', 'f316...', 'f317...', 'f318...', 'f319...', 'f320...', 'f321...', 'f322...', 'f323...', 'f324...', 'f325...', 'f326...', 'f327...', 'f328...', 'f329...', 'f330...', 'f331...', 'f332...', 'f333...', 'f334...', 'f335...', 'f336...', 'f337...', 'f338...', 'f339...', 'f340...', 'f341...', 'f342...', 'f343...', 'f344...', 'f345...', 'f346...', 'f347...', 'f348...', 'f349...', 'f350...', 'f351...', 'f352...', 'f353...', 'f354...', 'f355...', 'f356...', 'f357...', 'f358...', 'f359...', 'f360...', 'f361...', 'f362...', 'f363...', 'f364...', 'f365...', 'f366...', 'f367...', 'f368...', 'f369...', 'f370...', 'f371...', 'f372...', 'f373...', 'f374...', 'f375...', 'f376...', 'f377...', 'f378...', 'f379...', 'f380...', 'f381...', 'f382...', 'f383...', 'f384...', 'f385...', 'f386...', 'f387...', 'f388...', 'f389...', 'f390...', 'f391...', 'f392...', 'f393...', 'f394...', 'f395...', 'f396...', 'f397...', 'f398...', 'f399...', 'f400...', 'f401...', 'f402...', 'f403...', 'f404...', 'f405...', 'f406...', 'f407...', 'f408...', 'f409...', 'f410...', 'f411...', 'f412...', 'f413...', 'f414...', 'f415...', 'f416...', 'f417...', 'f418...', 'f419...', 'f420...', 'f421...', 'f422...', 'f423...', 'f424...', 'f425...', 'f426...', 'f427...', 'f428...', 'f429...', 'f430...', 'f431...', 'f432...', 'f433...', 'f434...', 'f435...', 'f436...', 'f437...', 'f438...', 'f439...', 'f440...', 'f441...', 'f442...', 'f443...', 'f444...', 'f445...', 'f446...', 'f447...', 'f448...', 'f449...', 'f450...', 'f451...', 'f452...', 'f453...', 'f454...', 'f455...', 'f456...', 'f457...', 'f458...', 'f459...', 'f460...', 'f461...', 'f462...', 'f463...', 'f464...', 'f465...', 'f466...', 'f467...', 'f468...', 'f469...', 'f470...', 'f471...', 'f472...', 'f473...', 'f474...', 'f475...', 'f476...', 'f477...', 'f478...', 'f479...', 'f480...', 'f481...', 'f482...', 'f483...', 'f484...', 'f485...', 'f486...', 'f487...', 'f488...', 'f489...', 'f490...', 'f491...', 'f492...', 'f493...', 'f494...', 'f495...', 'f496...', 'f497...', 'f498...', 'f499...', 'f500...', 'f501...', 'f502...', 'f503...', 'f504...', 'f505...', 'f506...', 'f507...', 'f508...', 'f509...', 'f510...', 'f511...', 'f512...', 'f513...', 'f514...', 'f515...', 'f516...', 'f517...', 'f518...', 'f519...', 'f520...', 'f521...', 'f522...', 'f523...', 'f524...', 'f525...', 'f526...', 'f527...', 'f528...', 'f529...', 'f530...', 'f531...', 'f532...', 'f533...', 'f534...', 'f535...', 'f536...', 'f537...', 'f538...', 'f539...', 'f540...', 'f541...', 'f542...', 'f543...', 'f544...', 'f545...', 'f546...', 'f547...', 'f548...', 'f549...', 'f550...', 'f551...', 'f552...', 'f553...', 'f554...', 'f555...', 'f556...', 'f557...', 'f558...', 'f559...', 'f560...', 'f561...', 'f562...', 'f563...', 'f564...', 'f565...', 'f566...', 'f567...', 'f568...', 'f569...', 'f570...', 'f571...', 'f572...', 'f573...', 'f574...', 'f575...', 'f576...', 'f577...', 'f578...', 'f579...', 'f580...', 'f581...', 'f582...', 'f583...', 'f584...', 'f585...', 'f586...', 'f587...', 'f588...', 'f589...', 'f590...', 'f591...', 'f592...', 'f593...', 'f594...', 'f595...', 'f596...', 'f597...', 'f598...', 'f599...', 'f600...', 'f601...', 'f602...', 'f603...', 'f604...', 'f605...', 'f606...', 'f607...', 'f608...', 'f609...', 'f610...', 'f611...', 'f612...', 'f613...', 'f614...', 'f615...', 'f616...', 'f617...', 'f618...', 'f619...', 'f620...', 'f621...', 'f622...', 'f623...', 'f624...', 'f625...', 'f626...', 'f627...', 'f628...', 'f629...', 'f630...', 'f631...', 'f632...', 'f633...', 'f634...', 'f635...', 'f636...', 'f637...', 'f638...', 'f639...', 'f640...', 'f641...', 'f642...', 'f643...', 'f644...', 'f645...', 'f646...', 'f647...', 'f648...', 'f649...', 'f650...', 'f651...', 'f652...', 'f653...', 'f654...', 'f655...', 'f656...', 'f657...', 'f658...', 'f659...', 'f660...', 'f661...', 'f662...', 'f663...', 'f664...', 'f665...', 'f666...', 'f667...', 'f668...', 'f669...', 'f670...', 'f671...', 'f672...', 'f673...', 'f674...', 'f675...', 'f676...', 'f677...', 'f678...', 'f679...', 'f680...', 'f681...', 'f682...', 'f683...', 'f684...', 'f685...', 'f686...', 'f687...', 'f688...', 'f689...', 'f690...', 'f691...', 'f692...', 'f693...', 'f694...', 'f695...', 'f696...', 'f697...', 'f698...', 'f699...', 'f700...', 'f701...', 'f702...', 'f703...', 'f704...', 'f705...', 'f706...', 'f707...', 'f708...', 'f709...', 'f710...', 'f711...', 'f712...', 'f713...', 'f714...', 'f715...', 'f716...', 'f717...', 'f718...', 'f719...', 'f720...', 'f721...', 'f722...', 'f723...', 'f724...', 'f725...', 'f726...', 'f727...', 'f728...', 'f729...', 'f730...', 'f731...', 'f732...', 'f733...', 'f734...', 'f735...', 'f736...', 'f737...', 'f738...', 'f739...', 'f740...', 'f741...', 'f742...', 'f743...', 'f744...', 'f745...', 'f746...', 'f747...', 'f748...', 'f749...', 'f750...', 'f751...', 'f752...', 'f753...', 'f754...', 'f755...', 'f756...', 'f757...', 'f758...', 'f759...', 'f760...', 'f761...', 'f762...', 'f763...', 'f764...', 'f765...', 'f766...', 'f767...', 'f768...', 'f769...', 'f770...', 'f771...', 'f772...', 'f773...', 'f774...', 'f775...', 'f776...', 'f777...', 'f778...', 'f779...', 'f780...', 'f781...', 'f782...', 'f783...', 'f784...', 'f785...', 'f786...', 'f787...', 'f788...', 'f789...', 'f790...', 'f791...', 'f792...', 'f793...', 'f794...', 'f795...', 'f796...', 'f797...', 'f798...', 'f799...', 'f800...', 'f801...', 'f802...', 'f803...', 'f804...', 'f805...', 'f806...', 'f807...', 'f808...', 'f809...', 'f810...', 'f811...', 'f812...', 'f813...', 'f814...', 'f815...', 'f816...', 'f817...', 'f818...', 'f819...', 'f820...', 'f821...', 'f822...', 'f823...', 'f824...', 'f825...', 'f826...', 'f827...', 'f828...', 'f829...', 'f830...', 'f831...', 'f832...', 'f833...', 'f834...', 'f835...', 'f836...', 'f837...', 'f838...', 'f839...', 'f840...', 'f841...', 'f842...', 'f843...', 'f844...', 'f845...', 'f846...', 'f847...', 'f848...', 'f849...', 'f850...', 'f851...', 'f852...', 'f853...', 'f854...', 'f855...', 'f856...', 'f857...', 'f858...', 'f859...', 'f860...', 'f861...', 'f862...', 'f863...', 'f864...', 'f865...', 'f866...', 'f867...', 'f868...', 'f869...', 'f870...', 'f871...', 'f872...', 'f873...', 'f874...', 'f875...', 'f876...', 'f877...', 'f878...', 'f879...', 'f880...', 'f881...', 'f882...', 'f883...', 'f884...', 'f885...', 'f886...', 'f887...', 'f888...', 'f889...', 'f890...', 'f891...', 'f892...', 'f893...', 'f894...', 'f895...', 'f896...', 'f897...', 'f898...', 'f899...', 'f900...', 'f901...', 'f902...', 'f903...', 'f904...', 'f905...', 'f906...', 'f907...', 'f908...', 'f909...', 'f910...', 'f911...', 'f912...', 'f913...', 'f914...', 'f915...', 'f916...', 'f917...', 'f918...', 'f919...', 'f920...', 'f921...', 'f922...', 'f923...', 'f924...', 'f925...', 'f926...', 'f927...', 'f928...', 'f929...', 'f930...', 'f931...', 'f932...', 'f933...', 'f934...', 'f935...', 'f936...', 'f937...', 'f938...', 'f939...', 'f940...', 'f941...', 'f942...', 'f943...', 'f944...', 'f945...', 'f946...', 'f947...', 'f948...', 'f949...', 'f950...', 'f951...', 'f952...', 'f953...', 'f954...', 'f955...', 'f956...', 'f957...', 'f958...', 'f959...', 'f960...', 'f961...', 'f962...', 'f963...', 'f964...', 'f965...', 'f966...', 'f967...', 'f968...', 'f969...', 'f970...', 'f971...', 'f972...', 'f973...', 'f974...', 'f975...', 'f976...', 'f977...', 'f978...', 'f979...', 'f980...', 'f981...', 'f982...', 'f983...', 'f984...', 'f985...', 'f986...', 'f987...', 'f988...', 'f989...', 'f990...', 'f991...', 'f992...', 'f993...', 'f994...', 'f995...', 'f996...', 'f997...', 'f998...', 'f999...', 'f1000...'. The 'g(5,7)' parameter is highlighted in blue and has a value of 17.0. The 'g(5,7) = 17.0' is also displayed in a blue box next to the value.

SYSTEM USER
 Data: C:\jmoncal\tesis(copa)\membranes-actual\ecoSim\TrencalosII\TrencalosII.eco
 Model: C:\Simuladores\TrencFebre2010\TrencalosIII.pa
 Simulated years: 25
 Simulations by year: 10
 Steps by year: 4
 0%
 © 2009 Research Group on Natural Computing. http://www.gcn.us.es

Figura 5.10: Pantalla de *Parameter values*.

Los resultados obtenidos mediante el modelo presentado se comparan con los obtenidos experimentalmente. Teniendo en cuenta que el modelo diseñado es probabilístico, para encontrar la evolución del ecosistema en los años de estudio se ha simulado 100 veces el proceso con los mismos datos iniciales. El resultado del modelo se muestra en la Figura 5.12 donde puede observarse el intervalo de confianza con un nivel de confianza del 95 % del número de animales para cada una de las especies.

Se puede observar que el modelo se ajusta a los datos obtenidos experimentalmente.

Para finalizar se ha comparado este modelo con el modelo diseñado en la Sección 5.2. A partir de los datos pertenecientes al año 1994, se han simulado 30 años. En la Figura 5.13 se muestran los resultados de los animales ungulados salvajes, se denota por modelo II el que aquí se presenta y como modelo I el presentado en la Sección 5.2. Se ha de destacar que ambos modelos presentan resultados muy parecidos hasta el año 2008, a partir de este año el modelo I crece exponencialmente mientras que el II no, debido a que en el primer modelo no se tenía en cuenta el proceso de regulación de la densidad.

| Especie | 79 | 84 | 87 | 89 | 93 | 94 | 95 | 99 | 00 | 05 | 08 | 09 |
|-----------------|----|----|----|-----|----|------|----|-----|----|----|-------|-----|
| Quebrantahuesos | - | 7 | - | 13 | - | - | 21 | - | 28 | 34 | 35 | - |
| Alimoche | - | - | 29 | - | 34 | - | - | - | 40 | - | 66 | - |
| Buitre leonado | 29 | - | - | 106 | - | - | - | 377 | - | - | - | 842 |
| Rebeco | - | - | - | - | - | 9000 | - | - | - | - | 12000 | - |
| Ciervo | - | - | - | - | - | 1000 | - | - | - | - | 5500 | - |
| Gamo | - | - | - | - | - | 600 | - | - | - | - | 1500 | - |
| Corzo | - | - | - | - | - | 1000 | - | - | - | - | 10000 | - |

Tabla 5.3: Censo de los animales salvajes en el Pirineo Catalan (1979–2009).

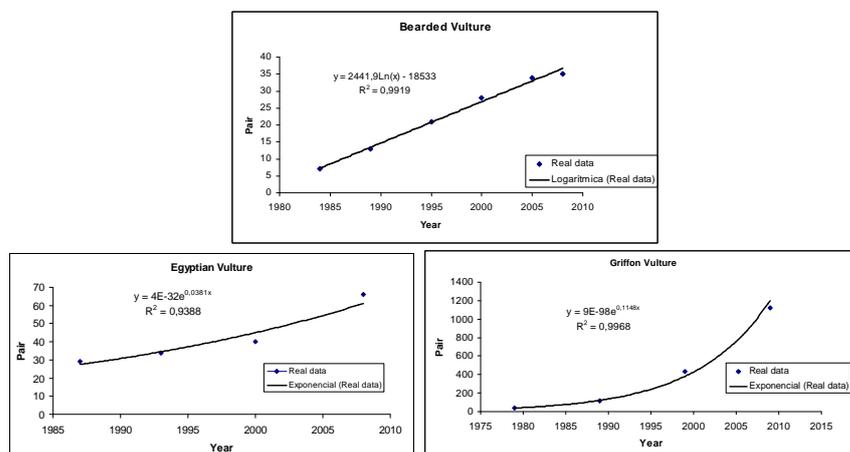


Figura 5.11: Regresión entre el número de parejas de carroñeros y el año.

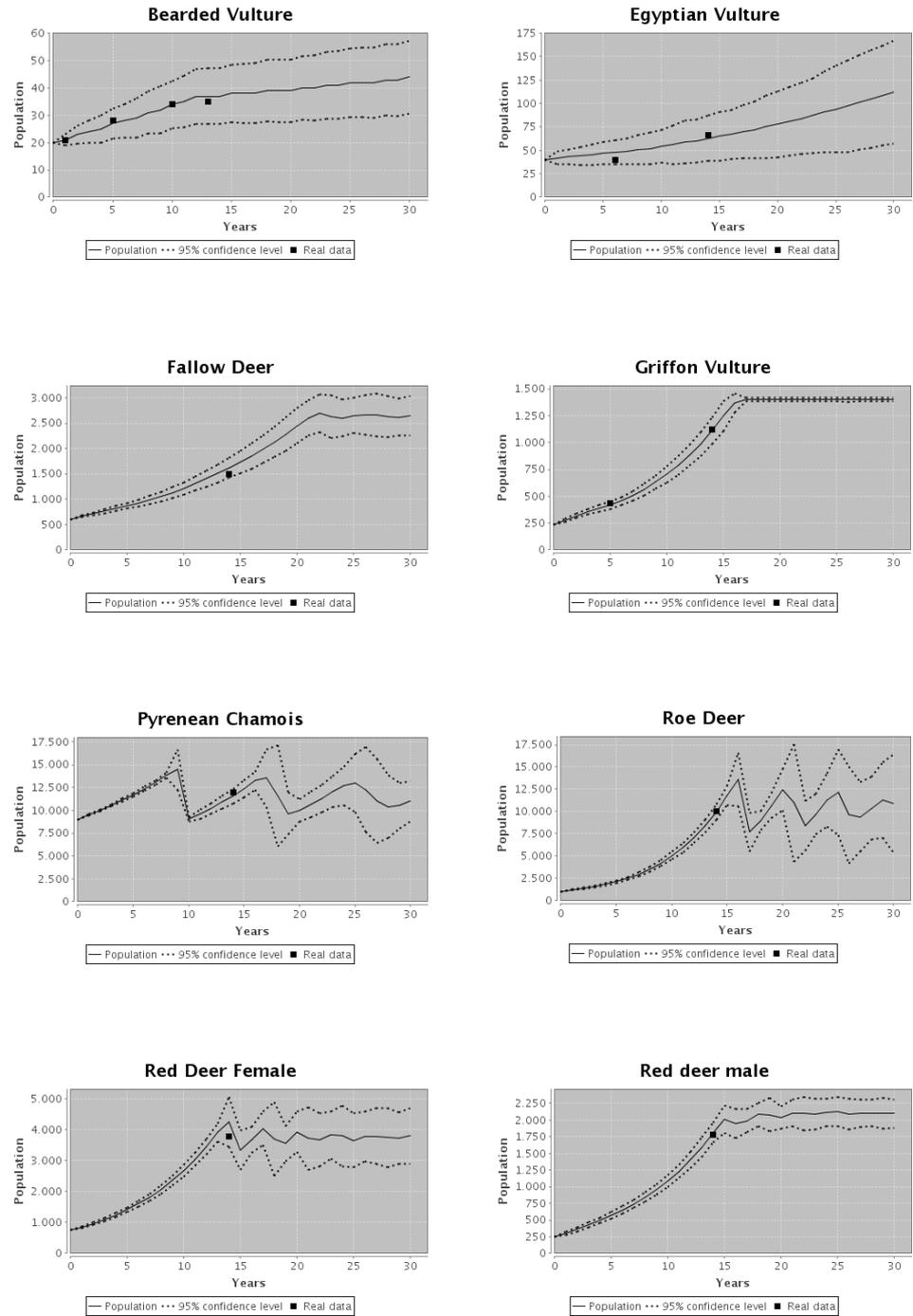


Figura 5.12: Validación experimental.

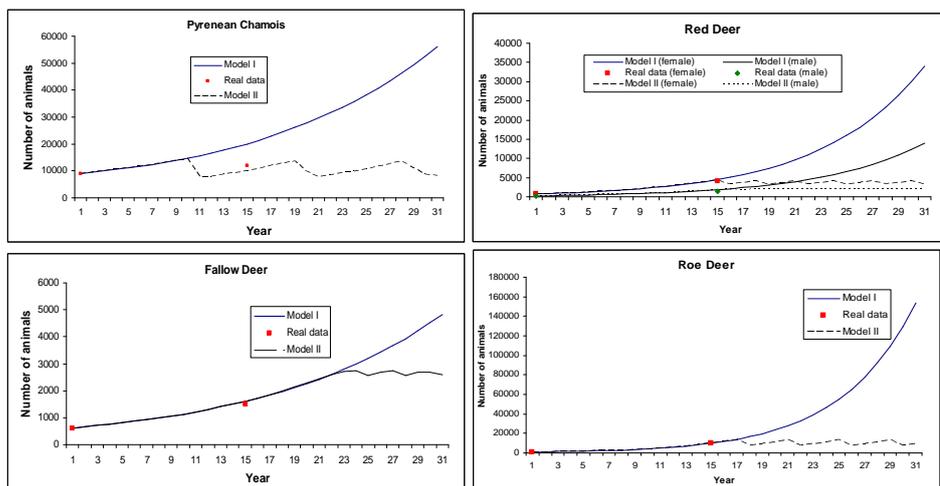


Figura 5.13: Resultados de los dos modelos.

Capítulo 6

Otros casos de modelados de ecosistemas

En este capítulo se va a estudiar la aplicabilidad de la variante de los sistemas P definida en el trabajo [12] para el modelado de dos ecosistemas distintos al del quebrantahuesos.

El primer ecosistema es el del mejillón cebra, en el embalse de Ribarroja y el segundo el rebeco, en el *Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici* en Cataluña. Para estos dos ejemplos se han diseñado sendos modelos.

La nueva semántica definida contempla la posibilidad de modelizar ecosistemas subdivididos en entornos, permitiendo el movimiento de especies entre los distintos entornos. En los modelos de las aves rapaces definidos en el Capítulo 5, el ecosistema estaba formado por una única zona y por lo tanto no había movimiento de animales.

Los ecosistemas que se presentan en este capítulo están formados por subecosistemas de modo que es necesario trabajar con multientornos. En el caso del mejillón es un ecosistema formado por 17 zonas entre los que existe movimiento de individuos. En cambio el del rebeco está formado por 6 zonas aisladas, entre los que no existe movimiento de animales, no obstante su evolución depende de condiciones climáticas. Es evidente que las condiciones climáticas entre las distintas zonas presentan una correlación significativa, por tanto es necesario la existencia de reglas de entorno.

6.1. Modelado del Mejillón Cebra

El objetivo de esta sección es modelizar el mejillón cebra presente en el embalse de Ribarroja en el río Ebro. El mejillón cebra es un pequeño molusco

que puede alcanzar unos 3 cm de longitud, aunque generalmente su tamaño es menor. Su concha tiene forma triangular y posee un dibujo irregular muy característico, de bandas blancas y oscuras en zigzag, típico de las cebras y al que le debe el nombre común por el que se le conoce. El mejillón cebra, llamado científicamente *Dreissena polymorpha* es una especie originaria de las aguas del mar Negro y Caspio, donde se encuentra en equilibrio ecológico, por lo que no genera problemas. Fuera de su hábitat original el mejillón cebra actúa como una especie invasora, no tiene ningún depredador y causa numerosos desperfectos.

El mejillón cebra se alimenta de fitoplancton, compite con otras especies autóctonas por este alimento e incrementa el nivel de materia orgánica, afectando así a la calidad del agua. Por lo tanto, afecta a toda la fauna y flora silvestres debido a la alteración del ecosistema. El mejillón cebra se caracteriza por causar un gran desequilibrio ecológico al cubrir y tapizar todo el sustrato que encuentra a su paso, construcciones hidráulicas de todo tipo, embarcaciones, plantas potabilizadoras de agua, presas, acequias y canales de riego, etc.; llega incluso a obstruir totalmente cañerías, tuberías, conductos de irrigación y conducciones hidráulicas en general.

El riesgo que presenta esta especie debe ser contrarrestado mediante medidas de prevención, para evitar su introducción en zonas no afectadas y su proliferación donde ya está presente.

Un buen modelado de la especie va a permitir conocer el efecto de distintas medidas de gestión sobre la dinámica de la población.

La presencia del mejillón en el embalse de Ribarroja se detectó a mediados del año 2001 [42]. Debido a la rápida expansión del mejillón se han realizado numerosos trabajos que han conseguido importantes datos experimentales necesarios para el modelado del ecosistema.

El mejillón cebra tiene una esperanza de vida de 3 años [33], se acepta que la proporción entre machos y hembras es de 1:1. La reproducción se lleva a cabo cuando el agua alcanza aproximadamente 15°C de temperatura.

El ciclo biológico del mejillón cebra presenta dos fases: una planctónica (en la columna de agua) y la otra bentónica (sobre un sustrato). En periodo de madurez, los adultos liberan óvulos y esperma en el agua, produciéndose la fertilización y el inicio del desarrollo embrionario de los huevos que finaliza con la aparición de una larva llamada velígera. Las larvas permanecen creciendo en la columna de agua durante un periodo que oscila entre los 15 y 28 días [21]. En esta fase las larvas se dispersan en función de las características del flujo de agua. Después de este periodo se fijan en el sustrato los ejemplares juveniles que se desarrollan hasta llegar a ser adultos. Generalmente, los ejemplares que hayan caído en zonas de sustratos arenosos acaban enterrados y no sobreviven.

Durante el año, el mejillón cebrá suele tener dos ciclos reproductivos en el embalse, el más importante es el primero que se inicia en primavera. Las larvas que nacen a lo largo de la primavera pueden alcanzar la madurez sexual antes que empiece el segundo ciclo reproductivo, por tanto pueden reproducirse en el segundo ciclo que tiene lugar a finales de verano. El número de descendientes depende de la edad del mejillón.

Los mejillones pueden adherirse unos a otros formando gruesas aglomeraciones. Cuando exceden unas densidades máximas de individuos por m^2 los mejillones que se encuentran al fondo de la aglomeración mueren, ya que no pueden obtener nutrientes ni oxígeno del entorno. En el embalse de Ribarroja se han llegado a observar densidades de 250.000 individuos por m^2 que puede suponer entre 10 y 15 cm de espesor.

El embalse de Ribarroja se encuentra en el río Ebro, se extiende desde Ribarroja de Ebro (Tarragona) hasta Mequinenza (Zaragoza). Es un entorno natural donde existen abundantes y variadas especies, la pesca de ocio junto a las actividades náuticas forman parte de las principales actividades. Su longitud es aproximadamente de 28 km, la profundidad máxima es de 28 m y la mínima es de 2m en el punto donde el río Segre desemboca en el embalse. Su capacidad es de 210 Hm^3 .

El embalse recibe agua de otro embalse, el de Mequinenza, y de tres ríos, el Ebro, el Segre y el Matarraña. Las aguas superficiales, que son más cálidas provienen de los ríos, mientras que las aguas profundas, más frías provienen del embalse. Los estudios realizados en el embalse llegan a la conclusión que se pueden diferenciar 9 compartimentos, ver Figura 6.1. Cada uno de estos compartimentos excepto uno de ellos (el P8) se pueden dividir en dos zonas debido a su profundidad, una corresponde a la superficie del compartimento y la otra zona a la parte profunda. Por tanto el embalse queda dividido en un total de 17 zonas diferentes, diferenciadas por variaciones térmicas en las que el ciclo biológico puede empezar en diferentes instantes del año. Cada una de las áreas definidas puede presentar distinto sustrato al que se pueden fijar los mejillones, por tanto la densidad de los mejillones es variable en función de la zona del embalse. La no existencia de fronteras físicas entre las zonas hace que exista un continuo intercambio y comunicación de larvas de mejillón entre ellas.

La intervención humana en la gestión anual del embalse que provoca variaciones en el movimiento de larvas entre las áreas. En función de la tasa de renovación del agua del embalse se han de destacar tres situaciones distintas del movimiento de las larvas:

- Condiciones normales de explotación.



Figura 6.1: Compartimentos del embalse (P1,...,P9).

- Condiciones de alta tasa de renovación del agua embalsada. Existe un flujo tipo pistón a lo largo del embalse, desde la cola a la presa.
- Condiciones de baja tasa de renovación del agua del embalse. En estas condiciones los compartimentos, por su alto volumen y su baja tasa de renovación, se comportan como espacios más estancos en lo que a circulación de larvas se refiere.

El movimiento de las larvas entre las distintas zonas del embalse puede observarse en la Figura 6.2.

6.1.1. Constantes biológicas

La biología y el desarrollo de los mejillones en el embalse es compleja, por tanto en este primer trabajo se modelan los procesos de reproducción, de mortalidad, la fijación del mejillón al sustrato, el movimiento de las larvas en el agua y el control de la densidad. También es necesario modelizar la temperatura del agua debido a lo esencial que resulta para el desarrollo del mejillón.

Para conseguir un buen modelo es necesario disponer de la siguiente información:

- Temperatura media durante todo el año en cada una de las zonas.
- Porcentaje de mejillones que inician el ciclo reproductivo para cada una de las temperaturas, $f_{r_{43},m,j}$ y $f_{r_{44},m,j}$, $1 \leq m \leq 3$, $1 \leq j \leq 17$.

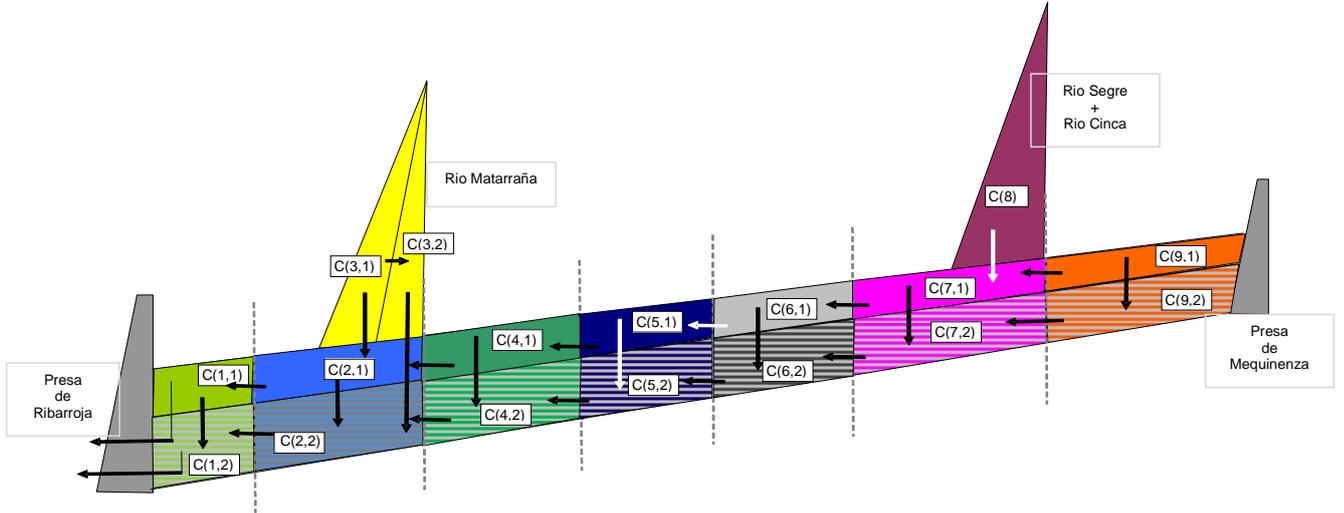


Figura 6.2: Movimientos de las larvas en cada compartimento $C(i, 1)$, $C(i, 2)$ que corresponden a la zona superior y la inferior del compartimento P_i del embalse.

- Cantidad de larvas viables por mejillón en función de la edad, $g_{c,s}$, siendo $1 \leq c \leq 2$ el ciclo reproductivo y $1 \leq s \leq 6$ la edad del mejillón en semestres.
- Probabilidad de que las larvas se muevan a distintos entornos, $f_{r_{20}}$ y $f_{r_{21}}$.
- Densidad máxima de mejillones vivos en la zona, $250.000 \text{ ind}/\text{m}^2$, siempre que el sustrato sea el adecuado.
- Edad, medida en días, en la que alcanzan su madurez sexual, $n(j)$, $1 \leq j \leq 17$.
- Tipo de suelo de la zona, $B(k)$, $1 \leq k \leq 17$.

6.1.2. Definición del modelo del ecosistema

El modelo propuesto, ME , consiste en una extensión de sistemas P multientornos probabilístico funcional con membranas activas de grado (5, 17) tomando T unidades de tiempo:

$$(\Gamma, \Sigma, G, R_E, \Pi, \{f_{r,j} : r \in R_\Pi, 1 \leq j \leq 17\}, \{M_{ij} : 0 \leq i \leq 4, 1 \leq j \leq 17\})$$

donde:

- $\Gamma = \{X_{s,c,a}, Y_{s,c,a} : 1 \leq s \leq 6, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T\} \cup$
 $\{W_{d,c,a}, Q_{d,c,a} : 0 \leq d \leq 189, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T\} \cup$
 $\{WE_{c,a,s} : 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T, 1 \leq s \leq 17\} \cup$
 $\{L_{dc} : 0 \leq d \leq 28, 1 \leq c \leq 2\} \cup \{t_i, t'_i : 1 \leq i \leq 3\} \cup$
 $\{D_{cdf} : 1 \leq c \leq 2, 1 \leq d \leq 14, 1 \leq f \leq 7\} \cup \{D_c : 1 \leq c \leq 2\} \cup$
 $\{a_s : 0 \leq s \leq 5\} \cup \{c_i : 1 \leq i \leq 2\} \cup \{e_i : 1 \leq i \leq 6\} \cup$
 $\{f_i : 1 \leq i \leq 5\} \cup \{t, b, M, e, f\} \cup \{\eta_i : 0 \leq i \leq 153\}$

Los objetos X, Y se asocian a los distintos estadios del mejillón. L se asocia con las larvas, W, WE y Q se asocian a los mejillones nacidos en el presente ciclo. El objeto M significa la muerte de un mejillón. Los objetos D permiten conocer cuando la temperatura alcanza la que permite empezar la reproducción. Los objetos t_i señalan el comienzo de la reproducción en la membrana i . El objeto a_s permite el control de la densidad de los mejillones. El objeto c_i denota el ciclo.

- Los objetos que pueden encontrarse en el entorno son

$$\Sigma = \{WE_{c,a,j}, W_{1,c,a} : 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T, 1 \leq j \leq 17\}$$

- El grafo es $G = (V, S)$, donde $V = \{e_1, \dots, e_{17}\}$ son las 17 zonas en las que se ha dividido el embalse. Las relaciones entre las zonas contemplan que las larvas pueden permanecer en la misma zona donde nace, $(v, v) \in S$ para cada $v \in V$, también contempla movimiento de larvas entre zonas según se dibuja en la Figura 6.3.

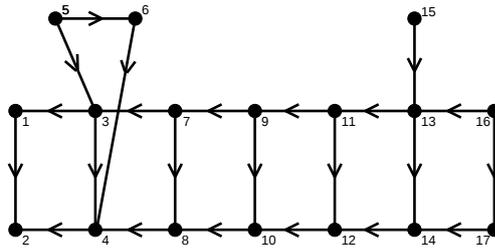


Figura 6.3: Grafo de las 17 zonas del embalse con sus flujos.

- El conjunto R_E de reglas del entorno consiste en:

$$r_{22,c,a,s} \equiv (WE_{c,a,s})_{e_j} \rightarrow (W_{1,c,a})_{e_s}, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T, 1 \leq s \leq 17, 1 \leq j \leq 17, j \neq s$$

$$r_{23,c,a,j} \equiv (WE_{c,a,j})_{e_j} \rightarrow (W_{1,c,a})_{e_j}, \quad 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T, 1 \leq j \leq 17$$

- $\Pi = (\Gamma, \mu, R_\Pi)$ es el esqueleto del sistema P probabilístico funcional con polarización de grado 5, donde $\mu = [[]_1 []_2 []_3 []_4]_0$.
- $\Pi_j = (\Gamma, \mu, R_{\Pi_j}, T, \{f_{r,j} : r \in R_\Pi\}, \mathcal{M}_{0j}, \dots, \mathcal{M}_{4j})$, $1 \leq j \leq 17$, es una extensión de un sistema P probabilístico funcional con membranas activas de grado 5 siendo T unidades de tiempo.

- Para cada r , $r \neq 20, 21$, y para cada j , $1 \leq j \leq 17$, $f_{r,j}$ es una función computable definida por $f_{r,j}(a) = k_{r,j}$, para cada $a = 1, 2, \dots, T$, y $k_{r,j}$ es un número real entre 0 y 1, asociado a r y j .

$f_{r_{20},j}(a) = F(\varphi(a), j, s)$, donde $\varphi(a)$ es el tipo de gestión que se elige cada año para llevar a cabo en el embalse, a ($a = 1, 2, \dots, T$), y $F(x, y, z)$ es un número real entre 0 y 1 proporcionando la probabilidad de cambio de las larvas entre entornos.

$f_{r_{21},j}(a) = F(\varphi(a), j, 0)$ proporciona la probabilidad que las larvas salgan del sistema P.

- * \mathcal{M}_{0j} , \mathcal{M}_{1j} , \mathcal{M}_{2j} , \mathcal{M}_{3j} y \mathcal{M}_{4j} ($1 \leq j \leq 17$) son cadenas sobre Γ que describen los multiconjuntos de objetos iniciales localizados en las regiones de μ

$$\{\mathcal{M}_{ij}\}_{1 \leq i \leq 3, 1 \leq j \leq 17} = \{X_{s,1,1}^{q_{ij}} : 1 \leq s \leq 6\};$$

$$\{\mathcal{M}_{4j}\}_{1 \leq j \leq 17} = \{h, c_1, e\};$$

$$\{\mathcal{M}_{0j}\}_{1 \leq j \leq 17} = \{\eta_0, T_1\};$$

- El conjunto R_{Π_j} de reglas del sistema consiste en:

$$r_1 \equiv [\eta_i]_0^0 \rightarrow [\eta_{i+1}]_0^0, \quad 0 \leq i \leq 151, i \neq 103, i \neq 136$$

(En las configuraciones 103 y 136 se produce una sincronización del proceso)

Simulación de las temperaturas. El señal para activar el ciclo de reproducción se obtiene cuando se alcanza la temperatura adecuada, por tanto es necesario simular la temperatura del agua. Es posible considerar que existen tres intervalos de temperaturas,

de modo que cuando la temperatura alcanza el intervalo inferior, un porcentaje de mejillones adultos inician la reproducción, en el segundo intervalo otro porcentaje la inicia, y cuando se alcanza la mayor temperatura los mejillones restantes en edad reproductiva inician la reproducción. Las reglas que se aplican son:

$$r_{2c} \equiv [D_c \xrightarrow{f_{r_{2c},j}} \lambda]_0^0, \quad 1 \leq c \leq 2, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{3c} \equiv [D_c \xrightarrow{1-f_{r_{2c},j}} D_{c,1,1}]_0^0, \quad 1 \leq c \leq 2, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{4cdf} \equiv [D_{c,d,f} \xrightarrow{f_{r_{4cf3},j}} t_1, t_2, t_3]_0^0, \\ 1 \leq d \leq 14, 1 \leq f \leq 7, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{5cdf} \equiv [D_{c,d,f} \xrightarrow{f_{r_{5cf2},j}} t_1, t_2, D_{c,d+1,f}]_0^0, \\ 1 \leq d \leq 14, 1 \leq f \leq 7, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{6cdf} \equiv [D_{c,d,f} \xrightarrow{f_{r_{6cf1},j}} t_1, D_{c,d+1,f}]_0^0, \\ 1 \leq d \leq 14, 1 \leq f \leq 7, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{7cdf} \equiv [D_{c,d,f} \xrightarrow{1-\sum_{i=4}^7 f_{r_{icf}(7-i),j}} D_{c,d+1,f}]_0^0, \\ 1 \leq d \leq 14, 1 \leq f \leq 7, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{8cf} \equiv [D_{c,14,f} \xrightarrow{f_{r_{8cf3},j}} t_1, t_2, t_3]_0^0, \\ 1 \leq f \leq 7, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{9cf} \equiv [D_{c,14,f} \xrightarrow{f_{r_{9cf2},j}} t_1, t_2, D_{c,1,f+1}]_0^0, \\ 1 \leq f \leq 7, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{10cf} \equiv [D_{c,14,f} \xrightarrow{f_{r_{10cf1},j}} t_1, D_{c,1,f+1}]_0^0, \\ 1 \leq f \leq 7, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{11cf} \equiv [D_{c,14,f} \xrightarrow{1-\sum_{i=8}^{10} f_{r_{icf}(11-i),j}} D_{c,1,f+1}]_0^0, \\ 1 \leq f \leq 7, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{12} \equiv t_m []_m^0 \rightarrow [t]_m^+, \quad 1 \leq m \leq 3$$

$$r_{13} \equiv [t]_m^+ \rightarrow t []_m^0, \quad 1 \leq m \leq 3$$

Proceso de Reproducción. El proceso de reproducción se lleva a cabo en las membranas 1, 2 y 3. En el interior de estas mem-

branas pueden existir objetos $X_{s,c,a}$ y $Q_{d,c,a}$ que respectivamente representan los mejillones adultos y los mejillones nacidos en el ciclo previo.

$$r_{14} \equiv [Q_{d,c,a}]_m^+ \xrightarrow{0,5} Y_{1,c,a} L_{0,c,a}^{g_{c,1}} []_m^0, \\ 1 \leq a \leq T, n(j) \leq d \leq 180, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq m \leq 3, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{15} \equiv [Q_{d,c,a}]_m^+ \xrightarrow{0,5} Y_{1,c,a} []_m^0, \\ 1 \leq a \leq T, n(j) \leq d \leq 180, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq m \leq 3, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{16} \equiv [Q_{d,c,a}]_m^+ \rightarrow Y_{1,c,a} []_m^0, \\ 1 \leq a \leq T, 0 \leq d < n(j), 1 \leq c \leq 2, 1 \leq m \leq 3, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{17} \equiv [X_{s,c,a}]_m^+ \xrightarrow{0,5} Y_{s,c,a} L_{0,c,a}^{g_{c,s}} []_m^0, \\ 1 \leq a \leq T, 1 \leq s \leq 6, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq m \leq 3$$

$$r_{18} \equiv [X_{s,c,a}]_m^+ \xrightarrow{0,5} Y_{s,c,a} []_m^0, \\ 1 \leq a \leq T, 1 \leq s \leq 6, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq m \leq 3$$

Crecimiento de las larvas. El crecimiento de las larvas puede llevarse a cabo en el entorno donde han nacido o se pueden mover a otros entornos.

$$r_{19} \equiv [L_{d,c,a} \rightarrow L_{d+1,c,a}]_0^0, 0 \leq d < 28, 1 \leq a \leq T, 1 \leq c \leq 2$$

$$r_{20} \equiv [L_{28,c,a}]_0^0 \xrightarrow{f_{r_{20},j}} WE_{c,a,s} []_0^0, \\ 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T, 1 \leq s \leq 17, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{21} \equiv [L_{28,c,a} \xrightarrow{f_{r_{21},j}} \lambda]_0^0, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T, 1 \leq j \leq 17$$

Larvas que entran en el entorno

$$r_{24} \equiv W_{1,c,a} []_0^0 \rightarrow [W_{2,c,a}]_0^0, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T$$

Mortalidad asociada a la senescencia.

$$r_{25} \equiv [Y_{6,c,a} \rightarrow M]_0^0, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T$$

Todos los mejillones deben entrar en la membrana 4.

$$r_{26} \equiv Y_{s,c,a} []_4^0 \rightarrow [Y_{s,c,a}]_4^0, 1 \leq s \leq 5, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T$$

$$r_{27} \equiv W_{2,c,a} []_4^0 \rightarrow [Q_{3,c,a}]_4^0, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T$$

$$r_{28} \equiv [Q_{d,c,a} \rightarrow Q_{d+1,c,a}]_4^0, \quad 3 \leq d \leq 180, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T$$

El ciclo de la reproduction no se lleva a cabo. En el caso de que las condiciones que inician el ciclo reproductivo no se produzcan, las siguientes reglas permiten continuar el proceso.

$$r_{29} \equiv [\eta_{103} \rightarrow t'_1 t'_2 t'_3 \eta_{104}]_0^0$$

$$r_{30} \equiv t'_m []_m^0 \rightarrow [t]_m^-, \quad 1 \leq m \leq 3$$

$$r_{31} \equiv [X_{s,c,a}]_m^- \rightarrow Y_{s,c,a} []_m^0, \\ 1 \leq s \leq 6, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T, 1 \leq m \leq 3$$

$$r_{32} \equiv [Q_{d,c,a}]_m^- \rightarrow Y_{1,c,a} []_m^0, \\ 1 \leq d \leq 180, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T, 1 \leq m \leq 3$$

$$r_{33} \equiv [t]_m^- \rightarrow t []_m^0, \quad 1 \leq m \leq 3$$

Viabilidad de los mejillones asociada a la densidad de población. En este proceso, se analiza la viabilidad de los mejillones jóvenes y de los adultos. Para los primeros, la viabilidad depende del tipo de sustrato y para los adultos depende de su posición.

$$r_{34} \equiv \eta_{138} []_4^0 \rightarrow \eta_{139} [b]_4^+$$

$$r_{35} \equiv [h]_4^+ \rightarrow b [a_0^{B(k)*250000}]_4^0, \quad 1 \leq k \leq 17$$

$$r_{36} \equiv [a_s]_4^+ \rightarrow b [a_{s+1}]_4^0, \quad 0 \leq s \leq 4$$

$$r_{37} \equiv [e]_4^+ \rightarrow b [f_1]_4^0$$

$$r_{38} \equiv [e_i]_4^+ \rightarrow b [f_i]_4^0, \quad 1 \leq i \leq 5$$

$$r_{39} \equiv [f_i]_4^0 \rightarrow b [e_{i+1}]_4^+, \quad 1 \leq i \leq 5$$

$$r_{40} \equiv [e_6]_4^+ \rightarrow b [f]_4^0$$

$$r_{41} \equiv [Q_{d,c,a} a_0]_4^0 \rightarrow Q_{d+1,c,a} []_4^+, \\ 1 \leq a \leq T, 3 \leq d \leq 180, 1 \leq c \leq 2$$

$$r_{42} \equiv [Y_{s,c,a} a_s]_4^0 \rightarrow X_{s+1,c+(-1)^{c+1},a} []_4^+, \\ 1 \leq a \leq T, 1 \leq s \leq 5, 1 \leq c \leq 2$$

$$r_{43m} \equiv X_{s,c,a} []_m^0 \xrightarrow{f_{r_{43m},j}} [X_{s,c,a}]_m^0, \\ 1 \leq a \leq T, 1 \leq m \leq 3, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{44m} \equiv Q_{d,c,a} []_m^0 \xrightarrow{f_{r_{44m},j}} [Q_{d+1+(c-1)*60,c+(-1)^{c+1},a+(c-1)}]_m^0,$$

$$1 \leq a \leq T, 0 \leq d \leq 121, 1 \leq m \leq 3, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq j \leq 17$$

$$r_{45} \equiv [Q_{d,c,a} \rightarrow Q_{d+1,c,a}]_m^0,$$

$$1 \leq a \leq T, 5 \leq d \leq 121, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq m \leq 3$$

Preparación para el comienzo de un nuevo ciclo. Se eliminan los objetos creados y se reinician los contadores.

$$r_{46} \equiv \eta_{152} []_4^0 \rightarrow \eta_{153} [h]_4^-$$

$$r_{47} \equiv [Y_{s,c,a}]_4^- \rightarrow M []_4^0, 1 \leq s \leq 5, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T$$

$$r_{48} \equiv [Q_{d,c,a}]_4^- \rightarrow M []_4^0, 1 \leq d \leq 121, 1 \leq c \leq 2, 1 \leq a \leq T$$

$$r_{49} \equiv [a_s]_4^- \rightarrow b []_4^0, 0 \leq s \leq 6$$

$$r_{50} \equiv [b]_4^- \rightarrow b []_4^0$$

$$r_{51} \equiv [b \rightarrow \lambda]_0^0$$

$$r_{52} \equiv [t \rightarrow \lambda]_0^0$$

$$r_{53} \equiv [\eta_{153} \rightarrow \eta_0]_0^0$$

$$r_{54} \equiv [c_i]_4^- \rightarrow D_{i+(-1)^{i+1}} [c_{i+(-1)^{i+1}}]_4^0, 1 \leq i \leq 2$$

$$r_{55} \equiv [f]_4^- \rightarrow b[e]_0^4$$

6.1.3. Estructura del sistema P diseñado

El sistema P que se ha diseñado está formado por las reglas de reproducción, las de crecimiento, las de mortalidad, las de fijación del mejillón al substrato, el movimiento de larvas en el agua, el control de la densidad y las de actualización. La modularidad que presentan los sistemas P permiten agrupar estas reglas en módulos distintos formando un ciclo cerrado. Al finalizar la ejecución de estos módulos dos veces se obtiene la simulación de un año de vida en el ecosistema. De este modo para simular varios años del ecosistema se han de realizar el doble de simulaciones del ciclo al de años que se quieren estudiar.

A diferencia de los modelos diseñados en el Capítulo 5 para el modelado de los quebrantahuesos, los módulos que se pueden tener en cuenta en este sistema no son secuenciales. Debido a la complejidad del ecosistema, cada entorno evoluciona de forma independiente a los demás, lo que provoca que pueda darse el caso que se apliquen a la vez reglas de distintos módulos. En la Figura 6.4 se muestra el esquema en el que puede resumirse el sistema P.

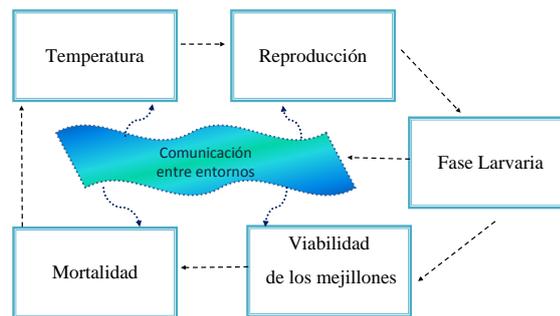


Figura 6.4: Estructura del Sistema P.

- **Módulo de temperaturas.** Un ciclo empieza con las reglas que simulan la temperatura del agua, para disparar el inicio del ciclo reproductivo. El primer ciclo sexual se inicia en primavera cuando la temperatura del agua asciende hasta los 15°C, en caso de existir el segundo ciclo se lleva a cabo a finales de verano cuando las temperaturas descienden hasta alcanzar los 15°C.
- **Módulo de reproducción.** En este módulo se llevan a cabo las reglas que simulan la reproducción de los mejillones que tienen la edad suficiente de reproducirse. Este módulo se lleva a cabo en el caso que la temperatura haya llegado a la temperatura de 15°C. Si la temperatura no ha sido la adecuada, los mejillones no se reproducen y en el paso oportuno se aplicarán las reglas de la r_{29} a la r_{33} para poder continuar con los siguientes módulos.
- **Módulo de la fase larvaria.** En este módulo las larvas crecen y se mueven a otros entornos. Puede ser que las larvas entren en un entorno en el que el proceso vaya más atrasado o puede ir más adelantado, de modo que al entrar las larvas en el entorno seguirán su crecimiento y el entorno en el que entran continuará aplicando las reglas que le corresponden.

- **Módulo de la viabilidad de los mejillones.** En este módulo se aplican las reglas de la fijación de los mejillones jóvenes al sustrato y las reglas de regulación de la densidad de los mejillones.
- **Módulo de mortalidad.** En este módulo se consideran las reglas de mortalidad asociada a la senescencia y las de la mortalidad por falta de nutrientes debido a una densidad de individuos muy elevada.

En este módulo también se aplican las reglas que preparan el sistema P para iniciar un nuevo ciclo.

6.1.4. Simulador

Para la validación del ecosistema del mejillón cebra el *Grupo de Computación Natural*, de la Universidad de Sevilla han desarrollado un simulador ad hoc en P-Lingua [52], de acuerdo a las necesidades que han tenido los creadores del modelo.

Esta herramienta permite que el creador del modelo introduzca el código fuente, tiene la posibilidad de detectar errores, corregirlos y verificar paso a paso el simulador. El experto en ecosistemas en todo momento puede comprobar los parámetros biológicos del mejillón cebra y de entorno del embalse. Los parámetros de entrada son fácilmente modificables lo que permite al gestor realizar experiencias virtuales.

La Figura 6.5 muestra una pantalla del simulador.

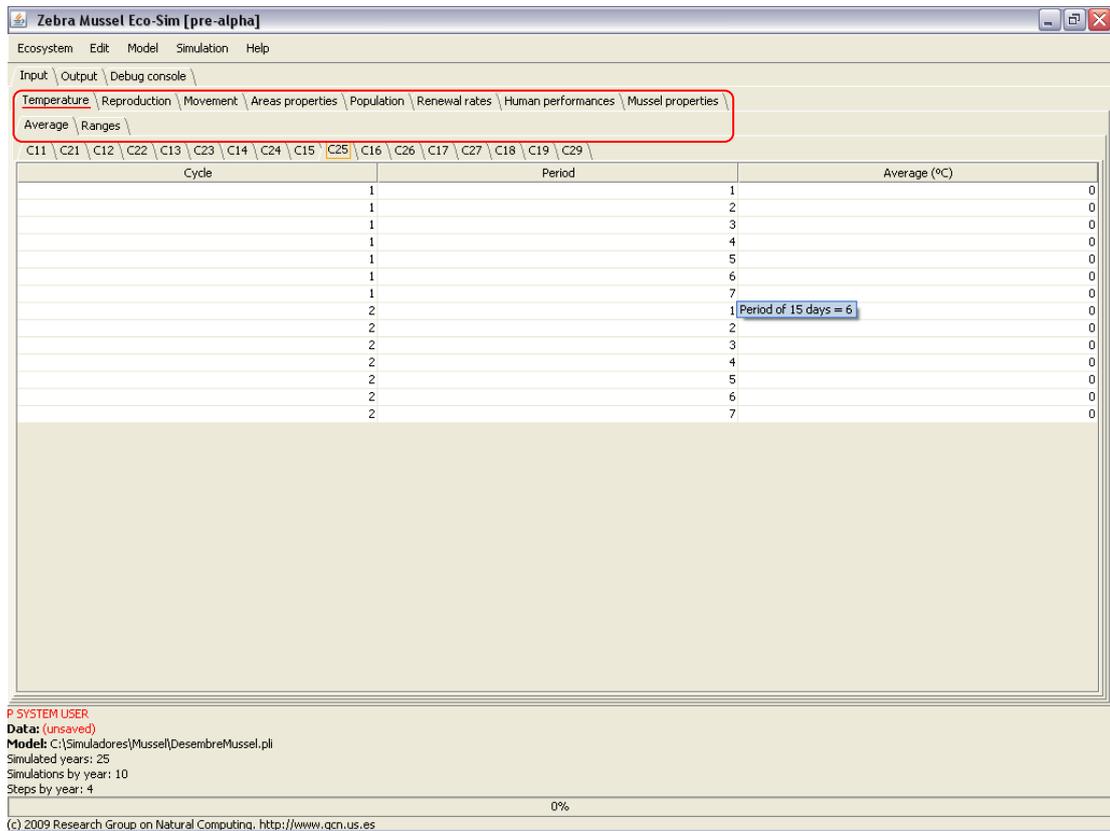


Figura 6.5: Pantalla de *temperatura*.

6.2. Modelado del Rebeco

El ecosistema a modelizar se centra en el *Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici* situado en el norte de la provincia de Lleida, en el Pirineo catalán. El parque tiene 40.852 ha divididos en dos zonas de protección diferenciadas, la zona interna y la zona periférica. La zona interna es la que tiene la categoría de parque nacional, estrictamente hablando y tiene 14.119ha. Las 26.733 ha de la zona periférica rodean a la zona interna y están destinadas a garantizar una completa protección de los recursos naturales del parque y evitar posibles impactos ecológicos y paisajísticos del exterior. La zona periférica permite un nivel de protección gradual entre la parte interna, más protegida, y el exterior. La situación geográfica del parque se muestra en la Figura 6.6.

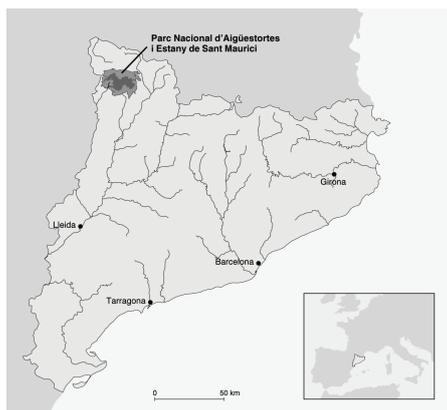


Figura 6.6: Localización del *Parc Nacional de Aigüestores i Estany de Sant Maurici*; en gris oscuro el Parque estricto, y en gris claro la zona periférica [13].

En el parque habita el rebeco o sarrio, una especie de ungulado perteneciente a la subfamilia de los Caprinos. Esta especie resulta de gran interés desde el punto de vista cinegético, naturalístico y turístico, ya que supone aportes significativos a las economías deprimidas de las zonas de montaña.

El rebeco es un animal de pequeño tamaño, cuya altura oscila entre los 70-80cm. Su peso se sitúa entre los 22 y 28 kg. Los machos se diferencian de las hembras por tener unos cuernos más largos, gruesos y curvados. El pelaje de los animales varía en función del sexo, la edad y la época del año, siendo más oscuro en invierno y en las hembras. Son animales que se mueven en pequeños grupos, acostumbran a ser grupos de machos o de hembras con sus crías, no suelen mezclarse los machos con las hembras hasta la época de celo.

Es una especie que suele migrar estacionalmente, de modo que los meses de invierno con la llegada de las nieves descienden en altura y se cobijan en los bosques, en primavera en función del grosor de la capa de nieve ascienden a los picos más altos. Las tasas de mortalidad durante el primer año de vida oscilan entre el 40 % y 50 %, en cambio en adultos con menos de 11 años es inferior al 10 %. La esperanza de vida de la especie es de 20 años aproximadamente, aunque en animales mayores de 11 años la tasa de mortalidad llega al 90 %. Alcanzan la edad reproductiva a los 2 años. La productividad oscila entre el 50 % y 90 %.

En la actualidad se estima una población de 53000 rebecos en todo el Pirineo [20]. Pero la situación de la especie no siempre ha sido tan favorable, hacia finales de los años 60 debido a la caza indiscriminada se redujo la población hasta llegar al borde de la extinción. Otro factor que repercutió en el descenso de la especie se debió a la gran presión ganadera de ovino en la zona, que provocó que el hábitat natural del rebeco se fuera reduciendo.

El descenso en la población de rebecos hizo que por parte de la administración se tomaran medidas, se crearon las Reservas Nacionales de Caza gestionadas por las administraciones autonómicas, donde la caza está controlada. En Cataluña existen diversos espacios protegidos donde la caza no está permitida, como la zona interna del Parc Nacional de Aigüestortes y Estany de Sant Maurici, en la zona periférica se permite la caza de forma controlada. Las tasas de crecimiento de las poblaciones de rebecos son muy bajas, si se comparan con otras especies de ungulados. Por ese motivo existe un control en la caza, en las zonas permitidas, de modo que cada año se revisan los cupos de caza en función del censo del año anterior.

El rebeco es una especie que no tiene grandes depredadores en los Pirineos, excepto el oso pardo y el águila real. Por ese motivo la regulación de la densidad de la población, en las zonas que no está permitida la caza, depende mayoritariamente de las epidemias que suele sufrir. Las más destacadas suelen estar causadas por Pestivirus y por la Queratoconjuntivitis Infecciosa. En la primera, los individuos afectados se debilitan paulatinamente mientras que en la segunda van perdiendo gradualmente la vista, en los dos casos los animales acaban muriendo.

La primera vez que una epidemia de pestivirus afectó animales salvajes se produjo durante los años 2001 y 2002, donde se redujo drásticamente la población de rebecos de la Reserva Nacional de Caza del Alt Pallars-Arán, perteneciente a la provincia de Lleida. A partir de entonces otras zonas de Cataluña han ido sufriendo brotes de la enfermedad. La infección se ha convertido en endémica en toda la zona de Cataluña donde habita el rebeco, llegando a situaciones preocupantes en alguna de las poblaciones.

La pestivirus es una epidemia que no afecta por igual a las distintas zonas.

No se sabe con certeza a que es debido, pero se tienen distintos indicios que se han de estudiar en profundidad, se cree que puede deberse a una inmunidad que pueden poseer los animales que habitan en una zona donde la epidemia se ha producido recientemente, otra causa puede ser debida a la existencia de ganado doméstico que padece esta enfermedad. Los estudios actuales se centran en encontrar la manera de controlar o detener la expansión de la enfermedad. Esta tarea no resulta sencilla debido a la complejidad que supone el hábitat montañoso de los rebecos y el difícil control que supone una enfermedad vírica en una especie salvaje.

6.2.1. Ecosistema a modelizar

Debido a que esta especie forma parte del ecosistema modelado del quebrantahuesos presentado en el Capítulo 5, se ha escogido como punto de partida el modelo presentado en la Sección 5.3. A los procesos del modelo base (la reproducción, la mortalidad natural, el control de la densidad y la alimentación) se le van a añadir los procesos por mortalidad por caza, la situación meteorológica y la mortalidad por una enfermedad. El modelo continuará utilizando el año como unidad de tiempo. En esta primera aproximación solo se va a modelizar una especie, pero el modelo va a permitir introducir más especies, para que en el futuro sea fácilmente ampliable.

Debido a la orografía del terreno dentro del *Parc Nacional de Aigüestores i Estany de Sant Maurici* se van a considerar 6 zonas en las que habitan manadas de rebecos. Estas 6 zonas son: el valle de San Nicolau, San Mauricio, el Valle de Aran, la Vall Fosca, Serra de Rei y Rivera de Caldes. A causa de las características de cada una de las zonas existen diferencias en cuanto a la presencia o ausencia de la enfermedad y en el patrón epidemiológico de la enfermedad. Además se ha de tener en cuenta que según sea la zona del interior del parque o sea una zona de la periferia la caza está prohibida o se permite de forma controlada. Por estos motivos va a ser necesario considerar los multientornos para su modelización, aunque no existe movimiento de los animales de una zona a otra.

6.2.2. Constantes biológicas

Para modelar los procesos de los que depende el ecosistema es necesario disponer de la información biológica, que se muestra en la Tabla 6.1. En ella se muestra la notación usada para cada una de las constantes utilizadas, algunas de ellas ya se utilizaban en el Capítulo 5 para el modelado de las aves rapaces, en este caso se han renombrado, debido a que en este modelo pueden depender de las zonas.

| Memoria | Rebeco | Significado |
|-----------|---------------|---|
| $g_{i,3}$ | | Edad a la que los animales se consideran adultos. |
| $g_{i,4}$ | | Edad a la que los animales empiezan a ser fértiles. |
| $g_{i,5}$ | | Edad a la que los animales dejan de ser fértiles. |
| $g_{i,6}$ | | Esperanza de vida de la especie i . |
| $g_{i,7}$ | $d_{\nu,i,1}$ | Densidad máxima de la especie i en el ecosistema. |
| $g_{i,8}$ | $d_{\nu,i,2}$ | Número de animales que sobreviven después de alcanzar la densidad máxima. |
| $k_{i,1}$ | $k_{\nu,i,1}$ | Proporción de hembras en la población (en tanto por 1). |
| $k_{i,2}$ | $k_{\nu,i,2}$ | Tasa de fertilidad (en tanto por 1). |
| $k_{i,3}$ | $k_{\nu,i,3}$ | Número de descendientes para cada hembra fértil. |
| $m_{i,1}$ | $m_{\nu,i,1}$ | Proporción de la mortalidad de los animales jóvenes (en tanto por 1). |
| $m_{i,2}$ | $m_{\nu,i,2}$ | Proporción de la mortalidad en los animales adultos (en tanto por 1). |
| $m_{i,3}$ | $m_{\nu,i,3}$ | Proporción de animales jóvenes retirados del ecosistema (en tanto por 1). |
| | $h_{\nu,i,1}$ | Animales jóvenes cazados. |
| | $h_{\nu,i,2}$ | Animales adultos cazados. |
| | $md_{i,1}$ | Probabilidad de morir por el pestivirus. |
| | I_{ν} | Probabilidad de una epidemia de pestivirus en la zona ν . |

Tabla 6.1: Equivalencia entre las constantes y significado de las mismas (ν se refiere a cada una de 6 las zonas definidas en el ecosistema).

6.2.3. Definición del modelo del ecosistema

El modelo propuesto, consiste en la siguiente extensión de sistemas P multientornos probabilístico funcional con membranas activas de grado (4,6) tomando T unidades de tiempo, donde 6 son las zonas a modelar:

$$(\Gamma, \Sigma, G, R_E, \Pi, \{f_{r,j} : r \in R_{\Pi}, 1 \leq j \leq 6\}, \{\mathcal{M}_{ij} : 0 \leq i \leq 3, 1 \leq j \leq 6\})$$

donde:

- $\Gamma = \{X_{ijy}, Y_{ijy}, Y'_{ijy}, Z_{ijy}, V_{ijy}, W_{ijy} : 1 \leq i \leq N, 0 \leq j \leq g_{i,6}, 1 \leq y \leq S\} \cup \{t, F_0\} \cup \{t_i : 1 \leq i \leq 3\} \cup \{D_i, c_i, a_i, e_i, d_i, S_i, N_i : 1 \leq i \leq N\} \cup \{G_i : 4 \leq i \leq 10\} \cup \{R_i : 0 \leq i \leq 6\}$

es el alfabeto de trabajo.

Los símbolos X, Y, Y', Z, V y W representan el mismo animal en diferentes estados. El índice i está asociado al tipo de animal, el índice j se asocia a su edad, $g_{i,6}$ es la esperanza de vida, y y se asocia al año de simulación para posibles actuaciones antrópicas del modelo (es decir, actuaciones humanas).

Los objetos t y t_i permiten simular las condiciones climáticas que presenta el ecosistema cada año, para poder evolucionar en función de la cantidad de nieve acumulada.

Los objetos c permiten crear los objetos a , e que junto a los objetos D son los responsables del control de la densidad. D permite contar el número de animales que hay para cada una de las especies.

Los objetos d permiten crear los objetos S , N que indican, respectivamente, si cada una de las zonas sufrirán o no un brote de la enfermedad.

G_i son los objetos asociados a la producción de hierba del ecosistema en cada uno de los i meses del año y finalmente el contador R permite sincronizar el sistema P.

- Los objetos que pueden encontrarse en el entorno son

$$\Sigma = \{t, t_i : 1 \leq i \leq 3\}$$

- El grafo es $G = (V, S)$, donde $V = \{e_1, \dots, e_E\}$. Las relaciones entre las zonas contemplan únicamente que los animales pueden permanecer en la misma zona donde nace, $(v, v) \in S$ para cada $v \in V$.
- El conjunto R_E de reglas del entorno consisten en las que simulan el clima. La evolución va a depender del grosor de la nieve acumulada, se contemplan 3 situaciones. p_i con $1 \leq i \leq 3$ es la probabilidad de darse cada una de ellas.

$$r_{e_1} \equiv (t)_{e_1} \xrightarrow{p_1} (t_1)_{e_1} (t_1)_{e_2} \cdots (t_1)_{e_E}$$

$$r_{e_2} \equiv (t)_{e_1} \xrightarrow{p_2} (t_2)_{e_1} (t_2)_{e_2} \cdots (t_2)_{e_E}$$

$$r_{e_3} \equiv (t)_{e_1} \xrightarrow{1-p_1-p_2} (t_3)_{e_1} (t_3)_{e_2} \cdots (t_3)_{e_E}$$

$$r_{e_\nu} \equiv (t)_{e_\nu} \rightarrow (\lambda)_{e_\nu}, \quad 1 < \nu \leq E$$

- $\Pi = (\Gamma, \mu, R_\Pi)$ es el esqueleto del sistema P probabilístico funcional con polarización de grado 4, donde $\mu = [[]_1 []_2 []_3]_0$.
- $\Pi_j = (\Gamma, \mu, R_{\Pi_j}, T, \{f_{r,j} : r \in R_\Pi\}, \mathcal{M}_{0j}, \mathcal{M}_{1j}, \mathcal{M}_{2j}, \mathcal{M}_{3j})$, $1 \leq j \leq E$, es una extensión de un sistema P probabilístico funcional con membranas activas de grado 4 siendo T las unidades de tiempo.

- Para cada r , y para cada j , $1 \leq j \leq E$, $f_{r,j}$ es una función computable definida por $f_{r,j}(a) = k_{r,j}$, para cada $a = 1, 2, \dots, T$, y $k_{r,j}$ es un número real entre 0 y 1, asociado a r y j .
- \mathcal{M}_{0j} , \mathcal{M}_{1j} , \mathcal{M}_{2j} , y \mathcal{M}_{3j} ($1 \leq j \leq E$) son cadenas sobre Γ que describen los multiconjuntos de objetos iniciales localizados en las regiones de μ

$$\{\mathcal{M}_{ij}\}_{1 \leq i \leq 3, 1 \leq j \leq E} = \{\emptyset\};$$

$$\{\mathcal{M}_{0j}\}_{1 \leq j \leq E} = \{X_{i,j,y}, F_0, R_0, c_i, d_i\};$$

- El conjunto R_{II_j} de reglas del sistema consiste en:
 - *Preparación del sistema para empezar un ciclo.* Este proceso consiste en 3 configuraciones. Después de aplicar alguna de las reglas del entorno, r_{e_1} , r_{e_2} , r_{e_3} se conoce la condición climática del año a simular y por lo tanto desde el entorno se introduce en las membranas interiores el objeto t_i que guarda esta información.

$$r_1 \equiv t_i[]_0^0 \rightarrow [t_i]_0^0, \quad 1 \leq i \leq 3$$

$$r_2 \equiv t_i[]_i^0 \rightarrow [t_i]_i^-, \quad 1 \leq i \leq 3$$

Cada una de las membranas internas etiquetadas por 1, 2 o 3, guardan la información de los parámetros biológicos correspondientes a cada situación climática.

Los objetos asociados a los animales deben entrar en las membranas correspondientes, dependiendo del grosor de nieve.

$$r_3 \equiv X_{i,j,y}[]_l^- \rightarrow [X_{i,j,y}]_l^0, \\ 1 \leq i \leq N, \quad 1 \leq j \leq g_{i,6}, \quad 1 \leq y \leq S, \quad 1 \leq l \leq 3$$

Cada zona geográfica en la que habita la especie genera mensualmente la hierba que sirve de alimento a la especie.

$$r_4 \equiv (F_0[]_l^- \rightarrow [G_4^{\alpha_4(\nu)}, \dots, G_{10}^{\alpha_{10}(\nu)}]_l^0)_{e\nu}, \\ 1 \leq l \leq 3, \quad 1 \leq \nu \leq E. \text{ Donde } \alpha_i(\nu) \text{ corresponde a la cantidad de hierba producida en la zona } \nu \text{ durante el mes } i.$$

Se debe controlar la cantidad de animales existentes, para conocer si superan la carga máxima del ecosistema. Este proceso se lleva a cabo mediante los objetos a_i

$$r_5 \equiv (c_i[]_l^- \rightarrow [a_i^{0,9d_{\nu,i,1}} e_i^{0,2d_{\nu,i,1}} c_i]_l^0)_{e\nu}, \\ 1 \leq i \leq N, \quad 1 \leq l \leq 3, \quad 1 \leq \nu \leq E$$

Simulación de la presencia o ausencia de la enfermedad.

$$r_6 \equiv (d_i []_l^- \xrightarrow{I_\nu} [S_i]_l^0)_{e_\nu}, \quad 1 \leq i \leq N, \quad 1 \leq l \leq 3, \quad 1 \leq \nu \leq E$$

$$r_7 \equiv (d_i []_l^- \xrightarrow{1-I_\nu} [N_i]_l^0)_{e_\nu}, \quad 1 \leq i \leq N, \quad 1 \leq l \leq 3, \quad 1 \leq \nu \leq E$$

Contador que va a permitir sincronizar el sistema P.

$$r_8 \equiv R_0 []_l^- \rightarrow [R_0]_l^0, \quad 1 \leq l \leq 3$$

Aleatoriedad en el control de la densidad

$$r_9 \equiv [e_i \xrightarrow{0,5} a_i]_l^0, \quad 1 \leq i \leq N, \quad 1 \leq l \leq 3$$

$$r_{10} \equiv [e_i \xrightarrow{0,5} \lambda]_l^0, \quad 1 \leq i \leq N, \quad 1 \leq l \leq 3$$

- *Reglas de reproducción*

Machos en edad fértil

$$r_{11} \equiv ([X_{i,j,y} \xrightarrow{1-k_{\nu,i,1}} Y_{i,j,y} D_i]_l^0)_{e_\nu}, \\ 1 \leq i \leq N, \quad g_{i,4} \leq j < g_{i,5}, \quad 1 \leq y \leq S, \quad 1 \leq l \leq 3, \quad 1 \leq \nu \leq E$$

Hembras en edad fértil que se reproducen

$$r_{12} \equiv ([X_{i,j,y} \xrightarrow{k_{\nu,i,1} \cdot k_{\nu,i,2}} Y_{i,j,y} Y_{i,0,y}^{k_{\nu,1,3}} D_i^{k_{\nu,1,3}+1}]_l^0)_{e_\nu}, \\ 1 \leq i \leq N, \quad g_{i,4} \leq j < g_{i,5}, \quad 1 \leq y \leq S, \quad 1 \leq l \leq 3, \quad 1 \leq \nu \leq E$$

Hembras en edad fértil que no se reproducen

$$r_{13} \equiv ([X_{i,j,y} \xrightarrow{k_{\nu,i,1} \cdot (1-k_{\nu,i,2})} Y_{i,j,y} D_i]_l^0)_{e_\nu}, \\ 1 \leq i \leq N, \quad g_{i,4} \leq j < g_{i,5}, \quad 1 \leq y \leq S, \quad 1 \leq l \leq 3, \quad 1 \leq \nu \leq E$$

Animales que han dejado de ser fértiles

$$r_{14} \equiv [X_{i,j,y} \rightarrow Y_{i,j,y} D_i]_l^0, \\ 1 \leq i \leq N, \quad g_{i,5} \leq j \leq g_{i,6}, \quad 1 \leq y \leq S, \quad 1 \leq l \leq 3$$

Animales jóvenes que no se reproducen

$$r_{15} \equiv [X_{i,j,y} \rightarrow Y_{i,j,y} D_i]_l^0, \\ 1 \leq i \leq N, \quad 1 \leq j < g_{i,4}, \quad 1 \leq y \leq S, \quad 1 \leq l \leq 3 \\ r_{16} \equiv [R_i \rightarrow R_{i+1}]_l^0, \quad 0 \leq i \leq 4$$

- *Reglas de densidad*

Chequeando si se ha alcanzado la densidad máxima

$$r_{17} \equiv ([D_i^{d_{\nu,i,1}} a_i^{d_{\nu,i,1}-d_{\nu,i,2}} \rightarrow \lambda]_l^0)_{e_\nu}, \\ 1 \leq i \leq N, \quad 1 \leq l \leq 3, \quad 1 \leq \nu \leq E$$

Transformación de los objetos que representan los animales

$$r_{18} \equiv [Y_{i,j,y} \rightarrow Y'_{i,j,y}]_l^0, \\ 1 \leq i \leq N, 0 \leq j \leq g_{i,6}, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3$$

- *Reglas de alimentación*

$$r_{19} \equiv [Y'_{i,j,y} a_i G_4^{\beta_4} G_5^{\beta_5} G_6^{\beta_6} G_7^{\beta_7} G_8^{\beta_8} G_9^{\beta_9} G_{10}^{\beta_{10}}] \rightarrow [Z_{i,j,y}]_l^0, \\ 1 \leq i \leq N, 0 \leq j < g_{i,6}, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3.$$

Donde β_i corresponde a la necesidad de comida de la especie en el mes i .

- *Mortalidad natural*

Animales jóvenes que sobreviven

$$r_{20} \equiv ([Z_{i,j,y}]_l^0 \xrightarrow{1-m_{\nu,i,1}-m_{\nu,i,3}} [V_{i,j,y}]_l^0)_{e_\nu}, \\ 1 \leq i \leq N, 0 \leq j < g_{i,3}, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3, 1 \leq \nu \leq E$$

Animales jóvenes que dejan el ecosistema o mueren

$$r_{21} \equiv ([Z_{i,j,y}]_l^0 \xrightarrow{m_{\nu,i,1}+m_{\nu,i,3}} [\lambda]_l^0)_{e_\nu}, \\ 1 \leq i \leq N, 0 \leq j < g_{i,3}, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3, 1 \leq \nu \leq E$$

Animales adultos que sobreviven

$$r_{22} \equiv ([Z_{i,j,y}]_l^0 \xrightarrow{1-m_{\nu,i,2}} [V_{i,j,y}]_l^0)_{e_\nu}, \\ 1 \leq i \leq N, g_{i,3} \leq j < g_{i,6}, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3, 1 \leq \nu \leq E$$

Animales adultos que mueren

$$r_{23} \equiv ([Z_{i,j,y}]_l^0 \xrightarrow{m_{\nu,i,2}} [\lambda]_l^0)_{e_\nu}, \\ 1 \leq i \leq N, g_{i,3} \leq j < g_{i,6}, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3, 1 \leq \nu \leq E$$

Animales que llegan a la edad máxima de la especie

$$r_{24} \equiv [Y_{i,g_{i,6},y}]_l^0 \rightarrow [\lambda]_l^0, 1 \leq i \leq N, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3$$

- *Mortalidad por caza*

Animales jóvenes que sobreviven

$$r_{25} \equiv ([V_{i,j,y}]_l^0 \xrightarrow{1-h_{\nu,i,1}} [W_{i,j,y}]_l^0)_{e_\nu}, \\ 1 \leq i \leq N, 0 \leq j < g_{i,3}, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3, 1 \leq \nu \leq E$$

Animales jóvenes que son cazados

$$r_{26} \equiv ([V_{i,j,y}]_l^0 \xrightarrow{h_{\nu,i,1}} [\lambda]_l^0)_{e_\nu}, \\ 1 \leq i \leq N, 0 \leq j < g_{i,3}, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3, 1 \leq \nu \leq E$$

Animales adultos que sobreviven

$$r_{27} \equiv ([V_{i,j,y}]_l^0 \xrightarrow{1-h_{\nu,i,2}} [W_{i,j,y}]_l^0)_{e_{\nu}},$$

$$1 \leq i \leq N, g_{i,3} \leq j < g_{i,6}, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3, 1 \leq \nu \leq E$$

Animales adultos que son cazados

$$r_{28} \equiv ([V_{i,j,y}]_l^0 \xrightarrow{h_{\nu,i,2}} [\lambda]_l^0)_{e_{\nu}},$$

$$1 \leq i \leq N, g_{i,3} \leq j < g_{i,6}, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3, 1 \leq \nu \leq E$$

- *Mortalidad por enfermedad*

$$r_{29} \equiv [R_5 S_i]_l^0 \rightarrow [\lambda]_l^-, 1 \leq i \leq N, 1 \leq l \leq 3$$

$$r_{30} \equiv [R_5 N_i]_l^0 \rightarrow [R_6]_l^0, 1 \leq i \leq N, 1 \leq l \leq 3$$

Animales que mueren a causa de la enfermedad

$$r_{31} \equiv [W_{i,j,y}]_l^- \xrightarrow{m_{d,i,1}} [\lambda]_l^+,$$

$1 \leq i \leq N, 0 \leq j < g_{i,6}, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3$ Animales que sobreviven a la enfermedad

$$r_{32} \equiv [W_{i,j,y}]_l^- \xrightarrow{1-m_{d,i,1}} [W_{i,j,y}]_l^+,$$

$1 \leq i \leq N, 0 \leq j < g_{i,6}, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3$

$$r_{33} \equiv [R_6]_l^0 \rightarrow [\lambda]_l^+, 1 \leq l \leq 3$$

$$r_{34} \equiv [W_{i,j,y}]_l^+ \rightarrow X_{i,j+1,y+1} []_l^0,$$

$1 \leq i \leq N, 0 \leq j < g_{i,6}, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3$

- *Reglas de actualización*

$$r_{35} \equiv [Y_{i,j,y}]_l^+ \rightarrow [\lambda]_l^0,$$

$1 \leq i \leq N, 0 \leq j < g_{i,6}, 1 \leq y \leq S, 1 \leq l \leq 3$

$$r_{36} \equiv [t]_l^+ \rightarrow R_0 F_0 t []_l^0, 1 \leq l \leq 3$$

$$r_{37} \equiv [c_i]_k^+ \rightarrow c_i d_i []_k^0, 1 \leq i \leq N, 1 \leq l \leq 3$$

$$r_{38} \equiv [a_i]_l^+ \rightarrow [\lambda]_l^0, 1 \leq i \leq N, 1 \leq l \leq 3$$

$$r_{39} \equiv [G_i]_k^+ \rightarrow [\lambda]_l^0, 1 \leq i \leq N, 1 \leq l \leq 3$$

$$r_{40} \equiv [D_i]_k^+ \rightarrow [\lambda]_l^0, 1 \leq i \leq N, 1 \leq l \leq 3$$

$$r_{41} \equiv [t]_0^0 \rightarrow t []_0^0$$

6.2.4. Estructura del sistema P diseñado

En la Figura 6.7 puede observarse el esquema modular que sigue el modelo.

A continuación se describe cada uno los módulos.

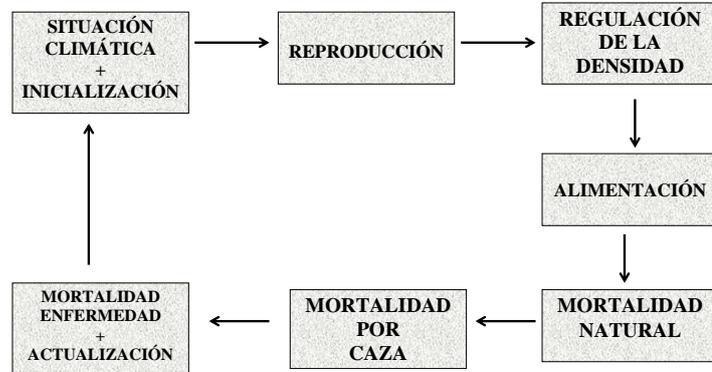


Figura 6.7: Módulos del Sistema P.

- **Módulo de situación climática.** Se inicia el proceso mediante la aplicación de las reglas de entorno que simulan aleatoriamente las tres situaciones del grosor de nieve acumulada. Se ha clasificado el grosor de nieve en tres intervalos, un intervalo corresponde al grosor de nieve que suele ser habitual, otro corresponde a precipitaciones de nieve inferiores a lo habitual y otro para años en que el grosor de nieve es superior. Una vez determinada la situación climática se aplican las reglas que inicializan el proceso. Se introduce un objeto t_i en la membrana i , $1 \leq i \leq 3$ según el grosor de nieve simulado, cambiando la carga de la membrana a negativa para poder introducir los objetos necesarios en la membrana y empezar la evolución del ecosistema.
- **Módulo de reproducción.** En este módulos se llevan a cabo las reglas pertenecientes a la reproducción. Los objetos X que representan a los animales evolucionan a Y creándose objetos D que sirven para conocer el número de animales que hay para cada una de las especies.
- **Módulo de regulación de la densidad.** En este módulo se chequea si el número de animales para cada una de las especies ha alcanzado la densidad máxima. Al finalizar el módulo los animales están codificados mediante Y' .
- **Módulo de alimentación.** Debido a las características de los animales, existe meses que consumen mayor alimento que otros. Por ese motivo en este caso en la regla de alimentación se tiene en cuenta la cantidad de alimento que necesitan las especies cada uno de los meses. Los animales que tienen suficiente comida durante todo el año y su-

ficiente espacio en el ecosistema evolucionan de objetos Y' a objetos Z .

- **Módulo de mortalidad natural.** En este módulo se eliminan del ecosistema los animales que mueren por causas naturales. Los objetos que representan los animales que sobreviven evolucionan a V .
- **Módulo de mortalidad por caza.** Los animales que son cazados se eliminan del ecosistema y los que sobreviven evolucionan a objetos W .
- **Módulo de mortalidad por enfermedad.** En el caso que se encuentre un objeto S_i en la membrana correspondiente a la zona, entonces ese año la especie i sufre la epidemia y algunos de los animales mueren a causa de la enfermedad. Si por el contrario se encuentra un objeto N_i en la membrana, la zona no sufrirá la epidemia. Los animales que sobreviven a la enfermedad evolucionan a X . En este mismo módulo se ejecutan las reglas de actualización, de modo que se finaliza un año de simulación y puede dar comienzo el siguiente.

Parte IV
Conclusiones

Capítulo 7

Conclusiones

En la actualidad la gran mayoría de los modelos matemáticos usados para el modelado de ecosistemas usan ecuaciones diferenciales. Por ejemplo S. Sakanoue en [43] y [44] usa este tipo de modelos con buenos resultados pero con una serie de inconvenientes que se han de tener en cuenta a la hora de utilizarlos:

- Estudian mayoritariamente las poblaciones de forma aislada, o como mucho las relaciones entre un número muy pequeño de especies.
- Algunos de los parámetros que definen las ecuaciones diferenciales se introducen por razones técnicas, para garantizar la existencia o la convergencia del algoritmo. Estos parámetros no tienen un significado biológico evidente, lo que en ocasiones complica la comprensión del modelo para los expertos en ecosistemas.
- Los valores de los parámetros de un ecosistema, que se utilizan para definir las ecuaciones, presentan variaciones debidos a fenómenos biológicos que ocurren a lo largo del tiempo. Estas variaciones no se ven reflejadas en el modelo, lo que proporciona resultados no muy fiables.
- Resultan complejos a la hora de aplicarlos, en el sentido que, para cada propiedad de las especies que se quiere estudiar existe un modelo distinto. Así por ejemplo existen varios modelos que se utilizan según sea la relación entre las especies, es decir, uno para presa-depredador, otro para mutualismo...
- Son modelos continuos, que modelizan procesos discretos.
- Cuando se desea añadir un ingrediente, supone redefinir de nuevo el modelo. Normalmente se deben usar métodos numéricos para calcular

los coeficientes de las ecuaciones diferenciales, lo que supone que cada vez que se redefine el modelo sea necesario recalcularlos.

Los sistemas P son una alternativa a los modelos clásicos basados en ecuaciones diferenciales que presentan una serie de ventajas que los hace muy atractivos para el modelado de ecosistemas. En la memoria, se han utilizado para el modelado de dinámica de especies a un nivel de complejidad muy elevada que no se había podido conseguir hasta el momento con los modelos existentes. El marco de modelado de los sistemas P permite modelizar, de una manera relativamente sencilla, la evolución de un gran número de especies y las interacciones existentes entre ellas y el medio.

Al contrario de lo que ocurre con los modelos basados en ecuaciones diferenciales, las constantes a partir de las que se define el modelo son parámetros que tienen una definición biológica y pueden obtenerse experimentalmente por los ecólogos. Por lo que el modelo una vez diseñado resulta fácilmente entendible por los expertos. En contraste a los modelos clásicos, el modelo basado en sistemas P permite que las características básicas correspondientes a cada individuo pueden variar a lo largo de la evolución del ecosistema y en función del entorno.

La nueva semántica introducida para la modelización de los ecosistemas, basada en los sistemas P, permite incorporar ingredientes que afectan a la dinámica poblacional, los cuales eran difíciles de introducir en modelos basados en ecuaciones diferenciales o los basados en cadenas de Markov.

En comparación a los métodos clásicos los sistemas P representan explícitamente el carácter discreto de las componentes de un ecosistema, usando las reglas de reescritura sobre objetos que representan los individuos de la población y la biomasa disponible. Además la aleatoriedad y la incertidumbre que presentan en los ecosistemas se pueden plasmar en el modelo mediante estrategias probabilísticas.

En los trabajos existentes hasta el momento del modelado de ecosistemas mediante sistemas P, como los de L. Bianco, [7] y F. Fontana [18], las reglas de evolución dependen de unas constantes que deben ser calculadas en cada instante en función del número de animales que exista en cada momento. En la nueva semántica presentada en esta memoria la dinámica del modelo es muy distinta a la que proporcionan estos modelos, el modelo está diseñado de modo que las constantes probabilísticas no dependan del número de animales, el multiconjunto de objetos evoluciona de acuerdo a las reglas y al número de animales presentes en el ecosistema.

Otra ventaja que presentan los modelos, basados en sistemas P, reside en el hecho que puede modelizar ecosistemas que no pueden ser secuenciados para ser modelados mediante los modelos clásicos, como el caso del mejillón cebra

presentado en la Sección 6.1. El modelado de este ecosistema fluvial no es sencillo dada la desincronización existente en el ciclo biológico y variabilidad de parámetros ambientales, no puede ser secuencial, es necesario disponer de un modelo que permita ejecutar distintos procesos en paralelo como el presentado en esta memoria.

Los modelos basados en sistemas P son modelos computacionales que pueden ser implementados eficientemente mediante un simulador. Una vez definido el modelo y diseñado el simulador resultan muy útiles para los gestores, ya que el input del modelo corresponde a datos recogidos directamente de experiencias de campo. Los datos de entrada y las condiciones iniciales del modelo pueden modificarse para poder simular distintos escenarios y permitir estudiar la evolución del ecosistema en un futuro.

A pesar de todas las ventajas que ofrece el marco formal de los sistemas P, la definición del modelo no resulta una tarea fácil. Se requiere una cierta habilidad adquirida con la experiencia. Para el diseño de modelos con un cierto nivel de complejidad se requiere un experto en computación celular con membranas.

Para la modelización de cualquier ecosistema es necesario diseñar ad hoc un modelo basado en sistemas P. De modo que el modelo diseñado únicamente es útil para ecosistemas con características similares al diseñado. Es posible introducir o eliminar especies y cambiar las constantes que lo definen, pero el tipo de especies que contiene el ecosistema tienen que ser similares. Por ejemplo el modelo de los carroñeros presentado en el Capítulo 5 de esta memoria, es aplicable a ecosistemas que contengan aves rapaces y que estén situados en otros lugares, se pueden introducir o eliminar ungulados y variar las constantes asociadas a las especies, pero en ningún caso puede ser aplicable a ecosistemas con especies completamente distintas.

Esta memoria abre una línea de investigación en el campo de la modelización de ecosistemas mediante la computación celular con membranas. La línea de trabajo es muy amplia y puede ser muy útil en un campo que actualmente está en auge y que preocupa cada vez más a la sociedad en general, como es el de la conservación de las especies. Mediante este tipo de modelos es posible la simulación de un ecosistema sujeto a distintos escenarios para poder predecir posibles catástrofes que se pueden producir debidos al cambio climático o a la acción del hombre.

En este momento el grupo de investigación de la Universidad de Lleida, junto con otras universidades, está llevando a cabo distintas investigaciones centradas en este campo. Tiene en proyecto distintas versiones del mejillón cebra y del rebeco, así como la recogida de información para poder validar los modelos. Otros frentes abiertos que tiene el grupo corresponden a posibles colaboraciones con investigadores de otros centros para el modelado del lobo

en Asturias.

El éxito de esta nueva línea de trabajo reside en la capacidad de trabajar con grupos interdisciplinarios. Esta manera de trabajar supone un esfuerzo por parte de todos los investigadores debido a que el lenguaje utilizado y la manera de trabajar son bastante distintos en las diferentes disciplinas.

Bibliografía

- [1] M. Arató. A Famous Nonlinear Sochastic Equation (Lotka-Volterra Model with Diffusion). *Mathematical and Computer Modelling*, **38** (2003), 709–726.
- [2] J.P. Aubin. *Viability Theory*. Birkhauser, Boston, 1991.
- [3] J.P. Aubin. *Dynamical Economic Theory: A Viability Approach*. Springer, Heidelberg, 1996.
- [4] J. Bascompte, P. Jordano, J.M. Olesen. Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance. *Science*, **312**, (2006), 431–433.
- [5] J. Bascompte. Disentangling the Web of Life. *Sciencee*, **325**, (2009), 416–419.
- [6] D. Besozzi, P. Cazzaniga, D. Pescini, G. Mauri. Modelling metapopulations with stochastic membrane systems. *BioSystems*, **91**, (2008), 499–514.
- [7] L. Bianco, F. Fontana, V. Manca. Metabolic Algorithm with Time-varying Reaction. *Proceedings of the Third Brainstorming Week on Membrane Computing (BWMC3)*, (2005), 43–62.
- [8] L. Bianco, F. Fontana, G. Franco, V. Manca. P Systems for Biological Dynamics. *Applications of Membrane Computing*. Springer-Verlag, Berlin, (2005), 81–126.
- [9] C.J.Brown. Population dynamics of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in southern Africa. *African Journal of Ecology*, **35** (1997), 53–63.
- [10] M. Cardona, M.A. Colomer, M.J. Pérez-Jiménez, D. Sanuy, A. Margalida. Modelling ecosystems using P systems: The Bearded Vulture, a case of study. *Lecture Notes in Computer Science*, bf 5391 (2009), 137–156.

- [11] M. Cardona, M.A. Colomer, A. Margalida, I. Pérez-Hurtado, M.J. Pérez-Jiménez, D. Sanuy. P System Based Model of an Ecosystem of some Scavenger Birds. *Lecture Notes in Computer Science*, **5957** (2010), 182–195.
- [12] M. Cardona, M.A. Colomer, A. Margalida, A. Palau, I. Pérez-Hurtado, M.J. Pérez-Jiménez, D. Sanuy. A Computational Modeling for Ecosystems Based on P Systems. *Natural computing*, DOI 10.1007/s11047-010-9191-3, (2010)
- [13] E. Carrillo, A. Ferré, G. Granier, J.M. Ninot. Evaluación del Interés Natural del Parque Nacional de Aigüestortes i Estany de Sant Maurici a partir de la Cartografía de Hábitats Corine. *Acta Botanica Barcinonensis*, **49** (2003), 357–374.
- [14] C. Darwin. *On the Origin of the Species by Means of Natural Selection*. John Murray, London, 1859.
- [15] G. Dickinson, K. Murphy. *Ecosystems*. Routledge, London and New York, 1998.
- [16] J.A. Donázar. *Los buitres ibéricos: biología y conservación*. J.M. Reyero Editor, Madrid, Spain, 1993.
- [17] E. D. Enger, B. F. Smith. *Environmental Science: a study of interrelationships*. McGraw-Hill, New York, 2006.
- [18] F. Fontana, V. Manca. Predator-prey dynamics in P systems ruled by metabolic algorithm. *BioSystems*, **91**, (2008), 545–557.
- [19] S. Hallstan, U. Grandin, W. Goedkoop. Current and modeled potential distribution of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Sweden Export Biological Invasions*, **12**, (2010), 285–296.
- [20] J. Herrero, E. Escudero, D. Fernández de Luco, R. García-Gonzalez: *El sarrió: biología, patología y gestión*. Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón, Gobierno de Aragón, Zaragoza, 2004.
- [21] H.A. Jenner, J.W. Whitehouse, C.J.L. Taylos and M. Khalanski. Cooling water management in European power stations. Biology and Control of fouling. *Hidroecol. Appl* **10** (1998), 1–2.

- [22] P. López-López, A. Soutullo, C. García-Ripollés, V. Urios, L. Cadahía, M. Ferrer. Markov models of territory occupancy: implications for the management and conservation of competing species. *Biodiversity and Conservation*, **18**, (2009), 1389–1402.
- [23] A. Margalida, J. Bertran, R. Heredia. Diet and food preferences of the endangered Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*: a basis for their conservation. *Ibis* **151** (2009), 235–243.
- [24] A. Margalida, J.A. Donazar, J. Bustamante, F.J. Hernández, M. Romero-Pujante. Application of a predictive model to detect long-term changes in nest-site selection in the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*: conservation in relation to territory shrinkage. *Ibis*, **150**, (2008), 242–249.
- [25] A. Margalida, D. García, A. Cortés-Avizanda. Factors influencing the breeding density of Bearded Vultures, Egyptian Vultures and Eurasian Griffon Vultures in Catalonia (NE Spain): management implications. *Animal Biodiversity and Conservation*, **30**, 2 (2007), 189–200.
- [26] A. Margalida, J. Bertran, J. Boudet. Assessing diet of nestling Bearded Vultures: a comparison between direct observation methods. *Journal of Field Ornithology*, **76** (2005), 40–45.
- [27] M. Madhu. Probabilistic Rewriting P Systems. *Int. J. Found. Comput. Sci.*, **14**, 1 (2003), 157–166.
- [28] Y. Morales Y, L.J. Weber, A.E. Mynett, T.J. Newton. Mussel dynamics model: A hydroinformatics tool for analyzing the effects of different stressors on the dynamics of freshwater mussel communities. *Ecological Modelling*, **197**, (2006), 448–460.
- [29] C. Mullon, P. Cury, L. Shannon. Viability Model of Trophic Interactions in Marine Ecosystems. *Natural Resource Modelling*, **17**, (2004), 71–102.
- [30] J.D. Murray. *Mathematical Biology I. An Introduction*. Springer, New York, 2007.
- [31] T.Y. Nishida. Simulations of Photosynthesis by K-Subset Transforming System with Membranes. *Fundamenta Informaticae*, **49**, 1–3 (2002), 249–259.
- [32] A. Obtulowicz. Probabilistic P systems. *Lecture Notes in Computer Sciences*, **2597**, (2002), 377–387.

- [33] A. Palau, I. Cía, D. Fargas, M. Bardina and S. Massuti. Resultados preliminares sobre ecología básica y distribución del mejillón cebrá en el embalse de Riba-Roja (río Ebro) *UPH Ebro-Pirineos (ENDESA Generación) Dirección de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible (ENDESA Servicios* (2003).
- [34] Gh. Paun. Computing with membranes. *Journal of Computer and System Sciences*, **61**, 1 (2000), 108–143, y *turku Center for Computer Science– TUCS Report N° 208*, 1998 (www.tucs.fi).
- [35] Gh. Paun. From cells to computers: computing with membranes (P systems). *BioSystems*, **59**, (2001), 139–158.
- [36] Gh. Paun. P systems with active membranes: Attacking NP-Complete problems. *Journal of Automata, Languages and Combinatorics*, **6**, 1 (2001), 75–90.
- [37] Gh. Paun. Introduction to Membrane Computing. *Applications of Membrane Computing. Computer Science*, **1**, (2006), 1–42.
- [38] Gh. Paun, G. Rozenberg. A guide to membrane computing. *Theoretical Computer Science*, **287**, (2002), 73–100.
- [39] M.J. Pérez-Jiménez, F.J. Romero-Campero. A Model of the Quorum Sensing System in *Vibrio Fischeri* Using p Systems. *Artificial Life*, **14**, 1, (2008), 95–109.
- [40] D. Pescini, D. Besozzi, G. Mauri, C. Zandrom. Dynamical Probabilistic P Systems. *International journal of Foundations of Computer Science*, **17**, (2006), 183–204.
- [41] R. E. Ricklefs. *Invitación a la Ecología. La economía de la Naturaleza*. Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires, 1998.
- [42] C. Ruíz Altaba, P.J. Jiménez, M.A. López. El temido mejillón cebrá empieza a invadir los ríos españoles desde el curso bajo del río Ebro. *Quercus*, **188**, (2001), 50–51.
- [43] S. Sakanoue. Extended logistic model for growth of single-species populations. *Ecological Modelling*, **205**, (2007), 159–168.
- [44] S. Sakanoue. A resource-based approach to modelling the dynamics of interacting populations. *Ecological Modelling*, **220**, (2009), 1383–1394.

-
- [45] D. W. Schneider, C. D. Ellis, K. S. Cummings. A Transportation Model Assessment of the Risk to Native Mussel Communities from Zebra Mussel Spread. *Conservation Biology*, **12**, (1988) 788–800
- [46] M. Silva Peixoto, L. Carvalho de Barros, R. Carlos Bassanezi. Predator-prey fuzzy model. *Ecological Modelling*, **214**, (2008), 39–44.
- [47] R.L. Smith, T.M. Smith. *Ecología*. Addison Wesley, Madrid, 2002.
- [48] Y. Suzuki, J. Takabayashi, H. Tanaka. Investigation of tritrophic interactions in an ecosystem using abstract chemistry. *Artificial Life Robotics*, **6**, (2002), 129–132.
- [49] Página web del Grupo de Computación Natural, de la Universidad de Sevilla
<http://www.gcn.us.es>.
- [50] Página web de la revista Ecosistemas
<http://www.revistaecosistemas.net/pdfs/428.pdf>.
- [51] Página web del Servidor de información ornitológica de Cataluña
<http://www.sioc.cat/fitxa.php?sp=GYPBAR>.
- [52] Página web del lenguaje de programación P-Lingua
<http://www.p-lingua.org>
- [53] Licencia GNU General Public
<http://www.gnu.org/copyleft/gpl.html>

Apéndice

Apéndice A

Datos

Definición de las constantes utilizadas en el modelado del quebrantahuesos.

- Información general
 - $g_{i,1}$: nos dice si el animal es salvaje o no. (1=animal salvaje, 0=animal doméstico)
 - $g_{i,2}$: tiempo que permanece una especie doméstica en la montaña durante el año. Existen animales que pasan el invierno en las granjas y otros que pasan todo el año en la montaña.
 - $g_{i,3}$: edad a la que un animal puede considerarse adulto. Se refiere a la edad en que un animal joven ha sobrepasado la edad crítica en la que la mortalidad de los individuos es superior. También a partir de esta edad la cantidad de alimento que necesita un animal para su supervivencia es muy parecida a la de los animales de mayor edad. El tamaño de estos individuos es muy parecido al de los mayores, por lo que se puede suponer que la biomasa que dejan en el ecosistema cuando mueren es la misma.
 - $g_{i,4}$: edad a la que los animales empiezan a ser fértiles.
 - $g_{i,5}$: edad a la que los animales dejan de ser fértiles.
 - $g_{i,6}$: esperanza de la vida media que tienen los animales en el ecosistema. En el modelado se considera que cualquier animal que llega a esta edad fallece.
 - $g_{i,7}$: densidad máxima que puede soportar el ecosistema para cada una de las especies. Es decir, número máximo de individuos de cada especie que pueden sobrevivir en el espacio.

- $g_{i,8}$: número de animales de cada una de las especies que sobreviven después de llegar a la carga máxima que puede soportar el ecosistema.

- Alimentación:

A partir del peso medio de los animales se ha obtenido la cantidad de biomasa (huesos y carne) que dejan de media los animales al morir. Para conseguirlo se ha tenido en cuenta que un animal al morir aproximadamente el 20 % de su peso corresponde a huesos.

- $f_{i,1}$: cantidad de huesos que deja un animal joven cuando muere.
- $f_{i,2}$: cantidad de huesos que deja un animal adulto cuando muere.
- $f_{i,3}$: cantidad de carne que deja un animal joven cuando muere.
- $f_{i,4}$: cantidad de carne que deja un animal adulto cuando muere.
- $f_{i,5}$: cantidad media anual de huesos que comen los quebrantahuesos.
- $f_{i,6}$: cantidad media anual de hierba que comen las especies herbívoras.
- $f_{i,7}$: Cantidad media anual de carne que comen las especies carnívoras.

- Mortalidad

- $m_{i,1}$: porcentaje de mortalidad de los animales jóvenes.
- $m_{i,2}$: porcentaje de mortalidad de los animales que se pueden considerar adultos.
- $m_{i,3}$: porcentaje de animales domésticos jóvenes retirados del ecosistema para su comercialización.
- $m_{i,4}$: indica que especies de animales domésticos son retirados del ecosistema cuando llegan a una cierta edad y que animales mueren en el ecosistema de viejos. (1=especie que es retirada a una cierta edad, 0=especie que muere en el ecosistema)

- Reproducción

- $k_{i,1}$: porcentaje de hembras presentes en la población.
- $k_{i,2}$: porcentaje de hembras que están en edad fértil y que se reproducen.

- $k_{i,3}$: número de descendientes para cada hembra fértil.
- $k_{i,4}$: especies que tienen un crecimiento que no depende únicamente del nacimiento de nuevas crías. Existen especies, como por ejemplo el quebrantahuesos, en que los animales jóvenes que han nacido en un territorio se convierten en población flotante, que se desplaza a otros territorios hasta que llega a la edad adulta y establece un territorio fijo para aparearse y reproducirse. (0=cuando el crecimiento es natural, 1=en otro caso)
- $k_{i,5}$: porcentaje anual del crecimiento de las especies. En las especies que tienen población flotante, el crecimiento depende de los animales que se establecen en territorios distintos al que han nacido.

Tabla A.1: Valores de las constantes usadas en el modelado del ecosistema de las aves rapaces, basado en sistemas P.

| Specie | i | $g_{i,1}$ | $g_{i,2}$ | $g_{i,3}$ | $g_{i,4}$ | $g_{i,5}$ | $g_{i,6}$ | $g_{i,7}$ | $g_{i,8}$ | $k_{i,1}$ | $k_{i,2}$ | $k_{i,3}$ | $k_{i,4}$ |
|-----------------|-----|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| Quebrantahuesos | 1 | 1 | 1 | 1 | 8 | 20 | 21 | 60 | 60 | 0.5 | 0.08 | 1 | 1 |
| Alimoche | 2 | 1 | 0.5 | 1 | 5 | 24 | 25 | 80 | 80 | 0.5 | 0.593 | 1 | 0 |
| Buitre leonado | 3 | 1 | 1 | 1 | 5 | 24 | 25 | 700 | 700 | 0.5 | 0.75 | 1 | 0 |
| Rebeco | 4 | 1 | 1 | 1 | 2 | 18 | 18 | 15000 | 7500 | 0.55 | 0.75 | 1 | 0 |
| Ciervo hembra | 5 | 1 | 1 | 1 | 2 | 17 | 17 | 4615 | 3230 | 1 | 0.75 | 1 | 0 |
| Ciervo macho | 6 | 1 | 1 | 1 | 2 | 20 | 20 | 2885 | 2020 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Gamo | 7 | 1 | 1 | 1 | 2 | 12 | 12 | 3000 | 2400 | 0.75 | 0.55 | 1 | 0 |
| Corzo | 8 | 1 | 1 | 1 | 1 | 10 | 10 | 15000 | 7500 | 0.67 | 1 | 1 | 0 |
| Jabalí | 10 | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 | 6 | 200000 | 200000 | 0.5 | 0.75 | 4 | 0 |
| Oveja A | 11 | 0 | 1 | 1 | 2 | 8 | 8 | 200000 | 200000 | 0.96 | 0.75 | 1 | 0 |
| Oveja P | 12 | 0 | 0.5 | 1 | 2 | 8 | 8 | 50000 | 50000 | 0.96 | 0.75 | 1 | 0 |
| Bovino A | 13 | 0 | 1 | 2 | 2 | 9 | 14 | 168500 | 168500 | 0.9 | 0.9 | 1 | 0 |
| Bovino P | 14 | 0 | 0.5 | 2 | 2 | 9 | 14 | 168500 | 168500 | 0.9 | 0.9 | 1 | 0 |
| Cabruno A | 15 | 0 | 1 | 1 | 2 | 8 | 8 | 17000 | 17000 | 0.97 | 0.9 | 1 | 0 |
| Cabruno P | 16 | 0 | 0.5 | 1 | 2 | 8 | 8 | 17000 | 17000 | 0.97 | 0.9 | 1 | 0 |
| Caballo | 17 | 0 | 1 | 3 | 3 | 9 | 20 | 6600 | 6600 | 0.97 | 0.9 | 1 | 0 |

| Specie | i | $m_{i,1}$ | $m_{i,2}$ | $m_{i,3}$ | $m_{i,4}$ | $f_{i,1}$ | $f_{i,2}$ | $f_{i,3}$ | $f_{i,4}$ | $f_{i,5}$ | $f_{i,6}$ | $f_{i,7}$ |
|-----------------|-----|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| Quebrantahuesos | 1 | 0.06 | 0.12 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 920 | 0 | 0 |
| Alimoche | 2 | 0.17 | 0.07 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 332 |
| Buitre leonado | 3 | 0.03 | 0.01 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 800 |
| Rebeco | 4 | 0.6 | 0.06 | 0 | 1 | 6 | 8 | 12 | 48 | 0 | 550 | 0 |
| Ciervo hembra | 5 | 0.34 | 0.06 | 0 | 1 | 15 | 26 | 30 | 120 | 0 | 2540 | 0 |
| Ciervo macho | 6 | 0.34 | 0.36 | 0 | 1 | 24 | 30 | 48 | 192 | 0 | 2540 | 0 |
| Gamo | 7 | 0.5 | 0.06 | 0 | 1 | 2 | 28 | 4 | 74 | 0 | 1100 | 0 |
| Corzo | 8 | 0.58 | 0.06 | 0 | 1 | 1 | 8 | 2 | 38 | 0 | 600 | 0 |
| Jabalí | 10 | 0.69 | 0.35 | 0 | 1 | 8 | 12 | 24 | 120 | 0 | 730 | 0 |
| Oveja A | 11 | 0.15 | 0.030 | 0.59 | 0 | 7 | 8 | 14 | 56 | 0 | 1320 | 0 |
| Oveja P | 12 | 0.15 | 0.030 | 0.59 | 0 | 7 | 8 | 14 | 56 | 0 | 1320 | 0 |
| Bovino A | 13 | 0.057 | 0.045 | 0 | 0 | 21 | 119 | 12 | 1038 | 0 | 11000 | 0 |
| Bovino P | 14 | 0.057 | 0.045 | 0 | 0 | 21 | 119 | 12 | 1038 | 0 | 11000 | 0 |
| Cabruno A | 15 | 0.12 | 0.015 | 0.59 | 0 | 7 | 8 | 19 | 75 | 0 | 1400 | 0 |
| Cabruno P | 16 | 0.12 | 0.015 | 0.59 | 0 | 7 | 8 | 19 | 75 | 0 | 1400 | 0 |
| Caballo | 17 | 0.034 | 0.014 | 0 | 0 | 21 | 119 | 18 | 1782 | 0 | 12000 | 0 |

Tabla A.2: Estimación del número de animales de cada un de las edades en 1994.

| Edad | Quebrantahuesos | rebeco | Ciervo hembra | Ciervo macho | Gamo | Corzo | Ovejas |
|------|-----------------|--------|---------------|--------------|------|-------|--------|
| 1 | 0 | 741 | 167 | 58 | 83 | 121 | 20832 |
| 2 | 0 | 740 | 133 | 44 | 73 | 121 | 20208 |
| 3 | 0 | 668 | 107 | 35 | 69 | 121 | 19601 |
| 4 | 0 | 667 | 85 | 28 | 63 | 121 | 19014 |
| 5 | 0 | 667 | 68 | 23 | 59 | 109 | 18443 |
| 6 | 0 | 596 | 41 | 14 | 55 | 108 | 17890 |
| 7 | 0 | 594 | 33 | 11 | 51 | 108 | 17353 |
| 8 | 2 | 518 | 26 | 9 | 47 | 96 | 16659 |
| 9 | 2 | 517 | 21 | 7 | 35 | 96 | 0 |
| 10 | 2 | 444 | 17 | 5 | 33 | 0 | 0 |
| 11 | 2 | 444 | 13 | 5 | 30 | 0 | 0 |
| 12 | 2 | 444 | 11 | 4 | 0 | 0 | 0 |
| 13 | 2 | 373 | 9 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| 14 | 1 | 373 | 7 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| 15 | 1 | 372 | 5 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| 16 | 1 | 296 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 17 | 1 | 296 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 18 | 1 | 252 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 19 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 20 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 21 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Tabla A.3: Estimación del número de animales de cada una de las edades en 2008.

| Edad | Quebrantahuesos | Rebeco | Ciervo hembra | Ciervo macho | Gamo | Corzo | Ovejas |
|------|-----------------|--------|---------------|--------------|------|-------|--------|
| 1 | 0 | 988 | 978 | 254 | 125 | 1210 | 27776 |
| 2 | 0 | 987 | 780 | 192 | 110 | 1207 | 26944 |
| 3 | 0 | 890 | 625 | 154 | 103 | 1207 | 26135 |
| 4 | 0 | 889 | 500 | 124 | 95 | 1207 | 25352 |
| 5 | 0 | 889 | 400 | 99 | 89 | 1085 | 24591 |
| 6 | 0 | 795 | 240 | 60 | 83 | 1083 | 23854 |
| 7 | 0 | 792 | 195 | 48 | 77 | 1083 | 23137 |
| 8 | 6 | 690 | 155 | 38 | 71 | 959 | 22212 |
| 9 | 6 | 689 | 123 | 30 | 52 | 959 | 0 |
| 10 | 6 | 592 | 97 | 24 | 50 | 0 | 0 |
| 11 | 6 | 592 | 78 | 20 | 45 | 0 | 0 |
| 12 | 5 | 592 | 62 | 16 | 0 | 0 | 0 |
| 13 | 5 | 497 | 50 | 12 | 0 | 0 | 0 |
| 14 | 5 | 497 | 40 | 10 | 0 | 0 | 0 |
| 15 | 5 | 496 | 32 | 8 | 0 | 0 | 0 |
| 16 | 5 | 395 | 25 | 6 | 0 | 0 | 0 |
| 17 | 5 | 394 | 20 | 5 | 0 | 0 | 0 |
| 18 | 5 | 336 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 19 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 20 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 21 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Apéndice B

Resultados

Tabla B.1: Número de animales obtenidos mediante el simulador realizado en C++, en el modelado del quebrantahuesos.

| Año | Quebrantahuesos | Rebeco | Rebeco | Ciervo | Gamo | Corzo | Ovejas |
|-------------|-----------------|--------------|--------------|-------------|-------------|-------------|---------------|
| 1994 | 20 | 9000 | | 1000 | 600 | 1000 | 150000 |
| 1995 | 21 | 9541 | | 1115 | 667 | 1213 | 152074 |
| 1996 | 21 | 10023 | | 1263 | 710 | 1371 | 153951 |
| 1997 | 22 | 10590 | | 1432 | 758 | 1568 | 156183 |
| 1998 | 23 | 11121 | | 1617 | 808 | 1812 | 158571 |
| 1999 | 24 | 11718 | | 1834 | 859 | 2106 | 161318 |
| 2000 | 25 | 12366 | | 2087 | 908 | 2469 | 164391 |
| 2001 | 27 | 13032 | | 2368 | 967 | 2906 | 167914 |
| 2002 | 28 | 13767 | | 2705 | 1032 | 3459 | 171940 |
| 2003 | 29 | 14597 | | 3067 | 1111 | 4132 | 174713 |
| 2004 | 31 | 15488 | 10000 | 3470 | 1202 | 4969 | 177973 |
| 2005 | 33 | 16468 | 10594 | 3917 | 1297 | 5883 | 181300 |
| 2006 | 35 | 17508 | 11133 | 4437 | 1399 | 6974 | 184790 |
| 2007 | 36 | 18647 | 11709 | 5004 | 1495 | 8272 | 188357 |
| 2008 | 38 | 19866 | 12297 | 5631 | 1602 | 9774 | 192097 |