

# Los efectos ecológicos de las fluctuaciones climáticas

Para entender las interacciones entre el clima y los ecosistemas, no basta la mera descripción de correlaciones entre cambios demográficos y circunstancias meteorológicas.

A la teoría de la dinámica de poblaciones le corresponde un papel esencial

Mauricio Lima

**E**l clima influye en múltiples procesos ecológicos. Repercute en la fisiología y la estructura de los ecosistemas, el comportamiento, la demografía y la dinámica de poblaciones. Tamaña diversidad de efectos en diferentes niveles de organización se corresponde con las escalas espaciales y temporales en que varían los fenómenos climáticos.

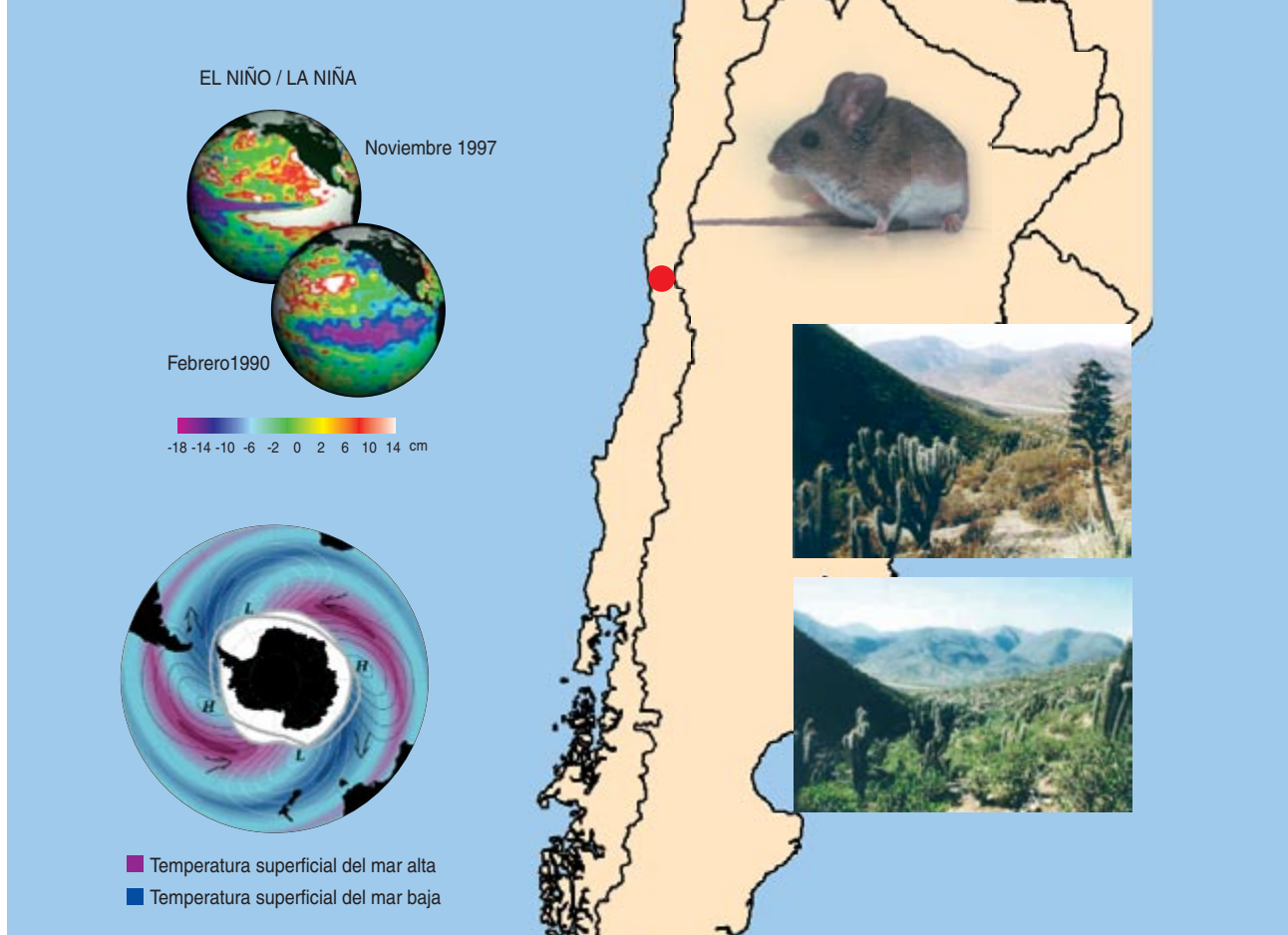
El clima ejerce su influjo más directo a través de los parámetros locales: la temperatura, las precipitaciones, la nieve o las corrientes oceánicas. Los ecólogos acostumbraban centrarse en el estudio de las consecuencias de esos parámetros locales. Sin embargo, en los últimos tiempos se ha despertado el interés por conocer las consecuencias de las fluctuaciones climáticas a gran escala sobre los sistemas naturales, se trate de individuos, poblaciones o ecosistemas enteros. En los últimos años han abundado los trabajos sobre los efectos de las perturbaciones de largo alcance en los ecosistemas. Pensemos en la Oscilación del Atlántico Norte o El Niño-Oscilación Austral.

Importa poder predecir los problemas que el cambio climático global podría causarles a los ecosistemas. Para ello resulta imprescindible la colaboración entre climatólogos y ecólogos. Cierto es que la ecología de poblaciones cuenta con una larga tradición en el estudio de los efectos del clima en la dinámica de las poblaciones: Charles Elton apelaba ya en 1924 a los efectos climáticos para explicar las fluctuaciones cíclicas de las poblaciones de lemingos, linceos y liebres en el hemisferio norte. No obstante esos ochenta años transcurridos desde entonces, con la atención prestada a los factores climáticos y sus efectos, se echa todavía en falta un marco teórico claro que permita entender mejor el papel de los cambios del clima en los ecosistemas.

Nos ocuparemos aquí del análisis y modelización de los efectos de las perturbaciones climáticas en la dinámica de las poblaciones, un apartado de la ecología todavía poco desarrollado. A modo de prenotando, conviene tener presente, al abordar las correlaciones entre variables climáticas y procesos ecológicos, que correlación no significa causalidad. Las relaciones estadísticas entre el clima y los procesos ecológicos deben tomarse con precaución y escepticismo. Para validar las correlaciones, resulta fundamental una explicación mecanicista del patrón estadístico descubierto. Ahora bien, el nudo de la investigación estriba justamente en dar con un mecanismo que explique la relación observada.

## Estructura dinámica de las poblaciones

El uso de modelos para estudiar las fluctuaciones numéricas de las poblaciones naturales viene de lejos. La formulación más general parte del siguiente postulado: el factor en que la población de una especie crece o decrece con el tiempo es una función  $f$ , por un lado, de la densidad o tamaño de las poblaciones que interactúan en la misma comunidad y, por otro, de los factores físicos que intervengan. Puede sumarse una variable, con una determinada distribución aleatoria, simbolizada por la letra griega  $\epsilon$ , que representará las pequeñas desviaciones estocásticas con respecto al modelo. A ese factor de crecimiento o decrecimiento, o más bien a su logaritmo neperiano, se le llama “tasa per cápita de cambio de la especie”. Se emplean logaritmos porque el logaritmo de la población a lo largo de los años dependerá linealmente del tiempo, con un factor de proporcionalidad que será la tasa per cápita definida logarítmicamente, siempre y cuando la tasa sea constante a lo largo del tiempo.



Pero esa tasa no es constante. El estudio de las fluctuaciones poblacionales por medio de series de tiempo trata de determinar la forma de la función  $f$ , que responderá a los efectos de las densidades pasadas, vale decir, su estructura de retroalimentación. Desde hace unos decenios se han venido desarrollando numerosas aproximaciones metodológicas y analíticas para determinar la dependencia de la tasa en un período dado con respecto de las densidades en períodos anteriores; con otras palabras, la estructura endógena de la dinámica poblacional. Por desgracia, no hemos asistido a un progreso similar en el estudio de los efectos del clima y otros factores exógenos en la dinámica de una población. El único antecedente es el de Tomoo Royama, quien clasificó los efectos de los factores exógenos en tres tipos de categorías: las perturbaciones verticales, las horizontales o laterales y las no lineales.

### Efectos verticales de un factor climático

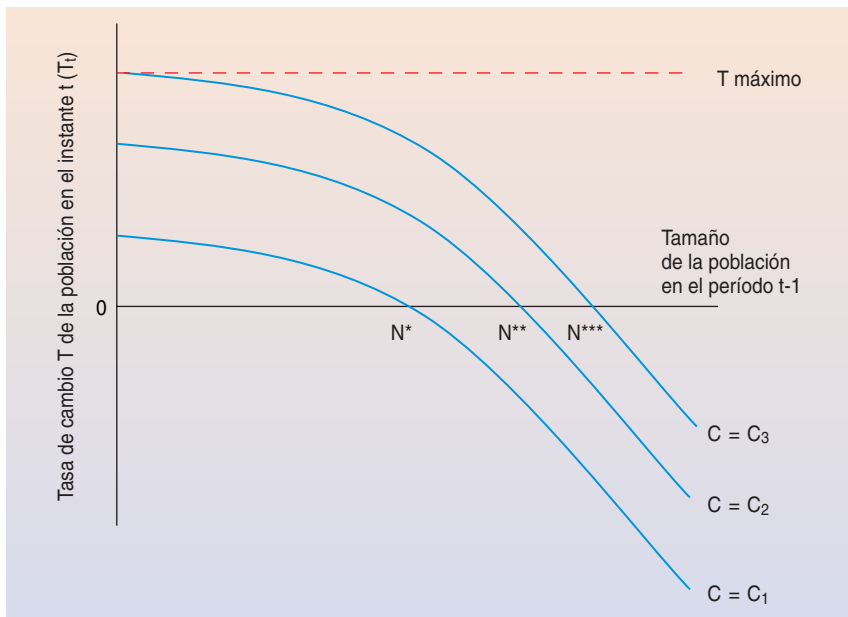
Supongamos que nos encontramos con una población cuya dinámica está dominada por un proceso de primer orden; es decir, por un

1. EN LA REGION SEMIARIDA del centro-norte de Chile, los recurrentes efectos de El Niño-Oscilación Austral, en combinación con los efectos de la Oscilación Antártica, generan lluvias episódicas que incrementan la productividad vegetal hasta niveles superlativos. Este fenómeno climático influye en la abundancia de diferentes especies de pequeños roedores, en particular el lanchón orejado de Darwin (*Phyllotis darwini*), al que se ve en la fotografía. El factor climático condiciona la variabilidad temporal de los factores nutricionales (plantas y semillas) que limitan la población de los roedores.

proceso donde la tasa per cápita de cambio depende sólo de la densidad de la población en el año anterior. En ausencia de otras fuerzas ecológicas, la dinámica de cualquier población viene determinada por la diferencia entre su tasa per cápita de natalidad,  $N$ , y su tasa per cápita de mortalidad,  $M$ . La población en un período será igual a la del período anterior más  $N-M$  veces ésta. La forma más simple en que una variable climática puede condicionar un proceso dinámico estriba en su modificación de la tasa per cápita de mortalidad o de natalidad. Sea, por ejemplo, el efecto la temperatura media sobre una población de lagartijas; durante los años más cálidos las lagartijas sobreviven y se reproducen mejor que durante los años en promedio más fríos.

Si la dinámica de la población de lagartijas está determinada sólo

por su propia evolución endógena y por un efecto exógeno, ligado a las temperaturas medias del período anterior y que actúe de manera homogénea para cualquier densidad de la población, entonces la curva que representa en una gráfica la tasa de cambio poblacional estará determinada sólo por la densidad, pero la posición de esa curva cambiará verticalmente de acuerdo con el valor de la temperatura media en el período anterior. En estas condiciones, la dinámica de una población puede expresarse algebraicamente: suma de una función de la densidad en el período anterior, de una función del clima (temperatura media en ese mismo período anterior) y de la variable aleatoria  $\varepsilon$  que contiene las desviaciones del modelo. Este tipo o categoría de efectos exógenos, que representa el tipo más simple de perturbación, puede evaluarse con



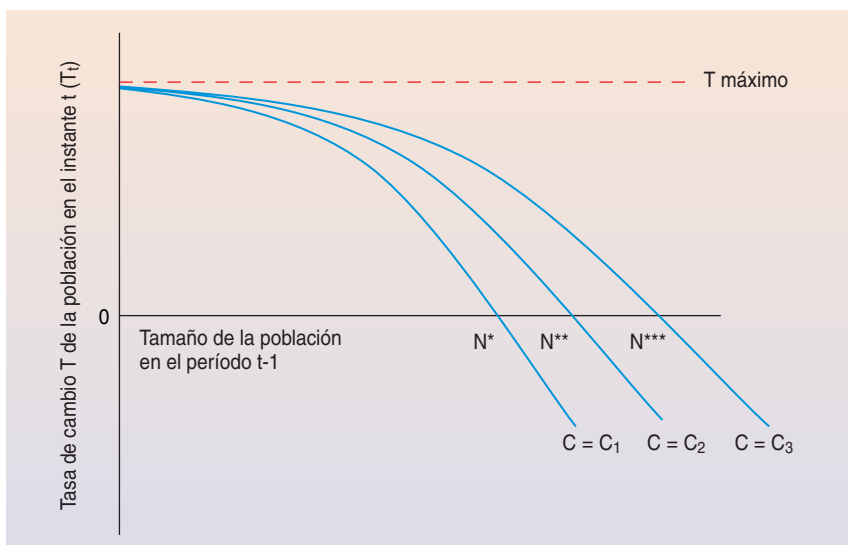
2. EL CLIMA PUEDE TENER EFECTOS VERTICALES sobre la tasa  $T$  de crecimiento o decrecimiento de una población. Cuando  $T$  se representa gráficamente como función del número  $N$  de individuos que componen en un momento  $t$  esa población, la curva resultante puede desplazarse, por efecto del clima, hacia arriba o hacia abajo. A medida que las condiciones climáticas se vuelven menos favorables la curva se mueve de  $C_3$  a  $C_1$  y el tamaño poblacional en el equilibrio (donde ni crece ni decrece) pasa de  $N^{***}$  a  $N^*$ .

independencia de la densidad de la población.

### Efectos "horizontales"

Supongamos ahora que existe un fenómeno climático repercute en un recurso importante, capaz por sí mismo

de limitar la población. Valgan como ejemplo ciertos roedores de la zona semiárida del norte de Chile. Para determinado nivel de productividad de plantas y semillas en el desierto, la competencia intraespecífica se incrementa a medida que crece la



3. EL CLIMA TAMBIEN PUEDE TENER EFECTOS LATERALES sobre el ritmo de crecimiento de una población. A medida que las condiciones climáticas se vuelven menos favorables y alteran el factor limitante y el tamaño de la población en situación de equilibrio, la curva se mueve hacia la izquierda, de  $C_3$  a  $C_1$ , y el tamaño poblacional en el equilibrio pasa de  $N^{***}$  a  $N^*$ .

densidad de la población; la competencia mengua conforme decrece la densidad demográfica. Podemos expresar esa situación a través de un modelo sencillo que incorpora la relación de demanda y oferta en forma de cociente. En el modelo en cuestión, la tasa per cápita de cambio poblacional es una función del cociente de la densidad o tamaño poblacional  $N$  en el período anterior y de la densidad o tamaño poblacional de las plantas (o semillas), más la variable  $\epsilon$ .

Dado cierto nivel de productividad, la competencia aumenta a medida que lo hace  $N$  y reduce la tasa per cápita máxima de cambio de población. El Niño-Oscilación Austral —calentamiento recurrente de las aguas de la parte ecuatorial del océano Pacífico— genera lluvias inhabituales en los ecosistemas del norte de Chile e incrementa así la productividad vegetal. Por lo tanto, el factor climático (El Niño o las lluvias) influye en la variabilidad temporal del factor limitante, que para los roedores son las semillas y las plantas. En tal caso, podemos sustituir el modelo por otro en el que el factor exógeno (El Niño o las lluvias acumuladas del año) ocupa, en el dividendo del cociente del que depende la tasa de cambio, el lugar de la densidad vegetal. Este nuevo cociente representa la competencia de los roedores por el recurso limitante, que aparece como un elemento condicionado por la densidad poblacional y el estado del clima.

Ilustrado gráficamente, la competencia por el alimento determina la curva de la tasa per cápita de cambio de la población, mientras que el valor anual del factor climático traslada las coordenadas de esa curva lateralmente, a lo largo del eje horizontal, que representa el tamaño poblacional (véase la figura 2). Por lo tanto, los años lluviosos asociados a El Niño mueven la densidad de equilibrio hacia la derecha, mientras que los años secos (los años de La Niña, episodio recurrente en que se enfrían las aguas ecuatoriales del Pacífico) mueven la densidad de equilibrio hacia la izquierda (véase la figura 3).

### Efectos no lineales

Estos son los efectos climáticos que oponen mayor resistencia a su

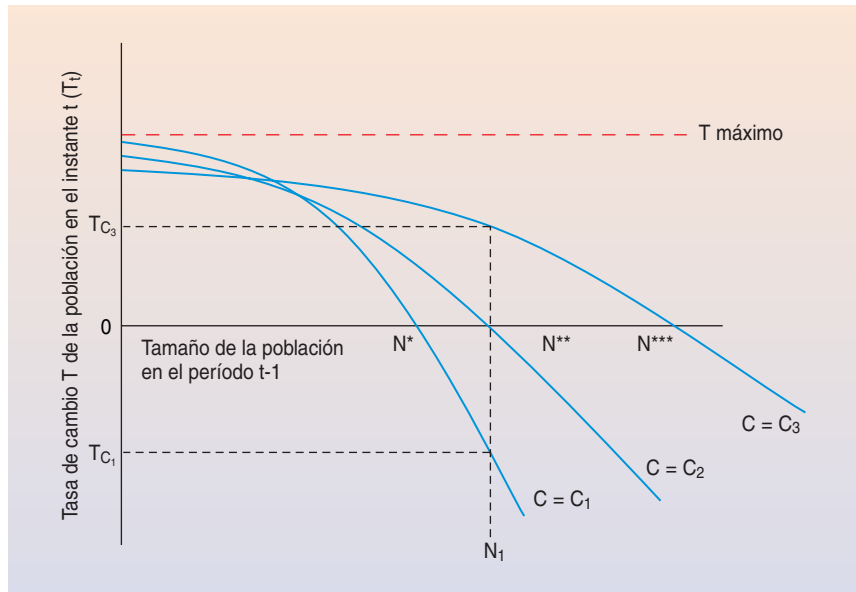
modelización. Supongamos que la variable  $C$  representa la medida de algún factor climático, por ejemplo la Oscilación del Atlántico Norte o la Oscilación Austral, y que las modificaciones experimentadas por esa variable  $C$  se traducen en modificaciones de la función que representa la tasa de cambio de la población. Por tanto, el efecto de  $C$  en la curva no consistirá en una traslación a través del plano de la tasa de cambio de la población, sino en una perturbación no lineal (véase la figura 4). Para representar tal perturbación podemos atribuir, a cada estado de la variable  $C$  (el clima) en el período anterior, una función  $f$  diferente que ligue la densidad de población con su propia tasa de cambio.

Aclarémoslo con un ejemplo. Sea una población depredadora que migra en invierno y cuya densidad de población depende del número de sus presas en el área de invernada, número que a su vez depende de alguna variable climática. Si se multiplican en abundancia los depredadores, limitarán luego el número de sus presas en el hábitat de verano. Y el factor climático, que determinaba la abundancia de presas en la región de invierno, puede tener un efecto no lineal sobre la población de presas en el hábitat de verano del depredador.

La tasa de cambio de la población de presas del hábitat de verano obedecería a una determinada función cuando la variable climática  $C$  tomase un cierto valor en la zona de invernada y a otra función cuando tomase un valor distinto: si debido a determinado estado del clima durante el invierno hay pocas presas en la región de invernada, la densidad de depredadores será baja, y las presas en la zona de verano estarán limitadas por algún otro factor (comida, nidos, etcétera). Sin embargo, si a los depredadores les fue muy bien en invierno merced a la abundancia de presas, entonces las presas del hábitat de verano podrían estar limitadas por el depredador y exhibir otro tipo de función (véase la figura 5).

### Colonizaciones “verticales”

Hasta aquí nos hemos ceñido a modelos abstractos, con algún ejemplo para ilustrarlos. Veamos ahora ecosistemas reales que están sujetos a



**4. LOS EFECTOS DEL CLIMA PUEDEN SER NO LINEALES.** A medida que las condiciones climáticas cambian (de  $C_3$  a  $C_1$ ), se modifica la forma de la curva que representa la tasa  $T$  de cambio poblacional y con ella el tamaño o densidad de la población en situación de equilibrio (de  $N^{***}$  a  $N^*$ ). Para un tamaño dado ( $N_1$ ), la competencia es más intensa (por lo tanto se reduce el valor de la tasa de cambio) en una situación climática  $C_1$  que en una  $C_3$ . Con  $C_1$ , la tasa va decayendo para poblaciones mayores más deprisa que en la situación climática  $C_3$ .

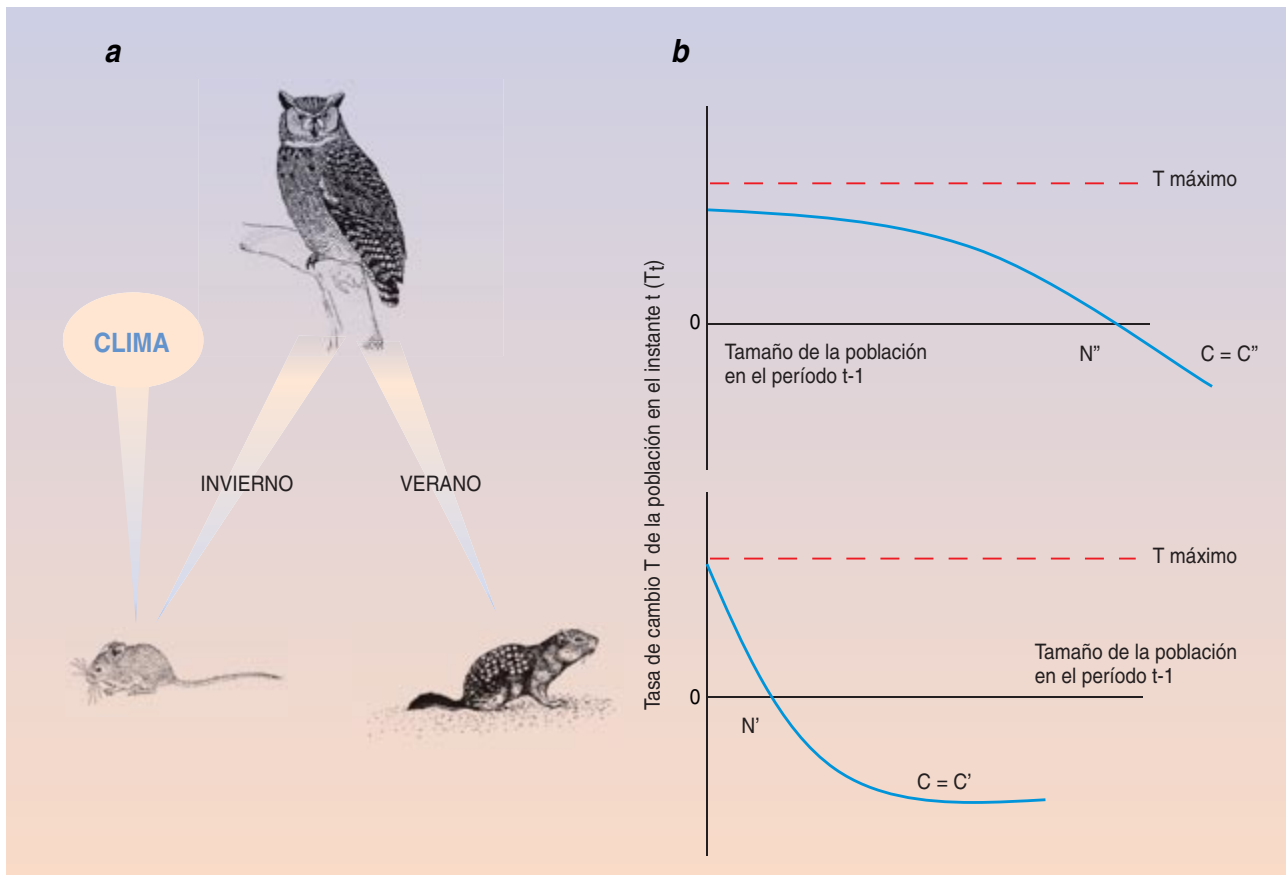
los distintos tipos de efectos climáticos de la clasificación de Royama. Empezaremos por los efectos “verticales”.

Cuando cambia la distribución geográfica de una especie, su “rango de distribución”, aparecen ejemplos clásicos de efectos verticales del clima sobre la dinámica de las poblaciones. Si consideramos que la tasa per cápita máxima de una población y su relación con la densidad valen como indicadores del espectro de condiciones en cuyo seno una especie puede sobrevivir y reproducirse, los efectos “verticales” (aditivos) de las condiciones ambientales determinarán los intervalos en cuyo ámbito la tasa de cambio de la población toma valores posibles.

La tasa de cambio demográfico depende de la diferencia entre las tasas de natalidad  $N$  y mortandad  $M$ ; por tanto, los efectos directos del clima en  $N$ , en  $M$  o en ambas determinarán la posibilidad de que se extienda o mengüe el rango de distribución de la población. Así, según se ha descrito hace poco, los incrementos de las temperaturas medias anuales debidos al calentamiento global han permitido a diferentes especies colonizar

nuevos hábitats; en concreto, ciertas especies de peces han colonizado latitudes más boreales e incrementado su rango de distribución. Se sabe de situaciones semejantes para algunas especies marinas que en el Pacífico Oriental aprovechan los episodios de El Niño para colonizaciones esporádicas.

Entre las perturbaciones verticales del clima podríamos incluir las expansiones geográficas de las enfermedades transmitidas por mosquitos en Asia, África Oriental e Iberoamérica. El mismo mecanismo sería el responsable de los incrementos en los rangos de distribución hacia latitudes más polares de diferentes especies de mariposas, aves e incluso de arbustos árticos. Pudieran también considerarse verticales los efectos que la Oscilación del Atlántico Norte ejerce sobre las poblaciones de atunes boreales; el fenómeno determina, de manera distinta en una orilla y otra, las temperaturas y precipitaciones invernales. Los atunes atienden a claves del entorno para maximizar su éxito reproductor (maximizar  $N$ ); las tendencias de la temperatura del océano estarían cambiando la disponibilidad y el ta-



5. EFECTOS NO-LINEALES del clima sobre una población de roedores. Un depredador migratorio hace de correa de transmisión de tales efectos. Una especie de ave rapaz migratoria se alimenta de roedores en dos localidades diferentes, una en verano y la otra en invierno. La abundancia de roedores en la región de invernada depende de un factor climático determinado. Por lo tanto, si las rapaces limitan la proliferación de los roedores en su hábitat estival, el factor climático que determina la abundancia de presas el hábitat de invierno puede actuar como un efecto no lineal sobre la población de presas en el hábitat de verano del depredador (a).

El tamaño de la población de presas del hábitat de verano cambiará según cierta función, cuando el clima de la zona de invernada sea  $C = C''$  y conforme a una función diferente cuando el clima sea  $C = C'$ : si debido a cierto estado del clima durante el invierno hay pocas presas, la densidad de depredadores será baja y las presas en la zona de veraneo estarán limitadas por algún otro factor (comida, nidos, etc.). Pero si los depredadores se multiplicaron en invierno gracias a la abundancia de presas, las presas del hábitat de verano podrían estar limitadas por el depredador y su población crecería o decrecería de otra forma para un tamaño poblacional dado (b).

maño de las áreas que les son más favorables.

Otro efecto climático de la misma índole sería el causado por las bajas temperaturas y las lluvias invernales en las ovejas salvajes de las islas escocesas de St. Kilda. Durante los inviernos fríos y lluviosos los individuos ven reducida su capacidad termorreguladora y padecen un desequilibrio térmico; por lo tanto, existiría un efecto directo sobre  $D$  que haría bajar la curva de la tasa en su representación gráfica.

### El Niño y los cambios laterales

No escasean en la bibliografía reciente los ejemplos de efectos laterales del clima sobre diferentes po-

blaciones naturales. Mencionemos, a modo de botón de muestra, las fluctuaciones de la biomasa o del número experimentadas por ciertas poblaciones de peces marinos. Se han documentado efectos notables de la Oscilación Austral y la Oscilación Pacífica Decenal sobre el reclutamiento de algunas especies de atunes en el Pacífico Tropical. Se llama recluta a la incorporación de nuevas masas de peces a los bancos de pesca.

A este respecto, se ha planteado la hipótesis de que ambas oscilaciones climáticas, al alterar los sistemas de corrientes y la temperatura superficial del océano, provocan que los atunes se encuentren con una distinta disponibilidad de alimento. En

particular, los cambios de productividad y de aportación de nutrientes en el Pacífico Ecuatorial durante los episodios de El Niño dan lugar a una perturbación de tipo lateral que afecta a toda la cadena trófica. Un patrón interesante es el que presentan la sardina y la anchoveta en el Pacífico Oriental, en el sistema de la corriente de Humboldt. El Niño causa una reducción importante del alimento que nutre a las anchovetas (constituye, pues, un factor limitante). Aunque parecen favorecer a las poblaciones de sardinas, no están claros los mecanismos asociados con los efectos de El Niño y La Niña.

De forma similar, en los ecosistemas semiáridos de los suelos aldea-

ños a la costa Pacífica de América Austral, en particular en las áreas austral de Perú y centro-norte de Chile, los recurrentes efectos de El Niño-Oscilación Austral generan lluvias inhabituales. Al aumentar entonces la productividad vegetal, crece, en varios órdenes de magnitud la densidad de roedores (véase la figura 1). Este ejemplo representa un caso típico de pulsos de productividad que se ajustan perfectamente a la categoría de perturbaciones laterales.

Otro caso interesante es el del pingüino emperador (*Aptenodytes forsteri*). Se sabe que la extensión de la capa invernal de hielo marino repercute en la densidad demográfica de esta ave. Los registros anuales hablan de caída repentina y drástica, a finales del decenio de 1970, de la población con riesgo de desaparición; esa disminución iba asociada probablemente a una reducción en la disponibilidad de alimento, relacionada a su vez con la temperatura superficial del mar. Tenemos, pues, un ejemplo que encajaría en la categoría de los efectos laterales del clima. Se ha informado del mismo tipo de efectos para ciertas aves marinas del Ártico, en particular para la especie *Fratercula arctica*. La variabilidad anual en la temperatura del océano condiciona la disponibilidad de la presa principal de esta ave, el arenque (*Clupea harengus*), y su éxito reproductor. De manera similar, los efectos observados de El Niño-Oscilación Austral sobre la población del petrel azul (*Halobaena caerulea*) en el océano Indico austral representarían un caso manifiesto de efectos “laterales”.

### La no linealidad en peces, alces y lobos

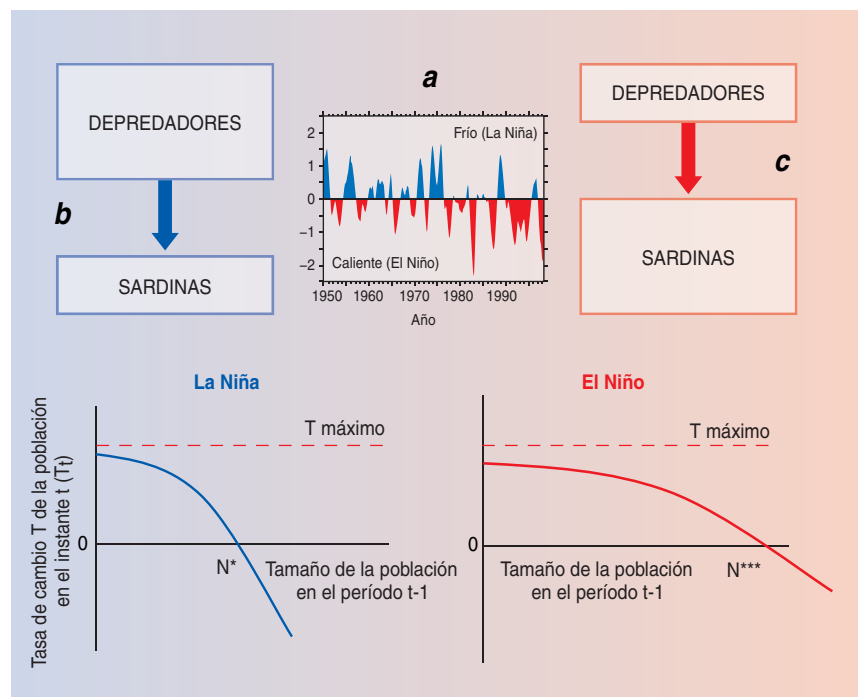
En los efectos no lineales interactúan el clima y el ecosistema, con mayor nitidez que en el resto de los efectos. El clima cambia las reglas del juego entre los individuos de una población, o entre los individuos de poblaciones diferentes (competidores, presas, parásitos o depredadores). Sin ánimo de exhaustividad, citemos algunos ejemplos arquetípicos de esta categoría.

Durante los años cálidos, el abadejo de Alaska (*Theragra chalcogramma*) se lleva a los juveniles cerca de la costa, alejados del hábitat de los

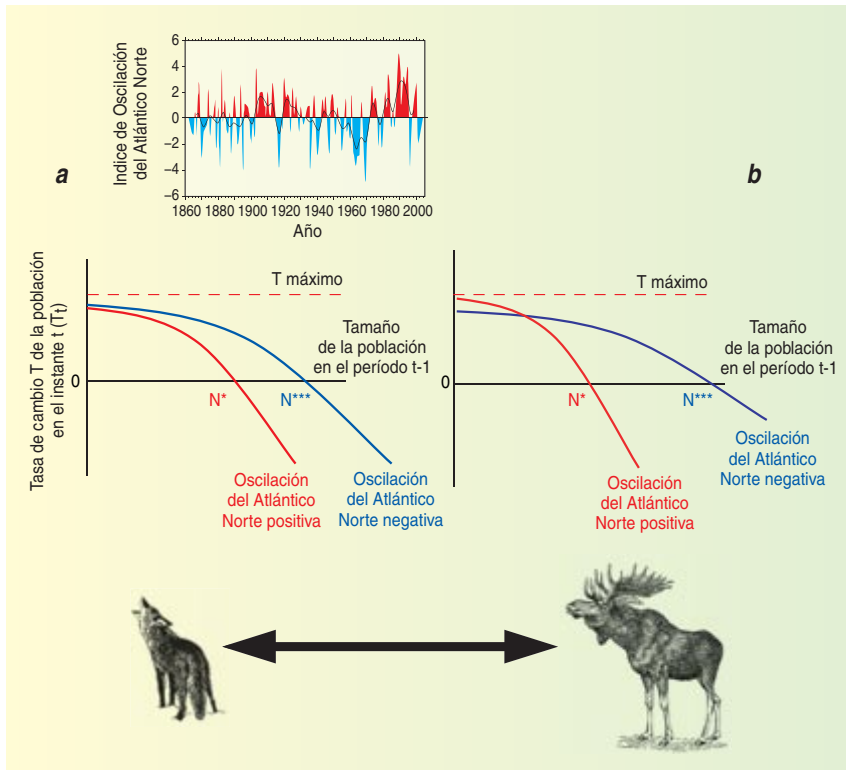
adultos. Se incrementa la recluta y decae la intensidad del canibalismo. Por el contrario, durante los años fríos el transporte se reduce, los juveniles y adultos comparten un mismo hábitat y el canibalismo se convierte en el principal determinante del reclutamiento. Por lo tanto, es posible que la forma de la función que da la tasa per cápita del cambio poblacional cambie de los años cálidos a los fríos, ya que la competencia intraespecífica será muy diferente en uno y otro período, al depender del clima el alcance del canibalismo.

Algo similar ocurriría para la población de sardinas (*Sardinops spp*) en el Pacífico Oriental. Durante los años de alta productividad —durante La Niña y en épocas normales—, las poblaciones se hallan limitadas por una intensa depredación de sus huevos, larvas y juveniles, dada la

abundancia de depredadores en el sistema de la corriente de Humboldt. En esos períodos de alta productividad, la función de la tasa de cambio de la población se caracteriza por un punto de equilibrio de baja densidad, donde el factor limitante de la población es el espacio libre de depredadores, y el mecanismo regulador, la competencia por ese espacio. Durante los episodios de El Niño, la productividad decae y las sardinas se ven libres de los depredadores (véase la figura 6): la población de sardinas alcanza entonces un nuevo equilibrio, dominado por la limitación del alimento, y el mecanismo de regulación es la competencia por la comida. Por lo tanto, El Niño-Oscilación Austral cambia la forma de la función que rigiere la tasa de cambio de la población, con los consiguientes efectos no lineales.



6. LAS SARDINAS (*Sardinops spp*) DEL PACIFICO ORIENTAL están sujetas a los cambios climáticos asociados al recurrente fenómeno climático El Niño-Oscilación Austral. Durante los años de alta productividad (La Niña y años normales), las poblaciones de sardinas estarían limitadas por la alta mortandad de huevos, larvas y juveniles, debida a la abundancia de depredadores en el sistema de la corriente de Humboldt. Cabe esperar entonces que la tasa  $T$  de cambio de la población se atenga a una función de la densidad de la población caracterizada por un punto de equilibrio a baja densidad, donde el factor limitante sería el espacio libre de depredadores y la competencia por dicho espacio establecería el mecanismo de regulación poblacional. En los cálidos episodios de El Niño decae la producción primaria y las sardinas se ven más libres de los depredadores. La población de sardinas alcanza entonces un nuevo equilibrio, dominado por la limitación de alimento: el mecanismo de regulación es la competencia por el alimento.



Se nos ofrece otro ejemplo en la dinámica de los alces (*Alces alces*) y lobos (*Canis lupus*) de la isla Royale, del Lago Superior, y su relación con el clima, representado por el índice de la Oscilación del Atlántico Norte. Ese índice representa la diferencia entre las presiones atmosféricas medias invernales al nivel del mar en las Azores, Lisboa o Gibraltar y en una estación de Islandia. Durante los años con valores negativos de la Oscilación, la capa invernal de nieve es más gruesa y los lobos cambian su comportamiento de caza. El tamaño de la manada crece. En esos inviernos los lobos cazan tres veces más alces que en los años con valores positivos de la Oscilación, en los que la capa de nieve es menor y las manadas más pequeñas. El clima y el cambio en el comportamiento de caza de los lobos parecen causar, en lo que se refiere a los propios lobos, un efecto lateral, ya que aumentan las presas disponibles.

Durante los años en que son negativos los valores de la Oscilación, los alces experimentarían efectos no lineales de la Oscilación. La población de alces se hallaría limitada por los lobos y regulada por el espacio libre de depredadores. Durante los años en que la Oscilación es posi-

tiva, la población estaría limitada por la disponibilidad de alimento y la competencia intraespecífica. En resumen, la condición positiva o negativa del clima, representado por la Oscilación del Atlántico Norte, determinaría dos tipos diferentes de función para la tasa per cápita de cambio de la población.

7. LA OSCILACION DEL ATLANTICO NORTE tiene un efecto no lineal sobre la dinámica de los alces (*Alces alces*) y lobos (*Canis lupus*) de la isla Royale. Durante los años con valores negativos (*en azul*) de un índice que caracteriza el estado de la Oscilación, los lobos cazan el triple de alces que en los años de valores positivos (*en rojo*), en los que la capa de nieve es menor y las manadas más pequeñas. Desde el punto de vista de los alces, la Oscilación tendría efectos no lineales durante los años de índice positivo (*rojo*): la población de alces estaría limitada por los lobos y regulada por el espacio libre que éstos dejaran, mientras que durante los años de Oscilación negativa (*azul*) estaría limitada por la disponibilidad de alimento y la competencia intraespecífica.

Tendría, pues, efectos no lineales del clima.

En resumen, vemos, pues, que existen interacciones entre los procesos endógenos y exógenos, con un grado considerable de no linealidad, que reflejan la complejidad de los efectos ejercidos por el clima en los ecosistemas. La teoría de la dinámica poblacional, y en particular la clasificación realizada por Royama, facilita mucho el análisis y comprensión de tales efectos.

## El autor

**Mauricio Lima** es licenciado en oceanografía biológica por la Universidad de la República Oriental del Uruguay desde 1985 y doctor en ecología por la Universidad Católica de Chile desde 1998. Se dedica al estudio de la dinámica de poblaciones, la demografía, las series de tiempo ecológicas, la conexión entre modelos y datos y la ecología poblacional aplicada. Actualmente es profesor asociado en el departamento de ecología de la facultad de ciencias biológicas y del centro CASEB de la Pontificia Universidad Católica de Chile.

## Bibliografía complementaria

- ANALYTICAL POPULATION DYNAMICS. T. Royama. Chapman and Hall; Londres, 1992.
- PRINCIPLES OF POPULATION DYNAMICS AND THEIR APPLICATIONS. A. A. Berryman. Stanley Thornes Publishers Ltda.; Cheltenham, 1999.
- ECOLOGICAL EFFECTS OF CLIMATE FLUCTUATIONS. N. C. Stenseth, A. Mysterud, G. Ottersen, J. W. Hurrell, K.-S. Chan y M. Lima en *Science*, vol. 297, págs. 1292-1296; 2002.
- ECOLOGICAL RESPONSES TO RECENT CLIMATE CHANGE. Gian-Reto Walther, Eric Post, Peter Convey, Annette Menzel, Camille Parmesan, Trevor J. C. Beebee, Jean-Marc Fromentin, Ove Hoegh-Guldberg y Franz Bairlein en *Nature*, vol. 416, págs. 389-395; 2002.
- STUDYING CLIMATE EFFECTS ON ECOLOGY THROUGH THE USE OF CLIMATE INDICES: THE NORTH ATLANTIC OSCILLATION, EL NIÑO SOUTHERN OSCILLATION AND BEYOND. N. C. Stenseth, G. Ottersen, J. W. Hurrell, A. Mysterud, M. Lima, K.-S. Chan y N. G. Yoccoz en *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 270, págs. 2087-2096; Londres, 2003.