UNIVERSIDAD DEL MAGDALENA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
DOCENTE: JAVIER RODRÍGUEZ BARRIOS

Tema: Taller en clase para la modelación de poblaciones

DESCRIPCIÓN DEL CRECIMIENTO DE UNA POBLACIÓN

La descripción dinámica del tamaño del tamaño de las poblaciones es derivada de dos modelos principales: el modelo exponencial y el modelo logístico. El uso de estos modelos ayuda a responder preguntas como:

1. ¿Cuánto tiempo le tomara a una población crecer a un cierto tamaño?
2. ¿Cuál será el tamaño de la población luego de n años (o generaciones)?
3. ¿Cuánto tiempo puede sobrevivir la población bajo condiciones no favorables?

CRECIMIENTO POBLACIONAL EXPONENCIAL

Derivación del modelo: Ignorando inmigración y emigración, la ecuación básica se puede escribir como:

$\Delta N= B-D$

Si ΔN es continuo e infinitamente pequeño la expresión anterior se convierte en la siguiente ecuación diferencial:

$dN/dt= B-D$

Ahora, B y D no son tasas sino valores absolutos y para ser consistentes con la ecuación diferencial se deben convertir en tasas. Así, si asumimos que cada individuo de la población produce el mismo numero de individuos en el periodo Δt tenemos:

$B=bN$

Donde b es el número de nacimientos por individuo por unidad de tiempo: tasa de nacimientos per capita en tiempo infinitamente pequeño.

La misma lógica funciona para la mortalidad:

$D=dN$

Donde d es el número de muertes por individuo por unidad de tiempo.

$dN/dt= (b-d)N$

Si definimos b-d igual a r, la tasa instantánea de crecimiento, obtenemos la ecuación básica que describe un crecimiento poblacional de tipo exponencial:

$dN/dt= rN$

Si $r>0$ la población crece exponencialmente

Si $r=0$ $(b=d)$ $dN/dt= 0$

Si $r<0$ la población se extingue exponencialmente

Pero dN/dt se refiere a la velocidad de crecimiento de la población. Para hacer predicciones sobre el tamaño es necesario integrar:

$Nt=N_0e^{rt}$

Entonces conociendo el tamaño poblacional inicial (N_0) y la tasa intrínseca de crecimiento (r) podemos predecir el tamaño poblacional en un momento futuro.

Por ejemplo, con esta ecuación se puede encontrar el tiempo requerido para que se doble el tamaño poblacional: Nt_{doble}= 2No

Sustituyendo, 2No= $No^{ertdoble}$: dividiendo por No nos queda 2= $e^{rtdoble}$; tomando logaritmos nos queda: ln(2)= rt_{doble} y rearregalndo, t_{doble}= ln(2)/r.

Entre mas grande r menor el tiempo de doblaje de una población y r pequeños suelen ser característicos de especies de tamaño corporal pequeño.

SUPUESTOS DEL MODELO:
+ Población cerrada: ni in ni emigración. No es siempre realista, depende de que limites espaciales le hemos puesto a nuestra población.
+ Las tasas de nacimientos y muertes, b y d (y por tanto la tasa intrínseca de crecimiento r) constantes. Si una población va a crecer en forma constante implica que la provisión de espacio, alimento y otros recursos es ilimitada, de otra forma en algún momento la tasa de muertes aumentará o la de nacimientos decaerá. Como los recursos no son ilimitados ya vislumbramos un mecanismo de control poblacional denso-dependiente.
+ No hay estructura genética: se implica aquí que todos los individuos de la población tienen la misma tasa de nacimientos y muertes.
+ No hay estructura de tamaños o edades: seria una población sin sexos, partenogenética en la que los individuos se reproducen inmediatamente al nacer.
+ Crecimiento continuo: se asume que los individuos nacen y mueren continuamente (por ser una ecuación diferencial) y que la tasa de cambio poblacional cambia instantáneamente con el tamaño poblacional. No hay generaciones discretas.

¿Cuál es la importancia del modelo exponencial sí parece tan poco realista? Primero que todas las poblaciones potencialmente pueden crecer así (de hecho, la capacidad de crecimiento exponencial es una de las distinciones entre la materia viva y muerta. Darwin y Malthus usaron este concepto en sus formulaciones). Y, finalmente, las poblaciones pueden pasar por periodos de crecimiento exponencial, cuando invaden, pestes, humanos.

VARIACIONES DEL MODELO: Para la mayoría de los organismos el tiempo no se comporta como una variable continua sino como una variable discreta. Por ejemplo, la reproducción ocurre en tiempos definidos del año. Hay especies que solo se reproducen una vez y mueren: las generaciones no se sobrelapan. En estos casos el crecimiento poblacional se modela con una ecuación diferencial discreta más que con una continua.

Supongamos que la población aumenta o disminuye cada año en una proporción constante rd, que se llama factor discreto de crecimiento. Por ejemplo, si la población aumenta en un 36%, rd= 0.36 (se aplica una sola vez en el periodo, mientras que en la formulación continua se aplica continuamente). En términos matemáticos:
$N_{t+1}= N_t+rdN_t$

y combinando términos: Nt+1= Nt(1+r_d). La expresión (1+r_d)= λ es la tasa finita de crecimiento. Por tanto N_{t+1}= λ Nt . λ mide el cambio proporcional de la población de un año al otro, luego λ es también el cociente del tamaño poblacional entre el periodo siguiente y el actual (N_{t+1}/N_t). Si una población crece así luego de dos años tendríamos: $N_2= \lambda N_1= \lambda(\Lambda n_0)= \lambda^2 N_0$. Generalizando para cualquier año subsiguiente t tendríamos:
$N_t= \lambda^t N_0$
Esta ecuación es análoga a $N_t= N_0 e^{rt}$

A medida que el factor discreto, por ejemplo, la reproducción, se hace mas frecuente, 2, 3, 6, muchas veces en el año se regresa al modelo continuo. En ese caso $\lambda=e^r$, o r=ln(λ). Lamda no tiene unidades (es un cociente) pero si esta condicionado por la unidad de tiempo que se esté considerando. Luego si se necesita cambiar la unidad de tiempo de λ se debe hacer a través de la ecuación anterior.

Ejemplo: Con λ= 1.2 el r equivalente es 0.18232 individuos/individuo por año (con ecuación r= ln(λ)). Si dividimos esta tasa por 12 meses nos da un r= 0.01519 individuos/individuo por mes. Luego λ es 1.0153 por mes. Si usamos la ecuación básica:

$N_t=\lambda^t N_0$

$N_t= (1.0153)^{12}N_0$

$N_t= 1.2N_0$

Luego λ= 1.0153 para periodos mensuales es equivalente a λ= 1.2 para un periodo anual.

RESUMEN - CRECIMIENTO LOGÍSTICO

Supuesto básico del modelo exponencial: que los recursos son ilimitados y de allí que b y d son constantes. Ahora, en el caso de la estocasticidad ambiental donde b y d pueden cambiar, estos cambios que afectan el crecimiento de la población, ocurren independientemente del tamaño de la población o sea en forma denso-independiente. Pero en la naturaleza el tamaño poblacional en si tiene un efecto sobre la trayectoria del tamaño poblacional (es a la vez variable dependiente e independiente) y a este efecto se le denomina denso-dependencia. Al incluir este efecto en la formulación que describe el crecimiento de una población arribamos al modelo logístico.

La ecuación básica era:

$dN/dt = (b'-d')N$

Las comillas indican que el efecto denso-dependiente es mediado por o se da a través de las tasas *per capita* de nacimientos y muertes: en situaciones de alta densidad de individuos se esperara que b (tasa de nacimientos *per capita*) decrezca por que hay menos recursos para repartir, por ejemplo, menos comida. Por hembra se producen menos nacimientos por unidad de tiempo. En términos matemáticos se tendría una relación de este tipo:

$b'= b-aN$

que es una relación lineal inversa entre b' y N (y no es la única posible, pero es la mas sencilla). A medida que N se aproxima a cero, b' se aproxima a b, es decir, pasa a ser la tasa de nacimientos *per capita* que tendría la población si no hubiera limites en recursos, como es el caso para poblaciones pequeñas al comienzo de la sucesión, por ejemplo.

En la ecuación "a" mide la fuerza de la relación entre b' y N, como en toda regresión lineal, por lo demás: entre mayor "a" mayor proporcionalmente la caída de b' con cada individuo adicionado a la población.

Un razonamiento similar ocurre en relación a la tasa de muertes *per capita* solo que en este caso se espera que esta aumente a medida que la población aumenta:

$d'= d+cN$

de nuevo d pasa a ser la mortalidad *per capita* en condiciones de tamaño poblacional pequeño (o sea, recursos ilimitados) y c es la fuerza de la relación entre d' y N.

Ahora, estas expresiones de denso-dependencia lineal son solo la forma mas sencilla de expresar esta relación que puede tomar otras formas bastante complejas. Por ejemplo para muchas especies la crianza, cacería, reproducción, escape de predadores, es mas eficiente en grupos, de modo que para estas especies b' puede aumentar y d' decrecer a medida que la población aumenta, al menos hasta cierto umbral cuando la denso-dependencia se "dispara" y empieza a actuar en contra de la densidad poblacional. A este fenómeno se le conoce como el efecto Alle. Este puede ser importante en la viabilidad de poblaciones pequeñas.

Nótese que tanto b’ como d’ son denso-dependientes en el modelo básico, pero no necesariamente es así. Sea que ambas lo son o solo una, se llega al modelo logístico. Sustituyendo en las ecuaciones, tenemos:
dN/dt =[(b-aN)-(d+cN)]N, rearreglando,
dN/dt= [(b-d)-(a+c)N]N, multiplicando por (b-a)/b-a) = 1
dN/dt= (b-d)[(b-d/(b-d)-((a+c)/(b-d))N]N**.** Ahora, siendo b-d= r, tendremos,

dN/dt= rN[1- ((a+c)/(b-d))N], ahora, a, c, b y d son constantes y por tanto podemos definir con ellas un nueva constante, K=(a+c)/(b-d) que se llama capacidad de carga. Biológicamente es el máximo tamaño poblacional que puede ser soportado por el ecosistema, es decir, según la disponibilidad de comida, refugio, espacio, etc. Tiene como unidades número de individuos. Sustituyendo, tenemos finalmente la ecuación de crecimiento logístico poblacional,
dN/dt= rN(1-N/K)

El termino (1-N/K) se interpreta como la parte no usada de la capacidad de carga: en la medida que N/K se aproxime a 1 (o sea, que N se aproxime a K) menos capacidad de carga quedara. Por ejemplo, si K= 100 y N=7. La parte no usada de la capacidad de carga será [1-(7/100)]= 0.93. Esto indica que la población es poco densa y que esta creciendo al 93% de la velocidad con que crecería si su crecimiento fuera puramente exponencial: dN/dt= rN(0.93). En contraste si la población esta cerca de K (N= 98) la capacidad de carga no usada es pequeña [1-(98/100)]= 0.02. En consecuencia la población esta creciendo a una velocidad pequeña, apenas el 2% (dN/dt= rN(0.02)) de la velocidad de crecimiento si su crecimiento fuera exponencial. Finalmente, si la población excede la capacidad de carga, N>K, el termino entre paréntesis se vuelve negativo, lo que lleva a que la tasa de crecimiento se vuelva también negativa y la población declina hacia K.

¿Cuándo tendremos equilibrio poblacional en el modelo logístico?, es decir cuando será dN/dt= 0? Claro, una respuesta trivial es cuando r o N son cero. Con mayor significado, cuando N=K. Usando el calculo para integrar la forma logística de la velocidad de cambio poblacional obtenemos una ecuación que nos permite predecir futuros tamaños poblacionales:

$Nt=K/[1+[(K-No)/No]e^{-rt}]$

Al comienzo cando la población es pequeña esta crece rápidamente a una tasa ligeramente menor que la predicha por un modelo exponencial. De hecho, la tasa máxima de crecimiento se alcanza cuando N= K/2. Luego la tasa empieza a decrecer a medida que N se aproxima a K, en contraste con el modelo exponencial en el que la tasa de crecimiento se incrementa con el aumento del tamaño poblacional.

Poblaciones que crecen según el modelo logístico sin importar el No y pasado suficiente tiempo alcanzan K. Pero el tiempo para llegar a K es diferente. Es menor para las poblaciones que crecen rápido (un r grande), mayor para las que crecen lento.

SUPUESTOS: Ahora, como el modelo logístico es derivado del exponencial (ya vimos como) comparte los supuestos de no rezagos (nacimientos y muertes son continuas), no hay in- ni emigración, no hay variación genética ni estructura de edades. Hay dos supuestos adicionales: que la capacidad de carga es constante, es decir, que la cantidad y calidad de los recursos no varía en el tiempo, y que la denso-dependencia es lineal.

VARIACIONES DEL MODELO – REZAGOS: En el modelo logístico el efecto de la adición o sustracción de un individuo era instantáneo. Pero en muchas poblaciones reales no es así, es decir, hay rezagos en la respuesta de las tasas de mortalidad y nacimientos. Una formulación que incorpora un rezago podría ser:

dN/dt= rN(1-($N_{t-\tau}$/K), en la cual τ es el rezago entre el cambio en el tamaño de la población y su efecto sobre la tasa de crecimiento poblacional. Es decir, dN/dt en el tiempo t esta controlado por el tamaño poblacional en el tiempo

$t_{-\tau}$, en el pasado, o sea, $N_{t-\tau}$. El comportamiento de esta ecuación depende de (1) el tamaño del rezago y (2) el tiempo de respuesta de la población que es inversamente proporcional a r: poblaciones con tasas de crecimiento altas tienen tiempos de respuesta cortos (1/r).

El cociente entre el rezago y el tiempo de respuesta $(\tau/1)/(1/r)= \tau$ controla el crecimiento de la población. Si τ es pequeño (< 0.368) la población progresara suavemente hacia K; si es mediano ($0.368<\tau<1.570$) la población oscila alrededor de K, a veces por encima, a veces por debajo, hasta que se estabiliza en K. Si τ es grande (> 1.570) entra a un ciclo estable, subiendo y bajando alrededor de K periódicamente, pero sin detenerse en K.

Las poblaciones con fluctuaciones cíclicas, como todos los ciclos, están caracterizadas por amplitudes y periodos. Amplitud es la diferencia entre el máximo (o mínimo) tamaño poblacional y el tamaño promedio. Si la amplitud es muy grande la población puede extinguirse. El periodo es la cantidad de tiempo que se toma completar un ciclo. Entre mas largo un periodo mayor el tiempo entre picos poblacionales.

VARIACIONES DEL MODELO - CRECIMIENTO POBLACIONAL DISCRETO: Si la población crece en forma logística discreta tenemos:
$N_{t+1}= N_t+r_dN_t(1-N_t/K)$

Esta formulación es análoga a la que vimos para el modelo exponencial cuando hablamos de crecimiento discreto. Ahora, en un modelo discreto por definición o incorporado existe un rezago de 1.0, luego la dinámica depende totalmente de r_d.

Si r_d no es grande el comportamiento del modelo es similar al de la forma continua. A un r_d pequeño ($r_d<2.0$) la población se aproxima a K con oscilaciones amortiguadas. A un r_d menos pequeño ($2.0<r_d<2.5$) la población entra en un ciclo estable. Con r_d entre 2.5 y 2.6 la población crece en ciclos más complejos, pero si r_d es mayor a 2.6 la población entra a ciclos complejos e irrepetibles que se llaman caos. La trayectoria caótica se distingue del verdadero azar por que cada vez que se corre el modelo con K, r_d y No fijos, la trayectoria con toda su complejidad se repite.

<u>Taller en clase</u>

EJERCICIOS DE CRECIMIENTO EXPONENCIAL
1. Una población biológica crece a una tasa anual del 6%. Si la población actual es de 5000, ¿cuál será en 7 años?
2. Una población de aves crece a un ritmo anual del 5%. Si la población actual es de 2000, ¿cuántos años se tardará para que vuelvan a doblar? Redondea tu respuesta a la centésima más cercana.
3. Una población de hormigas presenta una tasa de disminución anual del 7,2%. ¿Cuántos años le tomará a esta población de 227 gramos para llegar a 93 gramos de biomasa?
4. Supongamos que la población de peces marinos crece a una tasa anual del 7%. Si la población actual es de 8000 individuos, ¿cuántos años se tardará para que llegue a 18000?
5. Una población silvestre crece a una tasa anual del 7%. Si la población aumenta a 2000 en 7 años, ¿Cuál sería el tamaño de la población inicial?
6. Una población de curíes de interés para consumo, crece a una tasa anual del 3%. Si la población actual es de 3.000 individuos, ¿cuántos años se tardará para que doble su densidad?
7. Una población endémica de mariposas declina su densidad anual en 12,5%. A partir de una muestra de 127 gramos de biomasa, ¿cuál será su biomasa a los 6 años?
8. De acuerdo al artículo que titular "*U.S. reaching the 300 million person milestone*", se destaca en unos de sus apartes, que la población de U.S. alcanzó 200 millones de personas en 1967. De acuerdo a lo anterior:
   a. Asumiendo que en 2007 la población alcanza los 303 millones (303.10^6), calcular la tasa de incremento instantáneo por año.

b. Si esta tendencia continúa por los 20 años siguientes, ¿cuál será el tamaño de la población en el año 2027?

9. La proyección de naciones unidas para la población mundial, se da en un rango basado en diferentes escenarios posibles que pueden darse en el futuro. El menor estimador global para la población de 2050 es de 7.3 billones de personas y el mayor estimador es de 10.7 billones. ¿Cuál será la tasa de incremento anual en cada estimador, asumiendo que la población inicia con 6,6 billones en 2007?
https://countrymeters.info/es/World
10. ¿Cuánto tiempo puede tomar para que un par de individuos produzcan la población mundial actual (cerca de 10 billones de personas) con la presente tasa de crecimiento poblacional (r = 2,8% por año)? ¿En qué tiempo se doblaría esta población? Discuta el resultado.
11. En el momento en el que un libro de cabecera fue escrito se esperaba que la población humana mundial doblara en tamaño en aproximadamente 50 años. (a) calcule r para la población humana. Si la población en 1993 era de 5400 millones, (b) ¿cuál es el tamaño proyectado para el año 2010?
12. Usted estudia una población de escarabajos de tamaño 3.000. Durante el periodo de un mes usted registra 400 nacimientos y 150 muertes en esta población. (a) Estime r y (b) proyecte el tamaño poblacional en 6 meses.
13. Usted estudia una población de orquídeas en peligro para las cuales b= 0.0021 nacimientos/individuo.año y d= 0.0020 muertes/individuo.año. La población actual es de 40 plantas. Un nuevo centro comercial eliminará parte del hábitat de las orquídeas y reducirá la población a 20 plantas. Explique el efecto del desarrollo propuesto sobre la probabilidad de extinción de esta población.
14. Si una población de *E. coli* crece de 1000 células a $2x10^9$ células en 6 h, ¿Cuál será su tasa intrínseca de incremento? ¿Está doblando su tiempo?

EJERCICIOS DE CRECIMIENTO LOGISTICO

15. Suponga que una población de mariposas crece de acuerdo a la ecuación logística. Si la capacidad de carga es de 500 mariposas y r= 0.1 ind/ind.més ¿cuál es la tasa de crecimiento para la población?
16. Un biólogo pesquero quiere maximizar la producción de trucha manteniendo la población de truchas en exactamente 500 individuos (el biólogo asume que este es el tamaño conducente a la máxima tasa de crecimiento poblacional y que su población crece en forma logística). Prediga la tasa de crecimiento poblacional inicial al adicionar a la población 600 peces y explique su significado. Asuma que r para las truchas es de 0.005 individuos/individuo.día
17. Se estudia una población de tortugas denso-dependiente que tienen las siguientes relaciones para las tasas de nacimiento (b’) y mortalidad (d’) en función del tamaño poblacional, N:
$b' = 0.10 + 0.03N – 0.0005N^2$
$d' = 0.20 + 0.01N$
Grafique estas funciones en el mismo grafico y discuta la dinámica poblacional de la tortuga. ¿En qué difiere este modelo del modelo simple logístico con funciones lineales de nacimientos y muertes?
18. Averiguar por los siguientes conceptos ecológicos y mencionar un ejemplo de cada uno: (1) *Autoadelgazamiento* (*selfthining*), modelo de competencia *scramble*, y competencia *context*.