

# Dinamica\_Poblacional

2024-06-19



# Contents



# Chapter 1

## Dinámica Poblacional

El estudio de la Dinámica Poblacional tiene como objetivo desarrollar conocimiento sobre los patrones y procesos intra-específica y inter-específicos. Tradicionalmente muchos de los trabajos de dinámica poblacional se enfocaron en los estudios intra-específica, fomentando una perspectiva que las especies no inter-actúan con su ambiente abiótico. Como toda áreas de la ecología el desarrollo de los conceptos tienden a ser simplista al principio y con el tiempo se van complicando de forma conceptual y metodológicos.

### 1.1 Objetivo del libro:

Este libro es orientado a dos grupos de personas: Para los estudiantes de pregrado y posgrado que están interesados en aprender sobre la dinámica poblacional y para los investigadores que desean tener una guía de los conceptos y métodos tradicionales y recientes en la dinámica poblacional. Pero nota que este libro no es un libro de texto, es una guía práctica de los conceptos y métodos en la dinámica poblacional. En cada capítulo se presentará una introducción a los conceptos y métodos y ejemplos prácticos de como aplicar estos conceptos y métodos usando (cuando se puede) la matemática más básica para profundizar los métodos matemáticos y como se interpreta de forma biológica. En cada caso se ampliará con métodos y funciones disponible en varios paquetes de R para facilitar el análisis. La gran mayoría de los ejemplos matemáticos básicos se presentarán en R, y algunos en Excel.

### 1.2 Funciones y paquetes de R

Los paquetes principales para el análisis de dinámica poblacional al incluye

- *popbio*: un paquete para analizar datos de dinámica poblacional basado en funciones que se encuentran en el libro de Caswell (?) y en el libro de Morris y Doak (?) por edades o etapas (?).
- *popdemo*: un paquete que incluye Herramientas para modelar poblaciones y demografía utilizando modelos de proyección matricial, con implementaciones de modelos deterministas y estocásticos. Incluye proyección de población, índices de tamaño y crecimiento de la población a corto y largo plazo, análisis de perturbaciones, convergencia hacia la estabilidad o estacionaria (?).
- *raretrans*: Funciones para crear modelos matriciales de población a partir de una combinación de datos sobre transiciones de etapa/edad con información previa bayesiana. Esto compensa los problemas estructurales causados por la falta de observaciones de transiciones raras y datos sin sentido biológicos (?) (vea capítulo XX).
- *Rage*: Funciones para calcular métricas de historia de vida utilizando modelos matriciales de población (“MPM”). Descrito en Jones (?).
- *RCompadre*: Un paquete para analizar datos recopilado en la base de datos de COM(P)ADRE: ese es un base de datos de matrices de vida de plantas y animales usando matrices (?).

Otros paquetes que se usan para analizar datos, mayormente para manipular datos, hacer modelos estadísticos y visualización incluye:

- *ggplot2*
- *dplyr*
- *tidyr*
- *lubridate*

### 1.3 Libro digital y archivos de datos

El libro se encuentra en el siguiente enlace, donde acceso a todas las funciones y datos están disponibles para reproducir los ejemplos en el libro. [https://raymondltremblay.github.io/Diagnostico\\_Poblacional/](https://raymondltremblay.github.io/Diagnostico_Poblacional/)

## Chapter 2

# ¿Qué es el análisis de dinamica poblacional?

Por: Por RLT, Nhora Ospina, Demetria y Anne .....

---

El objetivo de la conservación biológica es asegurar que las especies pueden sobrevivir, reproducirse y dejar progenie viable de una generación a otra. Por consecuencia se necesita que las variables intrínsecas y extrínsecas, bióticas y abióticas de cada especie estén considerado con todas sus interacciones. Naturalmente aunque el concepto es sencillo, tomar en cuenta **TODAS** las posibles interacciones biológicas y abióticas es imposible. Por consecuencia, uno tiene que simplificar el problema y considerar las interacciones más importantes.

El primer paso a la conservación es considerar el ambiente adecuado para cada especie. Sin duda en los últimos 50 años en muchos países ha habido un cambio grande en el apreciación hacia la conservaciones de bosque, pradera, desierto y todos los biomas en general. Por ejemplo el cambio de cobertura de bosque en Puerto Rico ha aumentado de circa de 2-5% en los años 1910 a más 40-55% en el 2000 (??). En general en Latino América ha habido más reforestación que de deforestación (?) en los últimos años, aunque varia mucho entre países y periodo de tiempo. Para la conservación biológica el primer paso era reconocer que los hábitat necesitan ser protegido. Pero, ¿es suficiente proteger los hábitat para asegurar la supervivencia de las especies?

Muchos de estos nuevos hábitat son bosque secundarios, fragmentados y dominado por especies introducidas. Estos hábitat por consecuencia son mayormente diferentes al ambiente antes del impacto de la deforestación o antes de los cambios antropogénicos recientes (puede ser incluir miles de años de impacto

antropogénicos). El resultado, en muchas ocasiones, es que la especie de interés están reducida en números de individuos o fragmentados. Considerando esos remanentes de individuos en el hábitat, ¿el hábitat remanente es suficiente para mantener una población viable? ¿Como que uno decide que una población es viable?

En general, el conceptos de conservación es que si uno protege los hábitat las especies estarán conservadas. Pero lo que no es obvio es que la presencia de individuos en un sitio que este protegido o que haya muchos individuos no es suficiente para asegurar la supervivencia de una especie a largo tiempo. Un ejemplo bien conocida es la extinción del Dodo en la isla de Mauritius y la estrecha relación biótica y casi extinción de una especie de árbol en la familia Sapotaceae, *Calvaria major*. Aun que el ultimo dodo vivo fue en 1681, todavia sobre vive la especie de árbol *Calvaria major*, Stanley Temple demostró que el reclutamiento de esa especie dependía del Dodo (?). Para que la semillas sean viable necesitan pasar por el tracto digestivo de un pájaro para remover el exocarpo persistente de la semilla que causa latencia/“dormancy” en las semillas (?). Por consecuencia nunca se puede asumir que la presencia de una especie sin tomar en cuenta las interacciones bióticas y abióticas es suficiente para sugerir que no hay riesgo de extinción.

## 2.1 Un recuento historico breve de la ecología de poblaciones

Los primeros estudios poblacionales se enfocan en contar cuantos individuos de varias especies hay en un sitio y el impacto de varios tipo de efecto antropogénico o de especies invasivas (?). Crawley (?) indica que los primeros estudios publicados de conteo de números individuos en plantas son de Carr (1848) y Burdon (1856) ambos fueron presidente de la “Tyneside Natural History Society” en Inglaterra. En la publicación de Burdon se contabiliza la cantidad de individuos de *Cypripedium calceolus* en el Castle Eden Dene en el County de Durham hasta la perdida completa de todos los individuos de *C. calceolus* en el sitio en 1850 (extraído de la publicación de Michael J. Crawley (?); no se pudo encontrar las publicaciones originales) .

Un otro de los primeros estudios fue contabilizar la cantidad de individuos en un sitio establecido por V. M. Spalding en 1906 en el Carnegie Institute Desert Laboratory para evaluar el efecto de la reducción en el cactus de Saguaro, *Carnegiea gigantea*, en el desierto de Sonora y el aumento con la especie invasiva *Prosopis glandulosa* y la correlación con aumento ganadería en el área.

En la revisión de literatura de Crawley (?) el menciona siete componentes de la biología de plantas que parecen ser consistente. **SE Deberia poner 2-4 referencias para cada uno de estos puntos.**



- El tamaño de las plantas son plástica, por consecuencia el tamaño de las plantas no es un buen indicador de la edad de la planta y la correlaciones tamaño y edad varía entre especies (????) .
- Debido que las plantas son sedentarias la interacciones con sus vecinos más inmediato es importante y que la cantidad de individuos que rodea una planta impacta su crecimiento, reproducción y supervivencia [?; ?; postma2021dividing]. En la revisión de literatura de Postma (?) donde se evalúa 334 experimentos en un meta-análisis de como la biomasa de la plantas y las característica fenotípicas cambian. Se observa que al aumentar la densidad el tamaño de la plantas se reduce el números de talos y ramas, pero la altura de las plantas no es afectada.
- Los cambios sucesionales de estructura poblacional (en tiempo) es la regla y no la excepción (?). Por consecuencia el reclutamiento en una parcela específica puede ser muy variable en el tiempo y espacio (?) incluyendo variables biótica y abióticas (?).
- El reclutamiento puede ser infrecuente, impredecible y variable en el tiempo. En adición como muchas especies produce bancos de semillas, el reclutamiento pudiese ser de semillas que han estado en el banco de semillas por muchos años (???) y el reclutamiento pudiese ser de un conjunto de semillas de diferentes años o cohortes.
- La competencia entre individuos de la misma especies de plantas o especies distintas es importante y asimétrica. Típicamente las plantas grandes pueden afectar las plantas pequeñas en su entorno, y raramente al revés. La competencia a nivel intra específica (???) o inter-específica (?, ) son comunes.
- La mortandad es altamente relacionado al tamaño de la planta y mayormente observado en las etapas/tamaños más pequeños comparando diferentes especies (?) y también intra-específica (?).
- La mortandad de individuos grandes, viejos, por accidentes, herbivoría o enfermedades puede abrir una oportunidad de reclutamiento [wright2003gap].

## 2.2 ¿Qué es el estudio de la dinámica poblacional?

La dinámica poblacional tiene como meta tomar en cuenta todas las etapas/edades de una especies y interacciones evaluar cual de esas etapas/edades tiene relativamente más impacto sobre la supervivencia de la especies para conocer cuales de estas etapas/edades se pudiese modificar para cambiar el crecimiento de la poblaciones estudiadas. Esas etapas de vida debería considerar las interacciones con sus ambiente biótico y abiótico. La dinámica de población es fundamental en todas las áreas de la ecología y evolución. Comprender la dinámica poblacional es la clave para entender la importancia relativa que tiene el acceso a los recursos y el efecto de competencia, herbivoría

y depredaciones sobre la viabilidad de especies y la persistencia de la población. Tradicionalmente los estudios estaban enfocados a evaluar la tabla de vida para el manejo, la fenología y conservaciones de especies particulares (?). Sin duda John L. Harper fue uno de los pioneros de la ecología de plantas y ha dejado una diversidad de publicaciones y temas [sagar1985profile; ?]. En años más recientes los estudios se han diversificado para evaluar las interacciones entre especies y su ambiente (??) .

## 2.3 Definición

Una definición más específica de los estudios de dinámica poblacional es que son definidos como los análisis de los factores que afectan el crecimiento, estabilidad y reducción en el tamaño de la población en una serie de tiempo.

Por ejemplo, la dinámica poblacional de especies invasivas incluye un periodo de crecimiento muy lento al comienzo de la colonización de un nuevo sitio y frecuentemente seguido de un crecimiento logarítmico. La figura @ref(fig:Popfig\_1) demuestra el cambio de número de individuos en el tiempo de una especie hipotética. Lo importante es que la dinámica poblacional es una herramienta para evaluar el impacto de diferentes factores sobre el crecimiento de la población y la viabilidad de la población.

```
ggplot(pressure, aes(temperature, pressure))+
  geom_point()+
  rlt_theme+
  xlab("Tiempo")+
  ylab("Tamaño poblacional, N")
```

## 2.4 El análisis de Dinámica Poblacional y su uso

Determinar el tamaño poblacional en el futuro tiene muchos usos. Se puede dividir sus usos en tres grupos grandes, entender las **1)** interacciones ecológicas, **2)** manejo y conservaciones o **3)** los procesos evolutivos. Los estudios enfocados a la conservación se engloban dentro de un acercamiento de la viabilidad de poblaciones. En este libro estaremos dando una introducción a cada uno de estas vertientes, pero nuestros ejemplos son una introducción al tema y no una profundización extensa de cada uno. En la table ?? vemos algunos de los usos específicos que se ha dado con la metodología de MPP. La lista de como se ha usado los análisis de PPM proviene en parte de las ideas de Morris and Doak (?) y expandido.

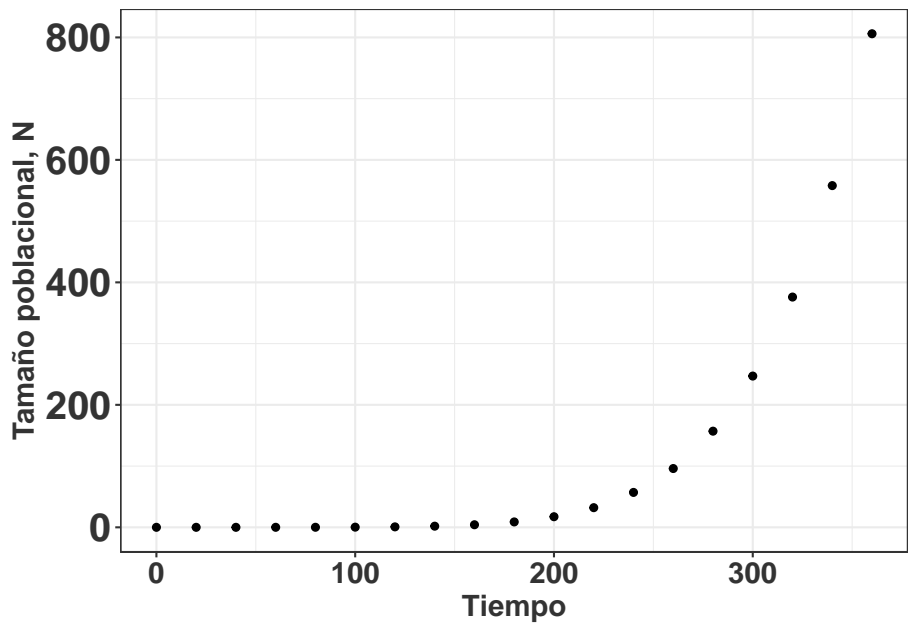


Figure 2.1: (#fig:Pop-fig\_1)Cambio poblacional en tiempo

2.4.1 Tabla: El uso potencial de la diferentes acercamiento de PPM.

NOTA IMPORTANTE: *Evaluar las referencias y añadir referencias tradicionales y recientes*

| Categoría de Uso | Uso específico  | Referencias generales | Referencias con Oquideas |
|------------------|---|-----------------------|--------------------------|
| Manejo           | Identificar las etapas o procesos demográficos claves                                 | (?)                   | ?                        |
|                  | Determinar cuantos individuos en una población es necesario para reducir la extinción | (??)                  | ?                        |

12CHAPTER 2. ¿QUÉ ES EL ANALISIS DE DINAMICA POBLACIONAL?

| Categoría de<br>Uso         | Uso específico   | Referencias<br>generales | Referencias con<br>Oquideas |
|-----------------------------|--|--------------------------|-----------------------------|
|                             | Determinar<br>cuantos individuos<br>se necesita<br>introducir en una<br>sitio para<br>establecer una<br>población viable             | (?)                      | ?                           |
|                             | Determinar<br>cuantos individuos<br>se puede extraer si<br>tener un impacto<br>negativo sobre la<br>viabilidad de una<br>población   | (?)                      | ?                           |
|                             | En especies<br>invasivas<br>determinar<br>cuantos y cual<br>etapas se necesita<br>remover para<br>controlar la<br>población          | (?)                      | ?                           |
|                             | Determinar<br>cuantas<br>poblaciones se<br>necesita para la<br>viabilidad de una<br>especie al nivel<br>local o global               | (?)                      |                             |
| Evaluación de<br>riesgos    | Evaluar el riesgo<br>de una población  | (?)                      | muchos                      |
|                             | Comparando el<br>riesgo relativo de<br>dos o más<br>poblaciones  | (?)                      | ?                           |
| Interacciones<br>ecologicas | Evaluar<br>interacciones<br>ecológicas para<br>entender las<br>variables<br>importantes para<br>la supervivencia de<br>una población | (?)                      | Ospina et al., 2022         |

| Categoría de<br>Uso                  | Uso específico  | Referencias<br>generales | Referencias con<br>Orquideas |
|--------------------------------------|---|--------------------------|------------------------------|
| Procesos y<br>patrones<br>evolutivos | Cual de los<br>procesos y<br>patrones<br>evolutivos del ciclo<br>de vida de especies<br>impacta su<br>crecimiento | (?)                      | ?                            |

### 2.4.2 USO 1: Identificar las etapas or procesos demográficos claves

Identificar y conocer cuales son las etapas de vida más susceptibles y relacionados a cambios abióticos y bióticos. Aclarar cuales de las etapas/edades son más susceptibles y que resulta en cambios demográficos y su impacto sobre la persistencia de una población es necesario para el manejo. El ejemplo clásico en la literatura usando PPM son los trabajos sobre la dinámica poblacional de la tortuga “boba” o “cabezona” *Caretta caretta* (?), (?). Crouse y Crowder demostraron que aun salvando TODOS los huevos de depredación, esa estrategia de manejo antropogénico iba a tener muy poco impacto en el crecimiento de la población. Lo que encontraron es que el impacto más grande sobre el crecimiento poblacional provendría de proteger los adultos y reducir la mortandad de los adultos específicamente a causa de la mortandad de los adultos en las redes de pesca. Modificando estas redes para que las tortugas se pueden escapar y no ahogarse en las redes tendría un impacto más grande que salvar un huevos. Los trabajos de Crouse y Crowder (?), (?) fueron pioneros en demostrar que uno podía simular diferentes escenarios basado en la historia de vida y evaluar su impacto. Naturalmente, eso no quiso decir que no se debería proteger los huevos, pero que el impacto de proteger los huevos era menor que proteger los adultos.

Ejemplo de orquidea AQUI

### 2.4.3 USO 2: Determinar cuantos individuos en una población es necesario para reducir la extinción

El efecto de tamaño poblacional sobre la biología y la probabilidad de extinción es bien conocido (???). ¿Cual es la probabilidad de extinción de una población considerando la cantidad de individuos en cada etapa? En general lo que se observa es que menor el tamaño poblacional,  $N$ , mayor es el riesgo de extinción. Esa correlación de extinción con el tamaño de muestra puede variar si algunas etapas del ciclo de vida es muy reducido o su probabilidad de sobrevivir es baja

o la probabilidad de crecer a la próxima etapa varia. En orquídeas es probable que una de las etapas más vulnerable es la etapa de semilla. Consideramos por ejemplo cual es la probabilidad de que las semillas se establece, germina y crezca hasta ser un juvenil en el medio ambiente. Cada una de esas probabilidades de transiciones son muy pequeñas. Por consecuencia establecer una nueva población de orquídea necesita considerar la cantidad de individuos que este presente pero también la probabilidad de tener semillas y que estás pueden crecer a ser adultos que se pueden reproducir. Sin duda la orquídeas tienen un potencial enorme de crecer. Darwin (?) estimó que un fruto de *Orchis maculata* produce 6,200 semillas y una planta pudiese tener 30 capsula produciendo 186,300 semillas y en un acre la suma de las plantas produce más de 32,400,000,000 semillas!!!! Sin duda la probabilidad de que una semilla germina y produce una planta es muy pequeña sino estaríamos cubierto de orquídea en dos generaciones.

#### 2.4.4 USO 3: Determinar cuantos individuos se necesita introducir en una sitio para establecer una población viable

Naturalmente, más cantidad de individuos re-introducido en un sitio mayor sera la probabilidad que la población sea viable, asumiendo que los individuos fueron establecidos en un area donde todas las etapas pueden sobrevivir, crecer y reproducirse. Pero, como todo, hay un limite de tiempo y esfuerzo disponible. Por consecuencia la pregunta debería ser orientado a determinar cual es el mínimo de individuos que se debería introducir para garantizar un  $x$  porciento de suceso en el establecimiento de una nueva población.

En los últimos años, muchas organizaciones y científicos han comenzado a hacer re-introducción de especies en su hábitat nativo y no. (ref) incluyendo algunos programa introduce especies en áreas urbanas.

En Corea dos trabajos demuestra que la re-introducción de orquídeas en un sitio puede ser parcialmente exitoso. Los autores translocaron la orquídea *Thrixspermum japonicum* en la isla de Jeju donde la cantidad de individuos pre-localización era cerca de 50 y solamente un individuo produjo frutos, de allí propagaron plántulas y fueron translocado en la isla. de los 216 individuos 73% sobrevivieron el primer año y 63% el segundo año. De estos individuos el porcentaje de individuos que produjeron frutos fue de 16% a 35% en los dos años (?). En otro estudio en Corea, En un trabajo masivo de re-introducción de la orquídea *Dendrobium moniliforme* en la isla de Bogildo, Corea, más de 13,000 individuos artificialmente propagado fueron en su ambiente natural y seguido por múltiples años. Demostraron que el sitio de localización es una variable importante para el crecimiento de los individuos. Las áreas abiertas con luz solar directa tuvieron un crecimiento más rápido que las áreas con sombra y que la especie de árbol tiene un impacto significativo en el crecimiento (?).

Lawrence Zettler

AQUI poner ejemplos de trabajos usando PPM para establecer N para la re-introduccion

- Caladenia
- one million orchids project: Escribi a Fairchild para ver si tienen datos.
- ????

Desafortunadamente ninguno de los trabajos mencionado arriba de Orquídeas toma ventaja de los métodos de PPM para evaluar el tamaño de re-introducción sobre el impacto de la supervivencia de orquídeas en un sitio y cuantos individuos se debería relocalizar en su ambiente natural para establecer una población viable. En general, la re-introducción de orquídeas es un tema que necesita más investigaciones y evaluaciones.

#### 2.4.5 USO 4: Determinar cuantos individuos se puede extraer sin tener un impacto negativo sobre la viabilidad de una población

Hay tres razones principales para la extracción de individuos de su ambiente natural.

1. Obtener individuos para la conservación *Ex Situ*.
2. Usar un grupo de individuos para su propagación.
3. Extracción para la venta sin objetivo de conservación.

El supuesto de colectores de orquídea de su hábitat naturales, tanto para la conservación de *Ex situ* y el uso para la propagación es que el impacto es mínimo, y no tendrá impacto a largo plazo para la supervivencia. Regresaremos sobre este punto más tarde. La historia de fanatismo de recolección de orquídeas para la venta es bien conocida ref(). Aun que uno quisiera pensar que estas extracciones son del pasado y no ocurren hoy en día, hay todavía escrúpulos que extraen las plantas sin pensar al impacto que tendrá sobre la población o especie.

Pero la pregunta se tiene que hacer. Cuantos individuos y de que etapas se puede extraer de la población sin tener impacto en el crecimiento poblacional?

### 2.4.6 USO 5: En especies invasivas determinar cuantos y cual etapas se necesita remover para controlar la población.

Ahora es común reconocer el impacto negativo que puede tener organismos invasivos sobre la flora y la fauna local. Cual son las características que hace que una especie puede ser invasiva y cual características si fuese manejada pudiese reducir su impacto. En general, las especies invasivas tienen una tasa de crecimiento alta, una tasa de reproducción alta, una tasa de supervivencia alta y una tasa de dispersión alta. Por consecuencia, una estrategia de manejo debería considerar cual de estas etapas es más susceptible a ser manejado. En general, la etapa de semilla es la más susceptible a ser manejado. Algunos de los impacto de especies invasivas son de Australia y son bien conocidos y discutidos en clases de ecología, tal como la introducción del conejo, *Oryctolagus cuniculus* (?), del cactus *Opuntia* (?) entre muchos otros. En general, la introducción de especies invasivas es un tema que necesita más investigaciones y evaluaciones.

Algunos ejemplos de estudios usando PPM para evaluar la demografía de especies invasivas incluye (???).

Falta ejemplos de orquídeas FALCON et al.

### 2.4.7 USO 6: Evaluar el riesgo de una población

La gran mayoría de los estudios realizados usando PPM es para evaluar el riesgo de reducción poblacional o el riesgo de extinción. Un trabajo ejemplar es el de Forsman (?) donde evaluó 11 poblaciones del “spotted owl” donde demostró que 10 de estas poblaciones estaban en declive y que la población de California estaba en riesgo de extinción. Análisis usando PPM como herramienta para evaluar el riesgo de extinción incluye estimados distintos, como el riesgo de extinción, el cuasi-extinción y la probabilidad de cuasi-extinción y naturalmente son utilizado para especies donde se quiere hacer un manejo de la demografía de esta para reducir el riesgo de extinción (??). El uso de este acercamiento aun que es común en la literatura de conservación pudiese ser problemático si no se considera la confiabilidad de los parámetros estimados y la incertidumbre de los datos (?).

Falta ejemplos de orquídeas

### 2.4.8 USO 7: Determinar cuantas poblaciones se necesita para la viabilidad de una especie al nivel local o global

..... Sobre metodos de PPM



Un otro método de evaluar el riesgo de múltiples poblaciones es por estudiar la dinámica de metapoblaciones (se define como poblaciones de poblaciones) y es un acercamiento más sencillo para evaluar la dinámica de poblaciones, pero en la mayoría de los casos no se recolecta información sobre la estructura de edades o etapas de los individuos, pero el cambio en numero de individuos, la colonización y extinción de sitios previamente ocupado para evaluar la persistencia del conjunto de las poblaciones. Ese acercamiento es muy útil para evaluar la viabilidad de una especie en un conjunto de sitios. Pero la lista de estudios de metapoblaciones es limitada a unos artículos (???????). Para una introducción a los conceptos y métodos de análisis vea el libro de Hanski (?).

#### **2.4.9 USO 8: Comparando el riesgo relativo de dos o más poblaciones**

#### **2.4.10 USO 9: Evaluar interacciones ecológicas para entender las variables importantes para la supervivencia de una población**

#### **2.4.11 USO 10: Cual de los procesos y patrones evolutivos del ciclo de vida de especies impacta su crecimiento**

### **2.5 Historia de dinamica poblacional en orquideas.**

### **2.6 Referencias**



## Chapter 3

# Qué es un diagrama de Ciclo de Vida

Por: Nhora Ospina

### 3.1 Ejemplos de ciclos de Vida

Escribo algo

### 3.2 Ejemplos de un ciclo de vida sencillo

Tengo mucho texto que ampliar

### 3.3 Ejemplo de un ciclo de vida con 3 estadios

```
library(Rage)
```

```
# hidden code to produce figures  
library(DiagrammeR)  
matA <- rbind(  
  c(0.0, 0.0, 3.2),  
  c(0.5, 0.3, 0.8),  
  c(0.0, 0.4, 0.9)  
)
```

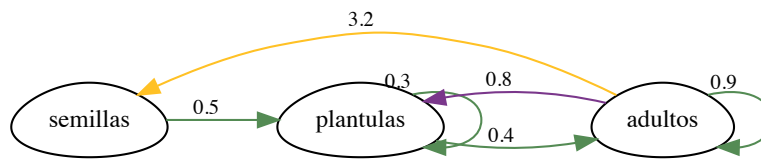
```

stages <- c("semillas", "plantulas", "adultos")
title <- NULL
graph <- expand.grid(to = stages, from = stages)
graph$trans <- round(c(matA), 3)
graph <- graph[graph$trans > 0, ]
nodes <- paste(paste0("", stages, ""), collapse = "; ")
graph$min_len <- (as.numeric(graph$to) - as.numeric(graph$from)) * 3
graph$col <- c(
  "PaleGreen4", "PaleGreen4", "PaleGreen4", "Goldenrod1",
  "MediumOrchid4", "PaleGreen4"
)
edges <- paste0("", graph$from, "", " -> ", "", graph$to, "",
  "[minlen=", graph$min_len,
  ",fontsize=", 10,
  ",color=", graph$col,
  ",xlabel=", paste("\n", graph$trans),
  "\n"]\n",
  collapse = ""
)
grViz(
  paste(
    "
digraph {
  {
    graph[overlap=false];
    rank=same;
    node [shape=", "egg", ", fontsize=", 12, "];",
    nodes, "
  }",
    "ordering=out
x [style=invis]
x -> {", nodes, "} [style=invis]", edges,
    "labelloc=\n\t\n";
    label=\n", title, "\n
}"
  )
)

```

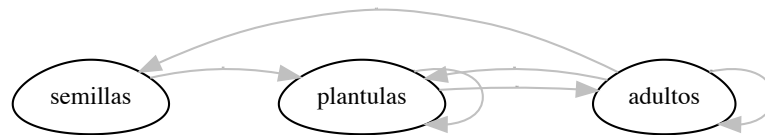
```
## PhantomJS not found. You can install it with webshot::install_phantomjs(). If it is
```

3.4. EJEMPLO DE UN CICLO DE VIDA CON ESTADIO DE LATENCIA21



3.4 Ejemplo de un ciclo de vida con estadio de latencia

```
library(ggplot2)
plot_life_cycle(matA, stages=stages, fontsize = 0)
```



### **3.5 Code for color coding figure**

<http://rich-iannone.github.io/DiagrammeR/>

### **3.6 Ejemplo de un cicle de vida con estadio de post reproducción**

### **3.7 Ejemplo de un cicle de vida incompleto (y biologicamente erroneos)**

### **3.8 Referencias**





## Chapter 4

# Como recopilar datos en el campo

### 4.1 Consideraciones en la colecta de datos en el campo

Por: Aucencia Emeterio-Lara, Mariana Hernández-Apolinar y Raymond L. Tremblay

### 4.2 Tipo de crecimiento en las orquídeas

Conocer el tipo de crecimiento y la apariencia general de la planta de interés es un primer paso en la toma de datos en el campo, ya que a partir de esto sabremos dónde ubicarlas y cómo identificarlas las etapas con facilidad en su medio natural. Es así que hay que identificar el sustrato en el que se establecen las orquídeas (i.e. tipo de crecimiento), mismo que puede ser terrestre, epífita o rupícola, éste último también llamado litófito (?). Como es evidente, en el primer caso las plantas se desarrollan en suelo, en el segundo sobre ramas y troncos los árboles, mientras que en el tercero grupo sobre rocas. Es importante reconocer que algunas especies no son estrictamente limitado a un tipo de ambiente, por ejemplo hay algunas especies de *Lepanthes* que son epífita y rupícola.

De acuerdo con sus rasgos morfológicos o apariencia se pueden identificar al menos tres grupos de orquídeas epífitas: plantas con tallos engrosados y modificados conocidos como pseudobulbos (e.g *Laelia*, *Oncidium*, *Encyclia*, *Stanhopea*, *Maxillaria*, *Rhynchostelle*, etc), plantas con tallos simples o delgados (e.g *Epidendrum*, *Dichea*) y un tercer grupo con hojas engrosadas y tallos compactos o

pseudobulbos poco visibles (e. g. *Trichocentrum*). En el caso de las orquídeas terrestres se pueden identificar seis grupos: plantas con tallos y hojas alternas o en espiral (v. g. *Cypripedium*, *Dichromanthus*, *Habenaria*, *Triphora*), plantas con hojas solitarias o en pares (v.g. *Bletia*, *Schiedeella*, *Malaxis*, *Govenia*), plantas con hojas en roseta (*Brachystele*, *Deiregyne*, *Sarcoglottis*), plantas con hojas en abanico (*Paphiopedilum*, *Phragmipedium*), plantas sin hojas (*Rhizanthella*, *Triphora*) y plantas con pseudobulbos (*Oeceoclades*, *Cymbidium*). Por su parte, en las plantas rupícolas se identifica un dos grupos: plantas con pseudobulbos (*Cattleya*, *Hoffmannsegella*, *Laelia*, *Paphiopedillum*) o sin pseudobulbo (*Lepanthes*). Cabe señalar que, si bien esta clasificación es de utilidad y brinda una idea de la diversidad en la morfología vegetativa de las orquídeas, hay que considerar que solo se basa en su apariencia, por lo que es muy cualitativa y poco rigurosa desde el punto de vista botánico.

### 4.3 Métodos y técnicas de muestreo

El método y técnica de muestreo depende en gran medida del tipo de crecimiento (i.e. epífita, rupícola o terrestre) que presente la especie de interés. No solo eso, también de esta condición depende el grado de dificultad y el tiempo que se invertirá en la toma de datos. Para facilitar esta colecta de información se han implementado distintas técnicas de muestreo según su tipo de crecimiento, las cuales se describen a continuación.

#### 4.3.1 Orquídeas epífitas y rupícolas.

Las orquídeas epífitas y rupícolas viven a distintas alturas en árboles y acantilados. En la colecta de información de estas poblaciones se utilizan desde una simple escalera hasta equipo de alpinismo para ascenso. El uso de escaleras es una técnica muy práctica si la especie de estudio se desarrolla en las zonas bajas de los acantilados o en forofitos como arbustos y árboles de porte bajo a medio (?) ; sin embargo, se tiene la desventaja de transportar este instrumento de trabajo hasta el sitio de muestreo.

Cuando las orquídeas se distribuyen a una altura considerable del acantilado, la técnica de rapel resulta muy útil y segura e implica el descenso mediante cuerdas hasta llegar a las orquídeas a muestrear. Por su parte, la técnica de ascenso de una sola cuerda es muy segura (?) cuando se trata de orquídeas epífitas habitando hospederos de porte medio y alto con troncos y ramas gruesas. Pero tiene algunas limitaciones como es la dificultad de acceder a ramas delgadas en los estratos muy altos. En importante señalar que, si se carece de experiencia en el ascenso de árboles y acantilados es importante recibir apoyo de gente experta.

En el muestreo de los árboles se señala la ubicación preferente de las orquídeas de estudio, debido a que éstas presentan condiciones microclimáticas variables.

Dicha ubicación, generalmente toma en cuenta la clasificación hecha por Johansson (??), quien señala que en un árbol hospedero existen cinco zonas o estratos, dividiéndolos de la siguiente manera: la parte basal del tronco (Zona I), tronco principal (Zona II), la copa interna (Zona III), la copa media (Zona IV) y la copa externa (Zona V). Cabe señalar que, la mayor concentración de orquídeas epífitas se registra en los estratos medios II, III, IV (?).

**AQUI un dibujo del concepto sugerido por Johansson (1974) y Cattling (Quien puede hacer un dibujo que se acerca al concepto sugerido por el y Cattling? NO deberíamos usar una foto de otro papers, habria que pedir permiso.**

#### 4.3.2 *Orquídeas terrestres.*

En el muestreo de poblaciones de orquídeas terrestres se han implementado varias técnicas de muestreo, en esta sección nos referiremos a dos: El método de triangulación y el método sin área. El primero permite estimar el área en que se establece la población, mientras que el segundo no permite establecer esta variable y se centra en el marcaje de individuos. A continuación se detalla en qué consisten ambos.

- a) *Método de triangulación.* El método de triangulación es una técnica no invasiva y comúnmente es utilizada para monitorear las poblaciones terrestres en Australia (?). El método consiste en clavar dos estacas o clavijas permanentes en el suelo. La distancia entre la primera estaca y segunda estaca generalmente es de un metro. Sobre las estacas se puede: 1) sobreponer un cuadro de madera o tubos de PVC, cuyos lados están divididos en centímetros o 2) colocar cintas métricas sobre cada uno de los lados del cuadrado hecho. Estas dos variantes del método se utilizan para ubicar a los individuos dentro del cuadro al indicarse la distancia de la planta respecto a dos de los lados (un sistema **x** e **y**). Esta técnica es muy buena cuando los individuos están separados uno del otro, pero hay que tener cuidado cuando están muy cercanos (menos de 1 cm de distancia). Además, es fácil de implementarse, es muy precisa y deja muy poca evidencia en el campo.
- b) *Método de sin área.* En campo, las orquídeas terrestres forman pequeñas colonias, algunas de menos de 20 individuos e incluso hay especies con individuos aislados (Ej. *Govenia lagenophora*, *Dichromanthus cinnabarinus* y *D. aurantiacus* (?), por lo que su dinámica poblacional generalmente es descrita a partir de la información obtenida en varias colonias o subpoblaciones. El método sin área ha sido ampliamente usado en este tipo de orquídeas, no es invasivo y consiste en la selección de una colonia o subpoblación en la que se marcan todas las plantas observadas en el lugar

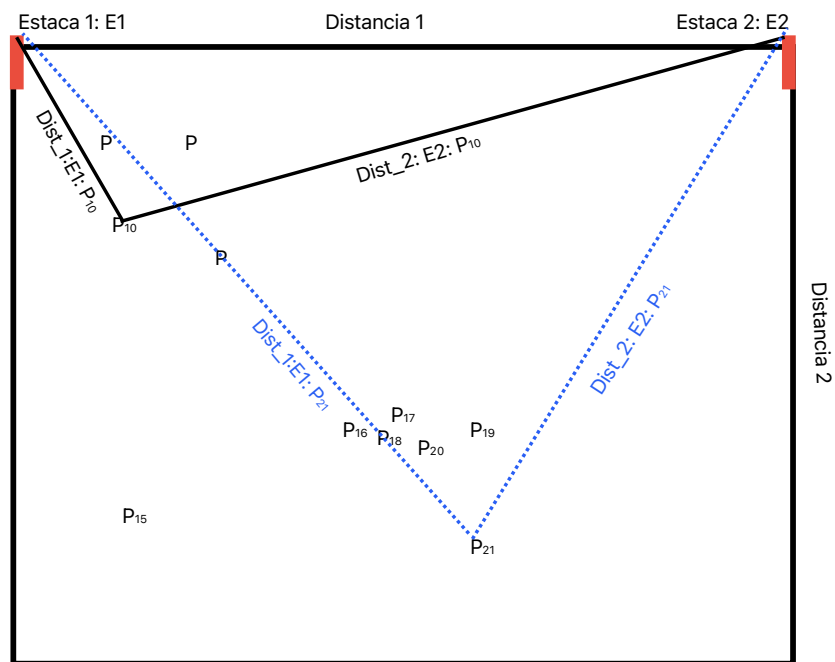


Figure 4.1: Métodos de triangulación para muestreo: los  $P_x$  representa la posición de cada planta. Dos distancia son medidas, cada una de la estaca. Nota que este método no se añade un identificador individual a las plantas.

(?). Asimismo, la ubicación del sitio y los individuos puede geo-referirse y/o hacer mapas de localización.

## 4.4 Marcaje y monitoreo de los individuos en el tiempo

La dinámica o cambio en una población se evalúa marcando y siguiendo a todos los individuos que se encuentran en un sitio (i.e. censo) o de solo una parte de éstos (i.e. muestreo) a lo largo de sus distintas etapas del ciclo de vida. Sin importar si censamos o muestreamos, tenemos que asegurar dos aspectos durante el marcaje o etiquetado de una población:

- 1) que se incluyan individuos de todas las categorías de etapas/estados que conforman una población y
- 2) que el número de individuos de cada etapas/estados sea suficiente para poder llevar a cabo un análisis demográfico robusto que refleje, con cierta precisión, la dinámica de la población seleccionada.
- 3) además de esto, también debemos lograr que el registro de la información en campo sea fácil, consistente y sin error o sea minimizar los errores.

### 4.4.1 Etapas de las orquídeas de estudio a identificar en campo

Identificar las etapas/estados de desarrollo de una especie es esencial para evaluar los cambios que ocurren en los individuos de una población a lo largo de su ciclo de vida. Para cambios en las etapas de los individuos en el tiempo se debe identificar las características biológicas y morfológicas que definen cada una de las etapas/estados de desarrollo de los individuos de la población. Esta serie de características permitirá reconocer y diferenciar las semillas, plántulas, juveniles, adultos y etapas latentes (cuando las haya); asimismo a partir de su monitoreo o seguimiento se reconocerá su cambio de etapa/estado en el tiempo.

Existen características que son distintivas de una etapa/estado en particular, tal es el caso de estructuras reproductivas (flores, frutos y escapos frescos o secos), las cuales son distintivas de los individuos adultos y permiten diferenciar estados de desarrollo en las plantas. No obstante, cuando se trata de especies de un mismo género que comparten un mismo hábitat, es posible confundir a los individuos de diferente etapas, plantulas, juveniles y adultos de distintas especies debido a que pueden presentar características vegetativas o florales muy similares. A pesar de esto, y con la ayuda de un botánico experimentado, es posible resolver la mayoría de estos dilemas. Por su parte, los individuos

juveniles o no reproductivos serán aquellos que no presenta flores ni frutos, y son distintos a las plántulas, que son los individuos recién establecidos.

Dos de las etapas de desarrollo más difíciles de seguir en campo son las semillas y plántulas, por lo que para su caracterización y muestreo en campo hay que considerar lo siguiente:

#### 4.4.1.1 *Semillas.*

La fase de semillas es uno de los mayores retos en el estudio de las orquídeas, ya que sus tamaño tan pequeño (i.e. son conocidas como semillas polvo o “dust-seeds”) dificulta el seguimiento de su dispersión, germinación y establecimiento en campo (??) ; los parámetros que corresponde a la supervivencia y crecimiento de semillas son de gran utilidad al momento de estimar los valores de fecundidad o de transición en el primer estadio del ciclo de vida. La relación entre la producción de semillas y la transición a plantulas y juveniles raramente se ha estudiando raramente en las orquídeas. Actualmente en el medio natural, el método más usado para evaluar la germinación es la introducción de bolsas pequeñas de malla de plancton (mesh plankton, 50  $\mu$ m) con semillas, las cuales se colocan en el suelo o en la corteza de árboles donde se añadio semillas y se recogen en uno o distintos periodos del año para evaluar la germinación (???).

#### 4.4.1.2 *Plántulas.*

Identificar las plántulas en orquídeas también tiende a ser complicado debido a que se desconoce su morfología en la gran mayoría de las especies. Por ejemplo, en el caso de *Cypripedium irapeanum*, una orquídea terrestre, las plántulas presentan tallos muy delgados y su apariencia es semejante al pasto y varias de éstas se encuentran escondidas entre la vegetación (Hernández-Apolinar, comunicación personal). En el caso de orquídeas epífitas, se trata de los individuos más pequeños en la población, algunos se pueden reconocer si no están cubiertas de musgo, liquen u otra tipo de planta. Tremblay (com. pers.) ha encontrado a estas pequeñas plantas en alreredor de las plantas adultas, por lo que recomienda esta estrategia para marcar correctamente esta fase de desarrollo en orquídeas terrestres o epífitas; sin embargo, un problema potencial es lograr diferenciar correctamente las plántulas de distinta especie. En *Lepanthes*, por ejemplo, las plántulas se establecen entremezclas de diferentes especies en el mismo forofito y carecen de caracteres distintivos por lo que es imposible distinguirlas por especie (Tremblay com. pers.); esto se logra solamente cuando se marcan y siguen cuidadosamente a etapas posteriores (juvenil o adulto). De esta manera, el autor ha logrado distinguir entre plántulas de *Lepanthes eltoroensis* y *L. woodburyana*, las cuales se diferencian únicamente en la forma de crecimiento del tallo. Al continuar el desarrollo, *Lepanthes eltoroensis* tendrá un crecimiento postrado, mientras que éste será erecto en *L. woodburyana*. Si bien este método es bueno, es importante considerar que puede representar un

periodo de tiempo largo y que se corre el riesgo de no saber la especie cuando las plántulas no sobreviven a la siguiente etapa o el largo del estudio no es suficiente para determinar a cual especie pertenece las plantulas o juveniles.

## 4.5 Identificar la características de la especie de estudio

Para cualquier estudio usando el acercamiento de dinámica poblacional es necesario conocer lo básico de la especie de interés y las etapas/edades que corresponde al ciclo de vida de esa misma. Poder reconocer las diferentes etapas del ciclo de vida con exactitud es esencial, por ejemplo separar entre las semillas, plántulas, juveniles y adultos y si hay etapas latentes. Cuando se define una etapa de vida se debería tener características morfológicas que se puede identificar en el campo con facilidad y para reducir los errores de asignaciones a otras etapas. Por ejemplo en *Lepanthes* (?) definió un juvenil como individuo que tiene tallos con vaina Lepanthiforme *lepanthiform sheath* en por lo menos una de los peciolo y que no tiene evidencia de presente o anterior de inflorescencias. Nota que aquí la diferencia entre una plántula y un juvenil es que tenga una vaina Lepanthiforme y se diferencia de los adultos con la ausencia de evidencia de inflorescencias seca y activa.

Por ejemplo en la foto que sigue tenemos un individuos que tiene dos hojas, una con inflorescencia activa y la otra hoja con inflorescencia secas, por consecuencia ese individuos es un adulto ya que tiene por lo menos una inflorescencia activa (produciendo flores o el potencial de producir flores). Nota no es que la inflorescencia tenga flores es que la inflorescencia es verde.

### 4.5.1 Semillas

Algunos retos en el estudio de las orquídeas es el seguimiento de las semillas y plántulas en el campo. La dispersión de las semillas en el espacio ha sido estudiado muy poco (?) debido a sus tamaños tan pequeños y dificultad de seguir en el espacio. Los métodos de seguir las semillas en su ambiente natural incluye típicamente ponerlos en una malla y ponerlos en el suelo o la corteza de un árbol y recogerlos más tarde para ver si estas germinaron (?), (?). Un patrón que parecer ser consistente en las plantas es que el crecimiento poblacional tienden a ser limitado por las semillas (?).

### 4.5.2 Identificación y etiquetado de individuos.

Debido a la naturaleza sésil de las plantas, una vez delimitada la población resulta relativamente sencillo contar e identificar a todos los individuos seleccionados. Sin embargo, el monitoreo y secuenciación de todos y cada uno de los



Figure 4.2: *Lepanthes rupestris* con inflorescencias seca y activa. Foto: Tremblay

procesos o eventos de desarrollo por los que transita cada uno de los individuos de año a otro año (o el periodo de tiempo de su estudio: en *Lepanthes* hizo muestreo mensuales no anual (?)) sólo es posible si:

- a) contamos con material de marcaje de calidad y
- b) si tenemos un sistema de identificación sencillo y claro.

Estos dos sencillos pasos evitarán mezclar la información entre individuos de una misma población o confundir la información con plantas de otras poblaciones. Es decir, la calidad de nuestros datos dependerá, en parte, de cómo marquemos y de qué calidad sea el material que usemos para el marcaje.

- a) *Qué material usar al marcar o etiquetar un individuo o sitio de muestro.*

La calidad y sobre todo la durabilidad del material de marcaje es importante cuando hacemos un estudio poblacional, más aún cuando se trata de uno de largo plazo (múltiples años). Si las marcas se desintegran de un año a otro, se perderá la identidad de cada planta y si no nos damos cuenta podríamos suponer dos cosas en nuestro siguiente monitoreo: 1) que el individuo murió (ya que el marcador no se encuentra) o 2) que hay un nuevo reclutamiento en la población (aparece un nuevo individuo sin marca pero es un error por la pérdida del identificador). Esto sesgaría nuestros resultados al suponer un aumento en la mortalidad o, en su defecto, un aumento en el reclutamiento. Naturalmente, estos sesgos dependerán del número de individuos que marquemos (i.e. tamaño



#### 4.5. IDENTIFICAR LA CARACTERÍSTICAS DE LA ESPECIE DE ESTUDIO 33

de la muestra). Por regla general se ha considerado que a menor tamaño de muestra, mayor es el impacto de estas asignaciones de dinámica poblacional y por consecuencia mayor es el sesgo.

Las etiquetas de aluminio resultan ser un buen material al marcar los individuos de las orquídeas de cualquier ambiente (i.e. epífita, terrestre o rupícola). El aluminio laminado es un material relativamente barato, muy duradero y se puede escribir sobre éste; por lo que, se garantiza la permanencia de la marca o etiqueta y la de las inscripciones que hayamos hechos sobre ésta, hay también marcadores previamente numerados. Además, este tipo de etiquetas puede sujetarse a la planta o colocarse cerca de ésta con diferentes materiales; por ejemplo, hilo de pescador, cinchos de plástico, alambre galvanizado o plastificado, clavos, chinchetas (drawing pin) y grapas, entre aquellos más usados.

Un aspecto que hay que cuidar al marcar individuos es que las etiquetas se enmascaren con el ambiente; es decir, que no sean muy grandes, estén protegidas y que no sean evidentes en áreas donde transitan personas no asociadas a la investigación, a fin de evitar su pérdida o, incluso, el robo de plantas por gente ajena a la investigación es algo que siempre debemos tratar de minimizar.

La durabilidad del material usado es muy importante cuando existen eventos en el ciclo de vida de una especie que pueden prolongarse por varios años. Este es el caso de algunas orquídeas terrestres que pueden no rebrotar y mantenerse en latencia vegetativa por más de un ciclo anual de forma consecutiva. Por ejemplo, en *Liparis lilifolia* puede no emerger por tres o más años continuos (??), mientras que en *Epipactis helleborine* por cinco e, incluso, siete años (?; ?). El poder tener un muestreo confiable de la secuenciación de estos eventos en un individuo en el mediano y largo plazo depende de la calidad del material usado al marcar las plantas o sea el método de marca y recaptura, lo cual a su vez permitirá tener estimaciones confiables o seguras del tamaño poblacional y de la supervivencia y crecimiento de los individuos.

##### b) *Como marcar los individuos*

##### *Marcar los sitios de muestreos.*

Al igual que los individuos, los sitios de muestreo también se marcan a fin de facilitar su ubicación en el medio natural. Estos pueden ser marcados, usando banderines, etiquetas grandes de aluminio o plástico, cinta de señalización (flagging tape) o pintura permanente; asimismo, también se pueden georeferir y hacer mapas de localización. Cuando se trata de marcas de colores, se deben preferir colores poco llamativos que puedan disimularse con la vegetación circundante. Si el sitio está bien protegido se puede optar por colores fuertes y llamativos; sin embargo, hay que considerar que los animales (mamíferos, aves, herbívoros) se pueden ver atraídos por éstas e ingerirlas o destruirlas; de ahí que se sugiere utilizar etiquetas discretas que favorezcan su permanencia en el mediano y largo plazo.



Figure 4.3: *Cypripedium acaule* marcado en una población cerca de North Bay, Canada; Foto: Tremblay

*Qué Información debo plasmar en una etiqueta.*

La marca o etiqueta de cada uno de los individuos de una población debe compactar la mayor cantidad de información posible, no solo números consecutivos. Es decir, generalmente escribimos números consecutivos (1, 2, 3, 4, etc.) en las etiquetas que colocamos a cada individuo en campo. Sin embargo si no hay notas guía (metadata), esta información es limitada cuando se quieren analizar nuevamente; ya que es difícil determinar cuándo se reclutaron los nuevos individuos a la población o cuándo se fragmentó una planta para dar origen a un individuo de una categoría distinta a una plántula. Asimismo, si se seleccionan distintas poblaciones o colonias y los números consecutivos son los mismos, podemos confundir la información y llegar a conclusiones erróneas.

Cuando se estudia una sola población, una forma sencilla de evitar errores y anexar más información es escribir en la etiqueta el año de estudio y el número consecutivo de la planta. Por ejemplo, si el estudio comenzó en 2023 y la población está formada por 152 individuos, éstos se podrían codificar así: 23001, 23002, 23003, ... 23152 (i.e. captura). En el siguiente año (2024) se revisarán o censarán los 152 individuos (i.e. recaptura) marcados y se etiquetarán los nuevos individuos que ingresan a la población (v.g. plántulas, juveniles), cuya marca iniciará con 24 y el número consecutivo (153 en adelante). De esta forma se identificará el año en que inició la toma de datos del individuo, el año de ingresaron de los nuevos individuos, lo cual evitará la redundancia en el código, ayudando a reducir los errores de asignaciones de información a individuos incorrectos. Otro aspecto que reduce los errores de codificación es mantener una secuencia lógica en las distintas zonas de muestreo. Debido a que las orquídeas no tienen una distribución regular y varias de éstas tienen una distribución aparchonada (plantas concentrada en un área), se apremia a mantener números consecutivos (23001, 23002, 23003, etc.) por zona en un sitio de estudio y evitar la mezcla

#### 4.5. IDENTIFICAR LA CARACTERÍSTICAS DE LA ESPECIE DE ESTUDIO 35

de número es áreas distintas (23001, 23012, 23043, etc.).

Siguiendo con el mismo concepto del inciso anterior, pero aplicado a múltiples poblaciones, en la numeración de la población se puede utilizar una codificación alfanumérica, donde la letra del alfabeto representa a la población y el número a los individuos marcados para su monitoreo. De esta manera, las marcas individuales se verían de la siguiente forma: A23001, A23002, ..., 23xxx para la primera población y B23001, B23002, ..., B23xxx para la segunda población y así sucesivamente, en caso de estudiar más de dos poblaciones.

Otra forma de codificar las múltiples poblaciones o subpoblaciones es asignando un número a cada una y añadiendo el número consecutivo correspondiente. En este caso la etiquetas de las plantas número 10 en dos sitios se verían de la siguiente manera: 1.10 y 2.10. Si queremos añadir el año del estudio, éste también puede ser al final y sería de la siguiente forma: 1.10.23 y 2.10.23. Para los nuevos ingresos se sigue la misma lógica del inciso anterior, por lo que la nueva planta 155 que ingresa en 2024 a la población 1 le corresponderá la etiqueta 1.155.24.

##### c) *Cómo colocar la etiqueta.*

Existen distintas formas de colocar las etiquetas o marcas en los individuos seleccionados para el estudio y, su colocación no debe afectar el desempeño de la planta marcada y si asegurar su permanencia en el mediano y largo plazo. Por ejemplo en las orquídeas epífitas de tamaño grande, la etiqueta de identidad se puede colocar abrazando a la planta, incluyendo la rama o tronco donde se desarrolla, o bien, colocarse abrazando a uno solo de los módulos. En el caso de *Laelia autumnalis* (?), además de la etiqueta de identificación, se marcó **¿con qué?** el último módulo (el más joven o reciente) de cada uno de los frentes de crecimiento. Este tipo de marcaje permitió determinar la biomasa nueva que se agrega cada año a cada planta y, al mismo tiempo, permitió identificar la permanencia, crecimiento o retrogresión entre fases de crecimiento. En las orquídeas terrestres *Cypripedium irapeanum* (ref) y *Govenia lagenophora* (ref) funcionó bien usar etiquetas aluminio o cinta dymo amarradas palos de clavos o clavadas en segmentos de alambre delgado, semejando banderitas, los cuales a su vez fueron clavados en el suelo junto a los tallos.

Las plántulas (pequeños individuos) son muy frágiles por lo que el marcaje es necesario definir un material suave que evite dañar sus estructuras. Tremblay (?; ?, ; ?) utilizo un método que reduce el impacto sobre de marcaje sobre plantas pequeñas, el cual consiste en colocar la etiqueta al lado de los individuos. En este tipo de individuos **NO** se debe amarrar la etiqueta a la planta, ya que el peso de la etiqueta puede causarle daño además de que las hojas no son persistentes, por lo que la marca podría perderse. En *Lepanthes eltoroensis* se usaron al principio pequeños clavos para fijar las etiqueta de los individuos, posteriormente se usaron grapas, con lo cual se provocó menos daño al árbol y más fácil el proceso de marcar.



Figure 4.4: Los individuos de *Lepanthes eltoroensis* fueron identificados con una etiqueta de plástico clavada a la rama del árbol, posteriormente las nuevas etiquetas fueron engrapadas a la corteza del árbol. Foto: Tremblay

## 4.6 Variables a registrar en campo

Captar los cambios en crecimiento, reproducción, supervivencia o muerte en los individuos es vital para describir la dinámica de una población en el tiempo. Dichos cambios se registran en todas y cada una de las distintas etapas por las que transita un individuo a lo largo de su ciclo de vida. A través de los distintos trabajos publicados es evidente que las categorías o etapas no siempre son las mismas entre las especies, ya que depende de aspectos biológicos de la plantas (características morfológicas, fenológicas y de crecimiento), de la información disponible, del número de individuos marcado y de las preguntas de interés en la investigación (??) y Hernández-Apolinar y Gutiérrez-Paredes, en revisión. En esta sección se presentan ejemplos en los que se utilizan distintas variables vegetativas y reproductivas para la clasificación de los individuos.

Cabe notar que, sin importar las variables que usemos en la clasificación de las plantas, es necesario ser riguroso al coleccionar los datos, a fin de determinar las diferencias de un periodo a otro (i.e. año, temporada, etc.) asociados a los parámetros definidos, ya que estas diferencias permitirán determinar qué cambios ocurren en los individuos, en primer instancia, y en cada una de las categorías en promedio. A fin de establecer las diferencias de un muestreo a otro, por convención se ha establecido que el registro de datos en la población al inicio del estudio sea definido como el tiempo cero o inicial ( $t_0$ ), mientras que el siguiente sea denominado como  $t_{+1}$ . Cuando el estudio se prolonga por más de dos periodos, los subsecuentes muestreos se nombran como  $t_{+n}$ . Con base en las diferencias estimadas se podrá establecer cuál o cuáles de éstas categorías son muy dinámicas o, por el contrario, constantes en el ciclo de vida de la especie de interés.

Dos aspectos que facilitarán establecer las categorías y los cambios en los individuos en el tiempo son, por un lado, capturar información relevante que es

común para todas las especies (Tabla X), y, por otro, entender cómo crecen o reiteran las plantas. Las primeras se refieren a las características básicas más simples que permiten diferenciar un estadio de otro.

### Variables esenciales en un censo demográfico

| Tiempo inicial t <sub>0</sub>           | Muestreo posterior t+1                         |
|---|--|
| Etapa del individuo                     | Etapa del individuo                            |
| Presencia/ausencia de flores y/o frutos | Presencia/ausencia del individuo               |
| Número de flores                        | Presencia/ausencia de flores y/o frutos        |
| Número de frutos                        | Número de flores                               |
|   | Número de frutos                               |
|   | Nuevos individuos en la población <sup>1</sup> |

<sup>1</sup>Especificar si se trata de individuos procedentes de semilla o si su origen es por clonación (v.g. keikis, pseudobulbos separados, activación de yemas de reserva en pseudobulbos y rizomas, etc.).

#### 4.6.1 Crecimiento o reiteración vegetativa.

El crecimiento en las orquídeas es a partir de las yemas de reiteración, las cuales se encuentran en la base de pseudobulbos de plantas epífitas y justo por debajo del suelo en los cormos, rizomas, tubérculos y pseudobulbos de plantas terrestres. Con la activación de estas yemas, en cada temporada de crecimiento se desarrollan estructuras que dan continuidad al crecimiento individual, las cuales en conjunto son conocidas como módulo de iteración o unidad de crecimiento básico. El módulo es característico de todas las plantas (?) y varía en forma según la especie que se trate. En algunas orquídeas terrestres, por ejemplo, este módulo está representado por un cormo, yemas de regeneración, hojas, flores y frutos; éstos dos últimos cuando se trata de plantas adultas. Las mismas estructuras se desarrollan en otras orquídeas, aunque en lugar del cormo se genera un pseudobulbo, un rizoma o un tubérculo(s), según la orquídea en cuestión.

Las yemas de regeneración se pueden clasificar por su actividad en dos tipos: renuevo y reserva (?). Las primeras son aquellas que se activan y dan continuidad al crecimiento de una planta en cada temporada, mientras que las segundas se activan eventualmente. En orquídeas epífitas como *Laelia autumnalis* y *L. speciosa* (??), así como en orquídeas terrestres *Cypripedium irapeanum* y *Govenia lagenophora* (??), se ha observado que las yemas de renuevo se activan (i.e. generalmente una) y dan origen al nuevo módulo al inicio de una temporada de crecimiento; que se suma a la secuencia de módulos formados en periodos previos. En el caso de *Govenia lagenophora* el nuevo cormo que se produce, reemplaza al módulo del año previo al morir. Asimismo, estos autores también han reconocido que las yemas de reserva pueden activarse cuando las condiciones ambientales son favorables para sostener el desarrollo de más de un

módulo, dando origen a nuevas líneas o frentes de crecimiento que amplían su tamaño (**Figuras 1 y 2, cual son estas figuras?**).

Si bien las orquídeas epífitas y terrestres son perennes, lo que significa que viven por más de dos años consecutivos. Es importante hacer notar que, el crecimiento es estacional en un gran número de estas plantas; es decir, que solo producen módulos de crecimiento en una época del año (v.g. lluvias o primavera) caracterizada por presentar las condiciones ambientales (i.e. luz, agua, etc.) adecuadas que permiten su reiteración. Después de este periodo, las orquídeas no tienen actividad y, por lo tanto, no producen nuevas estructuras, y solo captan y/o usan los recursos necesarios para sobrevivir. Este comportamiento es muy evidente en las orquídeas epífitas, pero lo es más aún en muchas de las orquídeas terrestres, ya que éstas emergen del suelo y son evidentes y vigorosas sólo en un periodo de año específico (generalmente lluvias o primavera) para después marchitarse y desaparecer en la época menos favorable (v.g. época seca o fría). Sin embargo, el hecho de que no estén visibles no implica que hayan muerto, como sería el caso de las plantas anuales (v.g. cosmos). Por el contrario, como parte de su ciclo de vida, las orquídeas terrestres viven bajo el suelo una parte del año; fase conocida como subterránea o latencia vegetativa (?). Esta condición es equivalente a la hibernación en los animales, ya que las plantas sobreviven reduciendo sus actividades fisiológicas y consumiendo los recursos que almacenaron en los cormos, pseudobulbos, tubérculos o rizomas, que también son órganos de almacenamiento (**referencia**). Aunque a diferencia de los animales, la latencia vegetativa puede prolongarse por más de un año en forma consecutiva, cuando la planta no almacenó suficientes recursos o no existen las condiciones ambientales propicias para su desarrollo (Schefferson et al. 2020). Por ejemplo, los tubérculos de *Liparis liliifolia* (??) y *Orchis simia* (?) pueden sobrevivir de forma subterránea por tres años, mientras que *Epipactis helleborine* por 5 a 7 años (?). Cabe señalar que, en los estudios poblacionales esta situación dificulta la estimación de la mortalidad en las orquídeas terrestres y, en consecuencia, se desconoce la supervivencia real de las distintas fases de desarrollo de la especie y el tamaño real de una población de interés. Múltiples acercamientos han sido desarrollados para considerar el periodo de no avistamiento en la dinámica de orquídeas (???). Nuevos métodos desarrollo métodos bayesiano para estimar los parámetros de supervivencia condicional basado en si la plantas eran vista el año anterior o no y la cantidad de años sin ser vista han ayudado a estimar parámetros del ciclo de vida más más concono al los patrones naturales de las especies (??).

## 4.6.2 Ejemplos de categorización en especies de estudio

### 4.6.2.1 Etapas o estadios de desarrollo

a) *Lepanthes*.

Tremblay (?) en su estudio con el género *Lepanthes*, una orquídea miniatura epífita, considero las etapas o estadios de desarrollo para definir cuatro categorías del ciclo de vida: plántulas, juveniles, adultos no reproductivos y adultos reproductivos. Cabe señalar que, cada una de estas etapas está definida específicamente para cada especie de estudio; es decir, no son fijas por lo que pueden incluir más categorías de estado aún dentro del mismo género *Lepanthes*. Por ejemplo, Tremblay usó en *L. caritensis* (?) cuatro categorías y otras especies cinco etapas (*L. rubripetala* y *L. eltoroensis*) o seis etapas (*L. rupestris*) al incluir una segunda etapa de adulto reproductivo y un estado no reproductivo (?). Además de definir las categorías de estado, en cada estudio es importante tener claro cuáles son las características tomadas en cuenta para su clasificación. A continuación, se describen las categorías generales usadas en el género *Lepanthes* (?)

- **Plántula:** individuo con hojas y sin peciolo visible.
- **Juvenil:** individuo con hojas y peciolo, pero sin evidencia de haber sido reproductivo en el pasado (la base de las inflorescencias es persistentes)
- **Adulto no-reproductivo:** individuos con inflorescencias secas (ninguna verde)
- **Adulto reproductivo:** individuo con inflorescencia verdes con o sin flores o frutos.

b) *Govenia lagenophora*.

Martínez-Villegas y colaboradores (?) definieron cuatro categorías de estado (i.e. Reproductivo, No reproductivo, Cormo y Ausente) para la orquídea terrestre *Govenia lagenophora*, cuya dinámica poblacional fue analizada en la Reserva del Pedregal de San Ángel, Ciudad de México, México. La estimación de las variables poblacionales fue estimada a partir de cuatro años de monitoreo.

- **Reproductivo:** Individuos con hojas y con inflorescencia.
- **No reproductivo:** Individuos con hojas y sin evidencia de ser reproductivos
- **Cormo:** Individuos latentes, sin producción de hojas o inflorescencias.
- **Ausente:** Individuos no detectados.

c) *Caladenia*.

Tremblay y colaboradores (??), estudiaron nueve especies del género *Caladenia* en distintas localidades de Australia, cuya demografía fue analizada a partir de tres categorías de estado: individuos vegetativos, individuos en floración e individuos latentes.

- **Individuos vegetativos:** Individuos con hojas y sin evidencia de ser reproductivos.
- **Reproductivo:** Individuos con hojas y en flor.
- **Latente.** Individuos sin actividad aérea.

d) *Laelia speciosa*.

Hernández-Apolinar (?) por su parte trabajó con la especie epífita *Laelia speciosa*, en la cual se identificaron cuatro fases: plántulas, juveniles y dos estadios de adultos. Las fases de adultos y juveniles se determinaron a partir del conteo de módulos, que en este caso se trató del número de pseudobulbos por planta. A continuación, se define cada categoría considerada.

- **Plántula:** Individuo con un pseudobulbo pequeño (3mm de alto) o sin pseudobulbos y presentado 2 hojas pequeñas (hasta 5 mm de alto) y 1-2 raíces
- **Juvenil:** Individuo no reproductivo, con 2 a 10 pseudobulbos y que presentan las puntas de los pseudobulbos redondeadas sin evidencia del escapo floral, que es persistente.
- **Adulto 1:** Individuo con y sin flores, con escapos florales previos y de 11 a 20 pseudobulbos
- **Adulto 2:** Individuo con y sin flores, con escapos florales previos y con 21 o más pseudobulbos

e) *Ophrys sphegodes*

Hutchings (?) analizó la dinámica poblacional de *Ophrys sphegodes* por 30 años. Esta orquídea terrestre se monitoreó durante su fase aérea, considerando la presencia o ausencia de plantas. A las plantas que emergieron del suelo se les trató como *ramets* (i.e. plantas independientes con la misma información genética), debido a que de los tubérculos (i.e. órganos de perennación subterráneos) de *Ophrys sphegodes* se da origen a más de una planta. Por convención los ramets (i.e. fragmentos de una planta con vida independiente y con la misma información genética) se analizan como si fueran genéticamente independientes. En el estudio utilizaron tres categorías para su análisis:

- **Vegetativos:** Individuos no reproductivos caracterizados por la presencia de hojas en roseta.
- **En floración:** Individuos con hojas en roseta que presentan inflorescencia.
- **Latentes:** Individuos que no emergen en la época de crecimiento.

f) *Brassavola cucullata*.



Ackerman y colaboradores (?) trabajaron con tres poblaciones de *Brassavola cucullata* en las Islas de San Eustaquio y Saba, Antillas de Barlovento del Mar Caribe, donde esta especie puede ser epífita o vivir sobre rocas.

Usando el número de hojas se establecieron cuatro categorías de estado:

- **Juveniles 1:** Plantas con 1 ó 2 hojas.
- **Juveniles 2:** Plantas con 3 a 6 hojas.
- **Adultos 1:** Plantas con 7 a 20 hojas.
- **Adultos 2:** Plantas con más de 20 hojas.

g) *Brassavola cucullata*.

Ackerman y colaboradores (?) también analizaron la dinámica poblacional a partir del tamaño de hoja más grande en los individuos. Debido a que las poblaciones fueron analizadas con modelos de proyección integral (IPM), la descripción de las poblaciones no se basó en categorías. En el estudio la tendencia en la supervivencia y reproducción indicó que las plantas necesitan un tamaño mínimo de la hoja más larga para florecer.

h) *Aspasia principissa*. (AVERGIAR ESTA CODIFICACION!!!)

Zotz y Schmidt (?) analizaron el comportamiento poblacional de *Aspasia principissa* en la Isla de Barro Colorado, Panamá. A partir del tamaño del pseudobulbo más reciente, los investigadores determinaron siete categorías de tamaño en la población. Además, se evaluó la presencia de flores y frutos en las plantas con un pseudobulbo reciente mayor a 7 cm de altura. **SC1**.

- Individuos con tamaño del pseudobulbo más reciente menor a 1.5 cm **\*\*SC2\*\***.
- Individuos con tamaño del pseudobulbo más reciente de 1.6 a 2.5 cm **\*\*SC3\*\***.
- Individuos con tamaño del pseudobulbo más reciente de 2.6-4.0 cm **\*\*SC4\*\***.
- Individuos con tamaño del pseudobulbo más reciente de 4.1-6.0 cm **\*\*SC5\*\***.
- Individuos con tamaño del pseudobulbo más reciente de 6.1-8.0 cm **\*\*SC6\*\***.
- Individuos con tamaño del pseudobulbo más reciente de 8.1-11.0 cm **\*\*SC7\*\***.
- Individuos con tamaño del pseudobulbo más reciente mayor a 11.0 cm

i) *Laelia autumnalis*.

Emeterio-Lara y colaboradores (en preparación) estudiaron poblaciones de la orquídea epífita *Laelia autumnalis*. Las plantas de *Laelia autumnalis* fueron clasificadas en cinco categorías con base a su biomasa.

- **Plántulas:** Un primer pseudobulbo pequeño
- **Juveniles 1:** < 9.5 gramos de biomasa, sin estructuras reproductivas
- **Juveniles 2:** de > 9.5 - 23.5 gramos de biomasa, ocasionalmente primeros eventos reproductivos
- **Adulto 1:** de > 23.5 - 49.5 gramos con restos y estructuras reproductivas en desarrollo
- **Adulto 2:** > 49.5 gramos de biomasa con restos de estructuras reproductivas y escasos eventos reproductivos posteriores



Figure 4.5: *Cypripedium acaule* marcado; Foto: Tremblay

Otras variables que pudiese recoger incluye

- el tamaño de las hojas o la hoja más grande o la cantidad de hojas
  - *Brasavola cucullata* []: las plantas necesitan un tamaño mínimo de largo de hoja antes de florecer
- el número de pseudobulbo
  - ....
- la altura de la inflorescencia
  - *Caladenia valida* []: la altura de la inflorescencia impacta la probabilidad de producir frutos (de ser polinizada)
- la altura en el árbol de las epífitas
  - *Brasavola cucullata* []: la localización de la planta sobre el forofito. Las plantas muy bajo, menos de 1.5m son depredadas por la cabras
- el número de “ramet”, un índice del tamaño del genotipo en plantas con crecimiento horizontal



Figure 4.6: *Cypripedium acaule* identificado con bandera numerada; Foto: Tremblay

- *Cypripedium calceolus* var. *parviflorum* [Tremblay]: Los estudios evolutivos tienen que reconocer la diferencia entre un “ramet” y un “genet”.
- indicadores de herbivoria sobre la planta
- indicadores de la cantidad plagas sobre la planta como “rust”



## Chapter 5

# Como calcular transiciones para la matriz de Lefkovitch

Por: RLT, Ernesto Mujica y Elaine Gonzalez y Aucencia

```
library(tidyverse)
```

### 5.1 Introducción

En el siguiente capítulo estaremos viendo como calcular las transiciones para la matriz de Lefkovitch. En la primera parte veremos como calcular las transiciones de manera tradicional y a mano y en la segunda parte veremos como calcular las transiciones de manera más eficiente usando funciones que estén disponibles en algunos paquetes de R. Los métodos presentados aquí son una adaptación de los métodos presentados en (?) y pueden ver también una aplicación de estos métodos aplicado a las orquídeas (?). Si ha hecho análisis de matrices de transición antes, probablemente ha usado el método tradicional de calcular las transiciones y pueden obviar leer este capítulo. Este método consiste en calcular la proporciones de individuos que transitan de una clase de edad a otra. Este método es tedioso y propenso a errores cuando se hacen a mano.

### 5.2 Métodos tradicional de calcular las transiciones

El primer paso es la tabla de datos de la orquídea y sus estados en dos periodos de tiempo, digamos un año de intervalo. Aquí adjunto un ejemplo de una tabla

de datos de 20 individuos. Tenemos 3 estados en esta planta, “A”, “B”, “C” y “Muerto”. En la tabla de datos, tenemos 19 individuos que fueron muestreados en dos periodos de tiempo. En el primer periodo de tiempo, 7 individuos estaban en el estado “A”, 6 en el estado “B” y 6 en el estado “C”. Para calcular las transiciones, necesitamos calcular la proporción de individuos que transitaron de un estado a otro. Por ejemplo, de los 7 individuos que estaban en el estado “A” en el primer periodo de tiempo, 1 individuos estaba en el estado “A” en el segundo periodo de tiempo, 2 individuos estaban en el estado “B”, 3 individuos estaban en el estado “C”, y un individuo que murió, dando las siguientes proporciones

De A a otras clases

- $1/7 = 0.1428$ , transitaron de “plantas pequeñas” a “plantas pequeñas”
- $2/7 = 0.2857$ , transitaron de “plantas pequeñas” a “juveniles”
- $3/7 = 0.4285$  transitaron de “plantas pequeñas” a “adultos”
- $1/7 = 0.1428$  fallecieron o sea que las “plantas pequeñas” en el primer periodo de tiempo fallecieron antes de llegar al segundo muestreo

```
library(tidyverse)
a=2/6
b=1/6
c=1/6
d=2/6

sum=a+b+c+d
sum
```

```
## [1] 1
```

```
sum2=0.1428+0.1428+0.2857+0.4285
sum2
```

```
## [1] 0.9998
```

Nota que la suma de todas estas transiciones tienen que sumar a 1.000. NO pueden ser mayor que 1 o menor que 1. Si la suma de las transiciones es mayor que 1, significa que hay un error en los datos. Si la suma de las transiciones es menor que 1, significa que hay un error en los datos. Esto ocurre cuando se redondea excesivamente o incorrectamente. En este caso, nota que la suma da un total de 0.9998, que es suficiente cerca de 1.0.

Ahora calculamos las otras transiciones de juveniles a otras clases -  $2/6 = 0.3333$ , transitaron de “juveniles” a “plantas pequeñas” -  $1/6 = 0.1666$ , transitaron de “juveniles” a “juveniles” -  $2/6 = 0.3333$ , transitaron de “juveniles” a “adultos”

## 5.2. MÉTODOS TRADICIONAL DE CALCULAR LAS TRANSICIONES 47

-  $1/6 = 0.1666$ , fallecieron de las “juveniles” en el primer periodo de tiempo  
fallecieron en el segundo periodo de tiempo

De C a otras clases

- $1/6 = 0.1666$ , transitaron de “adulto” a “plantas pequeñas”
- $2/6 = 0.3333$ , transitaron de “adulto” a “juveniles”
- $1/6 = 0.1666$ , transitaron de “adulto” a “adulto”
- $2/6 = 0.3333$ , fallecieron de las “adulto” en el primer periodo de tiempo  
fallecieron antes del segundo periodo de tiempo

| Num_ind | anio_1           | anio_2           |
|---------|------------------|------------------|
| 1       | plantas_pequeñas | Muerto           |
| 2       | plantas_pequeñas | juvenil          |
| 3       | plantas_pequeñas | adulto           |
| 4       | juvenil          | plantas_pequeñas |
| 5       | juvenil          | juvenil          |
| 6       | juvenil          | adulto           |
| 7       | adulto           | plantas_pequeñas |
| 8       | adulto           | juvenil          |
| 9       | adulto           | adulto           |
| 10      | plantas_pequeñas | plantas_pequeñas |
| 11      | plantas_pequeñas | juvenil          |
| 12      | plantas_pequeñas | adulto           |
| 13      | plantas_pequeñas | adulto           |
| 14      | juvenil          | plantas_pequeñas |
| 15      | juvenil          | Muerto           |
| 16      | juvenil          | adulto           |
| 17      | adulto           | Muerto           |
| 18      | adulto           | juvenil          |
| 19      | adulto           | Muerto           |
| 20      |                  | plantas_pequeñas |

### 5.2.1 Construyendo la matriz de transiciones

Ahora usamos los valores calculados arriba para construir la matriz de transiciones.

Nota que en las columnas representa el estado en el tiempo 1 y las filas los estados en el periodo 2. Importante la transiciones a Muerto no se pone en la matriz, automáticamente los análisis reconoce que 1 menos la suma las transiciones en la matriz, sera la proporciones de fallecimiento.

```
ficticia_matrix=matrix(c(0.1428, 0.3333, 0.1666,
                        0.2857, 0.1666, 0.3333,
                        0.4285, 0.3333, 0.1666),
                      nrow=3, byrow=TRUE)

ficticia_matrix
```

```
##           [,1]  [,2]  [,3]
## [1,] 0.1428 0.3333 0.1666
## [2,] 0.2857 0.1666 0.3333
## [3,] 0.4285 0.3333 0.1666
```

### 5.2.2 Añadiendo los nombres de las etapas

Es buena práctica añadir el nombre de las etapas a la matriz ya que ayuda a encontrar inconsistencia y posible errores. Las dos funciones necesarias son `rownames` y `colnames`.

```
rownames(ficticia_matrix)<-c("plantas_pequeñas", "juvenil", "adulto")
colnames(ficticia_matrix)<-c("plantas_pequeñas", "juvenil", "adulto")

ficticia_matrix
```

```
##               plantas_pequeñas juvenil adulto
## plantas_pequeñas           0.1428  0.3333 0.1666
## juvenil                   0.2857  0.1666 0.3333
## adulto                    0.4285  0.3333 0.1666
```

### 5.2.3 Construcción de matriz con funciones en R

En la próxima sección veremos como calcular las transiciones de manera más eficiente usando funciones disponibles en un paquete de R. La función principal que usaremos es la función **`projection.matrix`** del paquete **`popbio`**. Sin duda esta función es más eficiente y menos propensa a errores que hacerlo a mano.

Los argumentos de la función **`projection.matrix`** son los siguientes:

```
projection.matrix(
  transitions, # el nombre de la tabla de datos
  stage = NULL, # el nombre de la columna con los estados en el primer tiempo
```



## 5.2. MÉTODOS TRADICIONAL DE CALCULAR LAS TRANSICIONES 49

```
fate = NULL, # el nombre de la column con los estados en el segundo tiempo
fertility = NULL, la información sobre la fertilidad
sort = NULL, # si se quiere ordenar los estados de la historia de vida
add = NULL,
TF = FALSE # si quiere que la matriz de transiciones y de fertilidad sean separados usa = TRUE
)
```

Nota que el “output” de la función **projection.matrix** es una lista con dos elementos, en dos matrices, una con las transiciones  $T$  y otra con la fertilidad  $F$ . La primera tiene solamente los valores de transiciones y la segunda solamente los valores que corresponde a la fertilidad, o sea la cantidad de individuos que se añaden a cada clase de edad.

```
library(popbio)

Orchis_ficticia_df=as.data.frame(Orchis_ficticia) # Nota que es importante convertir la tabla de
stages=c("plantas_pequeñas", "juvenil", "adulto")
Orchis_ficticia_df$fertility<-0
projection.matrix(Orchis_ficticia_df, anio_1, anio_2, fertility, stages, TF=TRUE)
```

```
## $T
##
##           plantas_pequeñas  juvenil  adulto
## plantas_pequeñas      0.1428571 0.3333333 0.1666667
##      juvenil          0.2857143 0.1666667 0.3333333
##      adulto           0.4285714 0.3333333 0.1666667
##
## $F
##
##           plantas_pequeñas  juvenil  adulto
## plantas_pequeñas           0         0         0
##      juvenil             0         0         0
##      adulto              0         0         0
```

Si quiere la matriz con la unión de ambas matrices, puede usar el argumento **TF=FALSE**.

```
projection.matrix(Orchis_ficticia_df, anio_1, anio_2, fertility, stages, TF=FALSE)
```

```
##
##           plantas_pequeñas  juvenil  adulto
## plantas_pequeñas      0.1428571 0.3333333 0.1666667
##      juvenil          0.2857143 0.1666667 0.3333333
##      adulto           0.4285714 0.3333333 0.1666667
```

### 5.2.4 Fertilidad

Nota que no se añadió el calculo de la fertilidad en la tabla de datos, por lo que la matriz de fertilidad es una matriz de ceros. En el próximo capítulo veremos como añadir la fertilidad a la matriz.

### 5.2.5 Problema con el uso tradicional de calcular las transiciones

El uso de estos métodos tradicionales aun que sean calculado a mano o usar la función **projection.matrix** del paquete **popbio** pudiese ser problemático. Los problemas ocurren por condiciones de muestreo, especialmente cuando trabajan con especies raras y los tamaños de muestra están pequeños o que las transiciones son raras de forma natural (??). En el capítulo XX: **Impacto de datos sin sentidos** se discute los problemas posibles cuando hay datos sin sentidos y como construir matrices más confiable y cuando se debería usar el método Bayesiano para los análisis. En el capítulo XX se discute como resolver asuntos de matrices para que sean más compatible con la biología de la especie estudiada y por consecuencia .

## Chapter 6

# Como calcular fecundidad

- 6.1 Por: Demetria y Aucencia: equipo ECO-SUR
- 6.2 Métodos tradicional de calcular las transiciones
- 6.3 Problema con el uso tradicional
- 6.4 Referencias



## Chapter 7

# Matrices de transicion, fecundidad y clonal

### 7.1 Por: Raymond

### 7.2 Tres tipos de matrices

Para facilitar los análisis y interpretaciones es necesario tener claro la diferencias en los parámetros que provienen de transiciones, fecundidades y clonaje, cada sub-matriz se suma para tener un modelo de una matriz poblacional. La suma de cada una de esas sub-matrices resulta en la matriz de transiciones para evaluar algunos de los parametros del crecimiento poblacional.

Definiciones de las matrices

- $\text{MatU}$  = Matriz de transiciones
- $\text{MatF}$  = Matriz de Fecundidad
- $\text{MatC}$  = Matriz de clonaje
- $\text{MatA} = \text{MatU} + \text{MatF} + \text{MatC}$

### 7.3 $\text{MatU}$ : Matriz de transiciones

En la matriz de transiciones, **MatU** se encuentra solamente la información sobre de transiciones, estasis o retroceso entre las etapas de vida. Por consecuencia todo información sobre reproducción y clonaje es excluida. Si el diseño del modelo asume tres etapas de vida, plantulas, juvenil y adultos, se incluye solamente las siguientes transiciones.

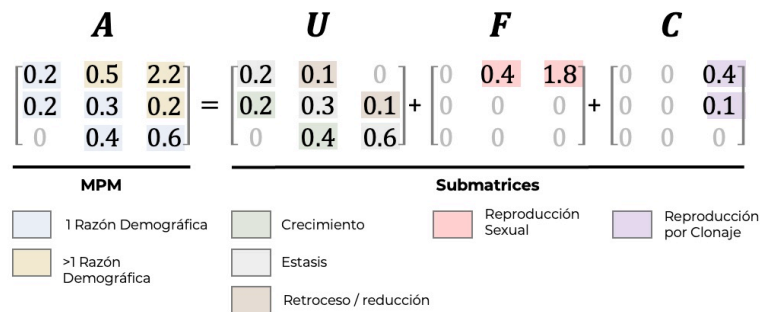
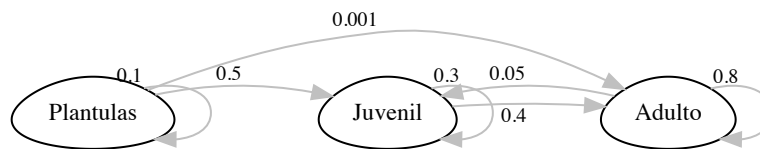


Figure 7.1: Relación entre matrices; Diseño: Samuel Gascoigne

Nota que es este modelo los juveniles no pueden regresar a ser plantulas, pero los adultos pudiese regresar a ser juvenil. Seria probablemente más adecuado re-nombrar la etapa juvenil (que se entiende que no es reproductivo) a algo más claro como “Individuos pequeño”.

```
library(DiagrammeR)
library(Rage)
matU <- rbind(
  c(0.1, 0.0, 0.0),
  c(0.5, 0.3, 0.05),
  c(0.001, 0.4, 0.8)
)
stages <- c("Plantulas", "Juvenil", "Adulto")
plot_life_cycle(matU, stages=stages)
```



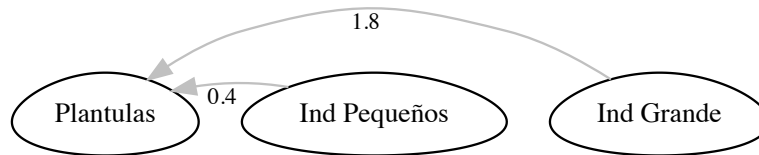
## 7.4 MatF: Matriz de fecundidad

Si uno sigue la figura anterior vemos que los individuos en la segunda etapa se reproducen sexualmente (producen plantulas). Por consecuencia seria probablemente más adecuado cambiar de nombre para la segunda etapa de “juvenil” a “individuos pequeños”. Lo que se observa es el ciclo de vida de la oportaciones

de plantulas es que los Individuos pequeños y Grande producen plantulas.

```
library(DiagrammeR)
library(Rage)
matF <- rbind(
  c(0.0, 0.4, 1.8),
  c(0.0, 0.0, 0.0),
  c(0.0, 0.0, 0.0)
)
stages <- c("Plantulas", "Ind Pequeños", "Ind Grande")
plot_life_cycle(matF, stages=stages)
```





## 7.5 MatC = Matriz de clonación

Esa matriz representa la información para especies que se reproducen por clonaje. Nota que hay necesidad de definir lo que es crecimiento por clonaje. Por ejemplo un individuo de *Epidendrum* que crece y que tenga más tallos, no debería ser considerado clonaje, pero crecimiento del individuo. Al contrario un

individuo que crece de forma que la planta madre se separa en dos o más partes donde no comparten conexión pudiese ser considerado clonaje. Otra alternativa es que hay muchas especies de orquídeas que producen *keiki*, el momento que estos se separan de la madre se pueden considerar como el mismo individuo (genéticamente igual) a parte (ecológicamente distinto).

Necesitamos fotos de orquídeas con clonaje y keiki (quien puede ayudar)

Se debería enfatizar que añadir el concepto de clonaje dentro de la matriz de transiciones resulta en estimados de parámetros diferentes, tal como el tamaño efectivo de población,  $N_e$ , en adición de evaluar otros conceptos evolutivos. En estudios evolutivos no es el individuo como tal que es la unidad de interés pero el individuo como fuente de diversidad genética, por consecuencia individuos (clones) que son genéticamente igual son evolutivamente el mismo individuos aunque estén separado físicamente. Las poblaciones organizados en clones afecta la interpretación de datos tanto en los estudios ecológico y evolutivos ?. Cuando se estudia especies con clonación hay que diferenciar entre los que es el “ramet” y un “genet”. Los “genets” son la suma de todas las partes “los ramets” que tiene la misma genética. Los “ramet”, son las partes individuales del individuo. En orquídea se podría considerar cada pseudobulbo como un ramet y la suma de todos los pseudobulbo como el “genet”. Hay acercamiento para tomar en cuenta la adecuación de los “individuos” en la matriz y por consecuencia integrar el concepto de clonación en los estimados. vea: ?.

## Chapter 8

# Método bayesiano de calcular las transiciones y fecundidades

Por: Raymond L. Tremblay

El objetivo de este capítulo es demostrar algunos de los retos cuando uno trabaja con especies raras o con especies que tiene tamaño de muestra limitada. El objetivo de este capítulo es demostrar como tomar en cuenta los análisis cuando hay poca información para estimar los parámetros de la matriz y como se puede resolver y estimar parámetros más realista.

Considera este primer ejemplo donde se estima que la especie de interés tenga tres etapas en su ciclo de vida (semillas, plántulas y adultos) y que solamente la etapa más grande (de adultez) puede producir semillas.

Cuando se comienza un análisis de dinámica poblacional el primer paso es evaluar y tratar de ver cual son las etapas del ciclo de vida que pudiesen ser representativo de la dinámica principal de la especie y que sea realista cuando se considera el ciclo de vida de la especie y práctico en la recolección de datos.

En esta primera figura vemos lo que se considerará que ocurre en esa especie hipotética.

Ahora usted recoge los datos del campo y evalúa las transiciones y fecundidad y tiene información siguiente.

1. Todas las semillas germinan y crecen a la etapa de plántula.
- Es realista que todas las semillas germinan?

- Por que no se encontró semillas que NO germinan?

## 2. Todos las plantulas mueren

- Es realista que todas las plantulas se muere dentro del ciclo de vida de una especies?

Aqui se ve dos de los problemas que resulta en MPM que no son realista, uno que no hay ninguna mortantad o que todo se muere. El otro componente es el efecto del tamaño de muestra, considerá que su especie de interes usted tuvo acceso solamente a 4 plantas adultas (un especies rara), y 4 de los 4 sobrevivieron, por consecuencia 100% de supervivencia. Si los individuos llegan a esta etapa son inmortales!!!!? Claramente es un resultado del tamaño de muestra y no del ciclo de vida de la especie.

Es importante reconocer la diferencia entre los valores recolectado y la historia de vida típica de una especies. Uno podría usar los datos que 100% de los individuos sobreviven pero eso es realista a largo plazo?

El paquete raretrans ayuda en resolver estos asuntos illogicos y crear matrices que son más realistas al considerar el ciclo de vida típica de la especie estudiada.

Aqui un ciclo de vida que no es biologicamente realista

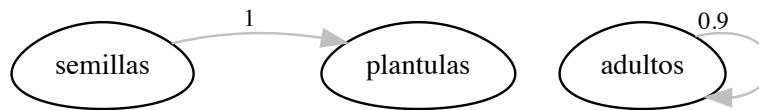
- todas las semilla sobreviven y pasan a plantulas
- ninguna plantula sobrevive y/o pasa a ser adultos
- los adultos 90% se quedan como adulto pero ninguno produce semillas

NOTA que es posible que los datos que recolectan del campo sean estos, pero muchas veces esas observaciones son un resultado de la falta de tamaño de muestra.

```
# hidden code to produce figures
library(DiagrammeR)
library(Rage)

matA <- rbind(
  c(0.0, 0.0, 0.0),
  c(1.0, 0.0, 0.0),
  c(0.0, 0.0, 0.9)
)
stages <- c("semillas", "plantulas", "adultos")
title <- NULL
```

```
plot_life_cycle(matA, stages=stages)
```



Considera este ejemplo:

- Si Ud estudia los arboles Sequioa y muestra los arboles grandes (con un dbh de  $> xxx$ ), aunque muestra 1000+ individuos de esa etapa/tamaño es posible que no encontrará ninguno que muere. Por consecuencia el

estimado de supervivencia de esos arboles es 100%. Aunque uno sabe que si hubiese mostrado 10,000 o 100,000 arboles se podría haber detectado uno más que fallece.

## 8.1 El paquete “raretrans”

La información original del uso del paquete se encuentra aquí <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109526>.

### Population projections from holey matrices: Using prior information to estimate rare transition events

#### Abstracto

Las matrices de proyección de población son un medio común para predecir la persistencia de la población a corto y largo plazo para especies raras, amenazadas y en peligro de extinción. Los datos de tales especies pueden sufrir de tamaños de muestra pequeños y, en consecuencia, perder eventos demográficos raros que dan como resultado trayectorias de ciclo de vida incompletas o biológicamente poco realistas. Las matrices con valores faltantes (ceros; p. ej., sin observación de semillas que se transforman en plántulas) a menudo se subsituyen utilizando información previa de la literatura, otras poblaciones, períodos de tiempo, otras especies, estimaciones de las mejores conjeturas o, a veces, incluso se ignoran. Para paliar este problema, proponemos usar un modelo multinomial de Dirichlet para parametrizar transiciones y un Gamma para los estimados de reproducción para substituir los valores faltantes en estas matrices perforadas. Esto integra formalmente la información previa dentro de un marco bayesiano e incluye explícitamente el peso de la información previa en las distribuciones posteriores. Mostramos utilizando dos conjuntos de datos reales que el peso asignado a la información anterior influye principalmente en la dispersión de los posteriores, la inclusión de anteriores da como resultado matrices irreducibles y ergódicas, y se pueden hacer inferencias biológicamente más realistas sobre las probabilidades de transición. Debido a que las previas se establecen explícitamente, los resultados son reproducibles y se pueden volver a evaluar si hay previas alternas disponibles en el futuro.

## 8.2 Instalación de los paquetes #1

```
if (!require("pacman")) install.packages("pacman")
```

```
## Loading required package: pacman
```

```
pacman::p_load(janitor, tidyverse, devtools)

library(tidyverse)
library(janitor)
```

## 8.3 Instalación de raretrans #2

Para instalar **raretrans** remover el **#** antes de correr el script para tener acceso a los codigos de **raretrans**.

```
#library(devtools)

devtools::install_github("atyre2/raretrans", build = TRUE, build_opts = c("--no-resave-data", "--no-build-vignettes"))

## Skipping install of 'raretrans' from a github remote, the SHA1 (3cbc441c) has not changed since last
##   Use `force = TRUE` to force installation

library(raretrans)
```

Vea el siguiente website para más información en ingles, la información que sigue es una traducción y ampliación de la información en el siguiente enlace.

<https://atyre2.github.io/raretrans/articles/onepopperiod.html>

```
library(tidyverse)
library(ggplot2)
library(popbio) # para la función projection.matrix()
library(raretrans)
# Mi tema de ggplot2 personal
rlt_theme <- theme(axis.title.y = element_text(colour="grey20",size=15,face="bold"),
  axis.text.x = element_text(colour="grey20",size=15, face="bold"),
  axis.text.y = element_text(colour="grey20",size=15,face="bold"),
  axis.title.x = element_text(colour="grey20",size=15,face="bold"))
```

El objetivo de esta viñeta es demostrar el uso del paquete **raretrans** para los calculos de los parametros en una población y periodo de transición.

## 8.4 Parte I: Obtención de la matriz de proyección

**raretrans** asume que la matriz de proyección es una lista de dos matrices, una matriz de transición y una matriz de fertilidad. Este es el formato de salida

de `popbio::projection.matrix`. Si tenemos transiciones individuales en un marco de datos

Podemos utilizar `popbio::projection.matrix` para obtener los datos necesarios. Hacemos una demostración con los datos de transición y fertilidad de la orquídea epífita *Lepanthes elto* **POPNUM 250** en el **periodo 5**. *Lepanthes elto* es endémica de Puerto Rico, epífita y limitada a una pequeña región de la isla.

## 8.5 Paso 1: Cargar y fusionar los datos de población única para *L. elto*

```
data("L_elto") # carga el conjunto de datos `L_elto` en la memoria de la computadora (
head(L_elto)
```

```
## # A tibble: 6 x 13
##   POPNUM year seedlings adults fertility IND_NUM stage next_stage first_year
##   <dbl> <dbl>    <dbl>    <dbl>    <dbl>    <dbl> <chr>  <chr>          <dbl>
## 1    209     1         1         6         0      67 j      j              1
## 2    209     1         1         6         0      68 a      a              1
## 3    209     1         1         6         0      69 a      a              1
## 4    209     1         1         6         0      70 a      a              1
## 5    209     1         1         6         0      71 j      a              1
## 6    209     1         1         6         0      72 a      a              1
## # i 4 more variables: last_year <dbl>, recruited <lgl>, died <dbl>,
## #   lifespan <int>
```

## 8.6 Organización de los datos en el “data.frame”

- el primer paso es seleccionar los datos de una población y un periodo de tiempo.
- el segundo paso es hacer un cambio en la terminología para el estado más pequeño de “plantula” a “seedling”... Ese cambio es para que la información presentada aquí sea la misma que en el documento en inglés.

Cada fila de este data.frame de datos tiene columnas para la fase actual (stage, periodo  $t$ ), la fase siguiente (next\_stage, periodo  $t+1$ ) y la fertilidad por individuo. Tenga en cuenta que “p” significa “plantula” en español. El primer conjunto de líneas de abajo cambia el nombre de la etapa del ciclo vital de “p” a “s” después de seleccionar la población y el periodo de tiempo.



```

onepop <- L_elto %>%
# Filtrar la población # 250, el periodo (año=year) 5
  filter(POPNUM == 250, year == 5) %>%
# redefine "p" por plantula a "s" para seedling
  mutate(stage = case_when(stage == "p" ~ "s",
                           TRUE ~ stage),
         next_stage = case_when(next_stage == "p" ~ "s",
                                TRUE ~ next_stage))
# popbio::projection.matrix no funciona con tibbles, por consecuencia se convierte en data.frame

head(onepop) # Ahora tenemos solamente datos de la población #250 del periodo 5

```

```

## # A tibble: 6 x 13
##   POPNUM year seedlings adults fertility IND_NUM stage next_stage first_year
##   <dbl> <dbl>   <dbl>   <dbl>   <dbl>   <dbl> <chr> <chr>         <dbl>
## 1    250     5         8     34     0       167 j     a             1
## 2    250     5         8     34     0       168 j     a             1
## 3    250     5         8     34     0       169 j     a             1
## 4    250     5         8     34  0.118      170 a     a             1
## 5    250     5         8     34     0       172 j     j             1
## 6    250     5         8     34     0       173 j     a             1
## # i 4 more variables: last_year <dbl>, recruited <lgl>, died <dbl>,
## #   lifespan <int>

```

```

# Crear TF = TRUE, añadir para formatear correctamente.
TF <- popbio::projection.matrix(as.data.frame(onepop),
                               stage = stage, fate = next_stage,
                               fertility="fertility", sort=c("s","j","a"), TF = TRUE)
TF # Este es la estructura de etapas de vida para esa población. Nota que tenemos dos matrices,

```

```

## $T
##
##           s           j           a
## s 0.09090909 0.00000000 0.00000000
## j 0.63636364 0.57446809 0.00000000
## a 0.00000000 0.29787234 0.85294118
##
## $F
##
##           s           j           a
## s 0.00000000 0.00000000 0.1176471
## j 0.00000000 0.00000000 0.00000000
## a 0.00000000 0.00000000 0.00000000

```

## 8.7 Nota:

Nuestros estadios se codifican ahora como **s** (plántula), **j** (juvenil) y **a** (adulto), y ahora tenemos dos matrices: **T** (transición de estadios) y **F** (fecundidad). La tasa de crecimiento asintótico de la población observada es  $\lambda = 0.93$ . Las transiciones raras que faltan en nuestra primera matriz de transición, **TF\$T**, son la transición de plántula (*s*) a adulto (*a*) y la transición de *j* a *s*. Pero sabemos que ocurren.

## 8.8 Paso 2: Obtener el número inicial de individuos por etapa

Dado que nuestras recuentos (número de individuos,  $N$ ) y el tamaño de *muestreo equivalente* a priori se expresa como múltiplo del número de individuos observados, necesitamos obtener el número de individuos en cada etapa ( $N$ ) en el primer periodo de tiempo.

Utilizamos la función `raretrans::get_state_vector()` para obtener el recuento inicial de individuos,  $N$ .

```
N <- get_state_vector(onepop, stage = stage, sort=c("s","j","a"))
N # Un vector # de individuos iniciales para cada etapa, nota que la cantidad por etap

## [1] 11 47 34
```

La lista de matrices y el vector de cuento de individuales no tienen por qué proceder de un data.frame como hemos hecho aquí. Mientras tengan el formato esperado, pueden crearse a mano. Usamos la población 231 en el periodo 2 como ejemplo, dividiendo la matriz en submatrices de transición **T** y fecundidad **F**. Abajo, *m* significa “muerte”, es decir, plantas que están muertas.

TF2

```
## $Tmat
##      stage
## fate      p      j      a
##   p 0.5000000 0.0000000 0.0000000
##   j 0.0000000 0.8333333 0.0000000
##   a 0.0000000 0.0625000 0.8750000
##
## $Fmat
##      [,1] [,2] [,3]
```

## 8.8. PASO 2: OBTENER EL NÚMERO INICIAL DE INDIVIDUOS POR ETAPA67

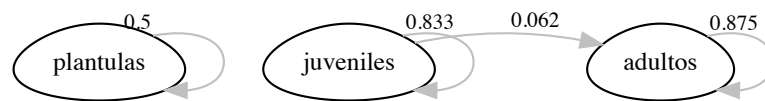
```
## [1,] 0 0 0.125
## [2,] 0 0 0.000
## [3,] 0 0 0.000
```

N2

```
## p j a
## 2 6 16
```

¿Como se ve el ciclo de vida de esa población en ese periodo?

```
stages2 <- c("plantulas", "juveniles", "adultos")
title <- NULL
plot_life_cycle(Tmat, stages=stages2)
```



En esta matriz falta la transición de plántula a juvenil, y ninguno de los 6 juveniles murió, lo que lleva a una sobreestimación de la supervivencia. La tasa de crecimiento asintótico de la población observada es  $\lambda = 0.88$ . La matriz no es ergódica (no se puede llegar a cualquier otro estado desde uno o más estados), y reducible, lo que significa que una o más columnas y filas se pueden descartar y tienen las mismas propiedades eigen.

## 8.9 Parte 2: Uso de priors para incorporar transiciones raras

### 8.9.1 Use priors no informativos

- Ese paso es solamente para entender porque no se calcula y porque no se usa *prior* uniforme.

Tremblay (?) muestran que los valores de *prior* de una dirichlet funciona para las columnas de la matriz de transición (**T**) y que valores *prior* gamma funciona para las columnas de la matriz de transición (**F**).

### 8.9.2 Matriz de transición

Por lo tanto, vamos a añadir un dirichlet uniforme con prior con un peso = 1 a la matriz de transición,  $T$ . Aquí, tenemos 4 destinos (3 + muerte), por lo que cada destino 0,25 a la matriz de destinos *observados* (¡no a la matriz de transiciones!). de transición). Cuando especificamos una matriz con un prior para las transiciones, hay una fila más que columnas. Esta fila extra representa la muerte.

```
Tprior <- matrix(0.25, byrow = TRUE, ncol = 3, nrow=4)
fill_transitions(TF, N, P = Tprior) # resultado de la matriz de transición básica
```

```
##           [,1]      [,2]      [,3]
## [1,] 0.10416667 0.005208333 0.007142857
## [2,] 0.60416667 0.567708333 0.007142857
## [3,] 0.02083333 0.296875000 0.835714286
```

```
# Para entender las diferencias compara los resultados con *$T* del objeto *TF*
TF
```

```
## $T
##
##           s           j           a
## s 0.09090909 0.00000000 0.00000000
## j 0.63636364 0.57446809 0.00000000
## a 0.00000000 0.29787234 0.85294118
##
## $F
##
##           s           j           a
```

```
## s 0.0000000 0.0000000 0.1176471
## j 0.0000000 0.0000000 0.0000000
## a 0.0000000 0.0000000 0.0000000
```

### 8.9.3 Como calcular a mano!

Podemos obtener el mismo resultado ‘a mano’ - necesitamos el vector de observaciones porque la posterior se calcula a partir de las observaciones de transiciones, no la matriz de transiciones.

```
Tobs <- sweep(TF$T, 2, N, "*") # obtener las observaciones de transiciones
Tobs <- rbind(Tobs, N - colSums(Tobs)) # añadir la fila de muerte
Tobs <- Tobs + 0.25 # añadir los prior
sweep(Tobs, 2, colSums(Tobs), "/")[4,] # dividir por la suma de la column y descarta
```

```
##           s           j           a
## s 0.10416667 0.005208333 0.007142857
## j 0.60416667 0.567708333 0.007142857
## a 0.02083333 0.296875000 0.835714286
```

El *prior uniforme* rellena las transiciones que faltan, pero también crea problemas porque proporciona valores de transición que son biológicamente imposibles. Por ejemplo, proporciona una transición para adulto->plántula, cuando esta transición sólo es posible en la matriz de fecundidad  $F$ . Por esta razón, no recomendamos el uso de priores uniformes. En otra palabra usando un prior uniforme no toma en cuenta el ciclo de vida de una especie.

### 8.9.4 Matriz de fecundidad

Debemos especificar los parámetros para la fertilidad *a priori* como una matriz. Las etapas que no hay reproducción o sea que no se producen por reproducción deben ser NA, usando `NA_real_`. El concepto de `NA_real_` es que es un valor que no esta presente pero con puntos decimales. Nota que el valor de *prior* de la fertilidad es 0.0001.

```
alpha <- matrix(c(NA_real_, NA_real_, 1e-5,
                  NA_real_, NA_real_, NA_real_,
                  NA_real_, NA_real_, NA_real_), nrow=3, ncol = 3, byrow = TRUE)
beta <- matrix(c(NA_real_, NA_real_, 1e-5,
                 NA_real_, NA_real_, NA_real_,
                 NA_real_, NA_real_, NA_real_), nrow=3, ncol = 3, byrow = TRUE)
fill_fertility(TF, N, alpha = alpha, beta = beta)
```

## 8.9. PARTE 2: USO DE PRIORS PARA INCORPORAR TRANSICIONES RARAS71

```
##
##           s           j           a
## s 0.0000000 0.0000000 0.1176473
## j 0.0000000 0.0000000 0.0000000
## a 0.0000000 0.0000000 0.0000000
```

El cambio en la fertilidad es  $< 0,0001$  en comparación con el valor observado.

### 8.9.5 Calculando los Priors de fertilidad a mano

#### 8.9.5.1 Calculando a mano, *alfa a priori* es el número de crías observadas

y *beta a priori* es el número de adultos observados.

```
obs_offspring <- N[3]*TF$F[1,3]
prior_alpha <- 1e-05
prior_beta <- 1e-05
posterior_alpha <- obs_offspring + prior_alpha
posterior_beta <- N[3] + prior_beta
posterior_alpha / posterior_beta # expected value
```

```
## [1] 0.1176473
```

Esto demuestra por qué la estimación puntual posterior de la fecundidad no cambia mucho; los valores no informativos de  $\alpha$  y  $\beta$  apenas cambian los valores observados.

Ahora podemos juntarlos.

```
unif <- list(T = fill_transitions(TF, N),
             F = fill_fertility(TF, N,
                                alpha = alpha,
                                beta = beta))
unif
```

```
## $T
##           [,1]           [,2]           [,3]
## [1,] 0.10416667 0.005208333 0.007142857
## [2,] 0.60416667 0.567708333 0.007142857
## [3,] 0.02083333 0.296875000 0.835714286
##
## $F
##
```

```
##           s           j           a
##  s 0.0000000 0.0000000 0.1176473
##  j 0.0000000 0.0000000 0.0000000
##  a 0.0000000 0.0000000 0.0000000
```

## 8.10 El crecimiento poblacional

La tasa de crecimiento asintótico de la población es ahora  $\lambda = 0.92$ . La tasa de crecimiento se reduce ligeramente porque la aplicación de la prioridad uniforme a las probabilidades de transición hace que las transiciones observadas de crecimiento y supervivencia se reduzcan ligeramente en relación con las transiciones no observadas de crecimiento y supervivencia.

### 8.10.1 Otras opciones para el argumento ‘returnType’

Por defecto, `fill_transitions()` devuelve la matriz de transición  $T$ , y `fill_fertility()` devuelve la matriz de fertilidad  $F$ . Existen otros tres otros valores que puede tomar el argumento `returnType`:

1. `fill_transitions(... returnType = "TN")` puede devolver una matriz aumentada de destinos, que es útil para la simulación. La cuarta fila de este resultado (véase más adelante) es el estado de mortalidad.

```
fill_transitions(TF, N, returnType = "TN")
```

```
##      [,1] [,2] [,3]
## [1,] 1.25 0.25 0.25
## [2,] 7.25 27.25 0.25
## [3,] 0.25 14.25 29.25
## [4,] 3.25  6.25  5.25
```

2. `fill_fertility(... returnType = "ab")` devuelve los vectores alfa y beta de los vectores posteriores.

```
fill_fertility(TF, N,
              alpha = alpha,
              beta = beta,
              returnType = "ab")
```



```
## $alpha
##
##      s j      a
##      s      4.00001
##      j
##      a
##
## $beta
##      [,1] [,2]      [,3]
## [1,]    NA    NA 34.00001
## [2,]    NA    NA      NA
## [3,]    NA    NA      NA
```

3. Ambas funciones también pueden devolver la matriz completa, la suma de  $T$  y  $F$ .

```
fill_transitions(TF, N, returnType = "A")
```

```
##
##      s      j      a
## s 0.104166667 0.005208333 0.124789916
## j 0.604166667 0.567708333 0.007142857
## a 0.020833333 0.296875000 0.835714286
```

## 8.11 Añadiendo realidad a los análisis

Hasta este punto, el objetivo era de entender las funciones y su aplicaciones. Ahora vamos a añadir realidad a los análisis. Como se ha mencionado no deberíamos usar *priors* uniforme. Debemos usar *priors* que son más relevante al ciclo de vida de la especie de interés.

### 8.11.1 Incorporar priores informativos

Para solucionar el problema de la creación de transiciones imposibles, especificamos una prioridad más informativa obtenida de un experto en orquídeas epífitas (RLT). La información tiene que tener la misma forma que la matriz de transiciones con una fila más que columnas. Esa última fila representa los individuos que se mueren de la etapa correspondiente.

```
RLT_Tprior <- matrix(c(0.25, 0.025, 0.0,
                       0.05, 0.9, 0.025,
                       0.01, 0.025, 0.95,
```

```
0.69, 0.05, 0.025),
byrow = TRUE, nrow = 4, ncol = 3)
```

Nota la matriz tiene la 1ª fila, 3ª columna es 0,0, porque esta transición es imposible. Esta prioridad se construye de manera que las columnas suman 1, lo que crea la mayor flexibilidad para la ponderación de la prioridad. Por defecto, la suma es 1, interpretado como un *tamaño de muestra a priori* de 1.

```
fill_transitions(TF, N, P = RLT_Tprior)
```

```
##           [,1]      [,2]      [,3]
## [1,] 0.1041666667 0.0005208333 0.0000000000
## [2,] 0.5875000000 0.5812500000 0.0007142857
## [3,] 0.0008333333 0.2921875000 0.8557142857
```

We can specify the weight as a multiple of the sample size for each stage.

Podemos especificar el peso de los valores apriori modificando el tamaño de muestra de cada etapa. Nota que si uno tiene poca confianza en los valores apriori se le da un valor pequeño para que los datos dominan los resultados.

```
fill_transitions(TF, N, P = RLT_Tprior, priorweight = 0.5)
```

```
##           [,1]      [,2]      [,3]
## [1,] 0.143939394 0.008333333 0.0000000000
## [2,] 0.440909091 0.682978723 0.0083333333
## [3,] 0.003333333 0.206914894 0.885294118
```

En este caso, la prioridad se pondera con la mitad del número observado de transiciones. En este caso, con sólo 2 transiciones, el tamaño efectivo de la muestra a priori sigue siendo 1. Si el número de transiciones observadas fuera mayor, una ponderación a priori de 0,5N sería mayor que 1, pero permitiría que los datos dominen.

## 8.12 Part 3: Obtain Credible Intervals

### 8.12.1 Obtener los intervalos de confianza (IC) para entradas de matriz individuales

La distribución posterior marginal de un elemento en un multinomio es una distribución beta, y usamos esto para obtener intervalos creíbles en nuestras tasas de transición. Podemos usar el tipo de retorno TN para obtener los parámetros de el multinomio deseado.

```

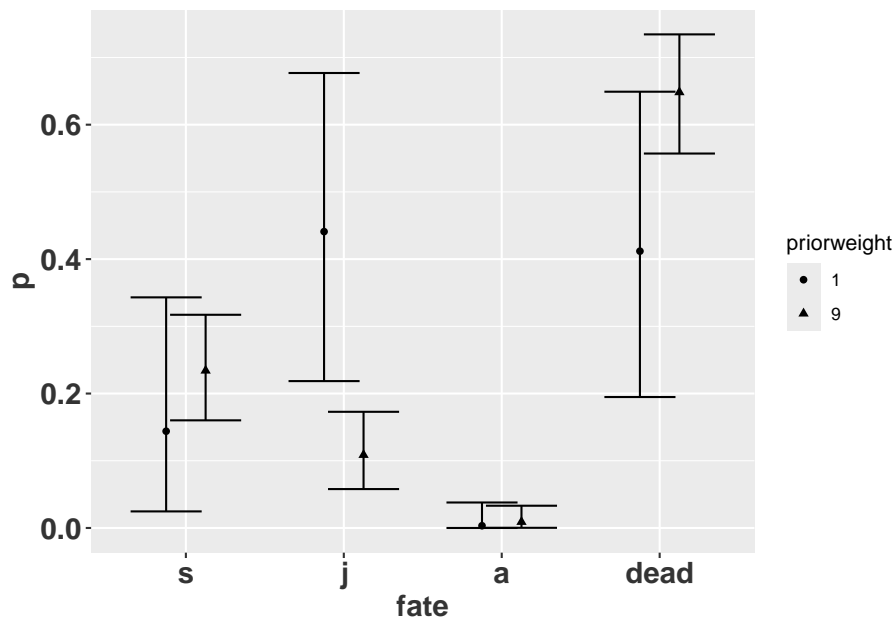
TN <- fill_transitions(TF, N, P = RLT_Tprior, priorweight = 0.5, returnType = "TN")
a <- TN[,1] # cambie 1 a 2, 3 etc para obter la distribución beta marginal de cada columna.
b <- sum(TN[,1]) - TN[,1] # cambie 1 a 2, 3 etc para obter la distribución beta marginal de cada columna.
p <- a / (a + b)
lcl <- qbeta(0.025, a, b)
ucl <- qbeta(0.975, a, b)
knitr::kable(sprintf("%.3f (%.3f, %.3f)", p, lcl, ucl))

```

| x                    |
|----------------------|
| 0.144 (0.025, 0.343) |
| 0.441 (0.218, 0.677) |
| 0.003 (0.000, 0.038) |
| 0.412 (0.195, 0.649) |

Esas son las estimaciones puntuales (comparar con la primera columna anterior), inferior y superior 95% de los intervalos creíbles simétricos para transiciones de la etapa de plántula. Existe un alto grado de incertidumbre debido a la tamaño de muestra pequeño (2) y bajo peso en el anterior (1), lo que lleva a un tamaño de muestra efectivo de 3. Si aumentamos el tamaño de muestra efectivo a 20 especificando: `priorweight= 9(9 * 2 = 18 + 2 = 20)` el los intervalos creíbles simétricos se reducen bastante:

La importancia aquí es que el tamaño de muestra tiene un impacto sobre la confianza que se tiene sobre el estimado de punto (el promedio) de las transiciones y permanencia y mortandad.



La tasa de transición de plántula a juvenil se reduce cuando el tamaño de la muestra es demasiado grande. En general, el tamaño de la muestra previa debe ser menos que el tamaño de muestra observado.

### 8.13 Intervalos creíbles de $\lambda$

Obteniendo intervalos creíbles sobre la tasa de crecimiento asintótica,  $\lambda$ , requiere simular matrices a partir de las distribuciones posteriores. Esto es algo complicado de hacer correctamente, y hemos escrito una función `raretrans::sim_transitions()` para generar una lista de matrices simuladas dada la matriz observada y especificaciones previas.

```
sim_transitions(TF, N, P = RLT_Tprior, alpha = alpha, beta = beta,
                priorweight = 0.5)
```

```
## [[1]]
##           [,1]      [,2]      [,3]
## [1,] 1.378969e-01 0.001807385 0.71113131
## [2,] 6.512527e-01 0.662296922 0.01054642
## [3,] 9.795676e-12 0.196184095 0.90243981
```

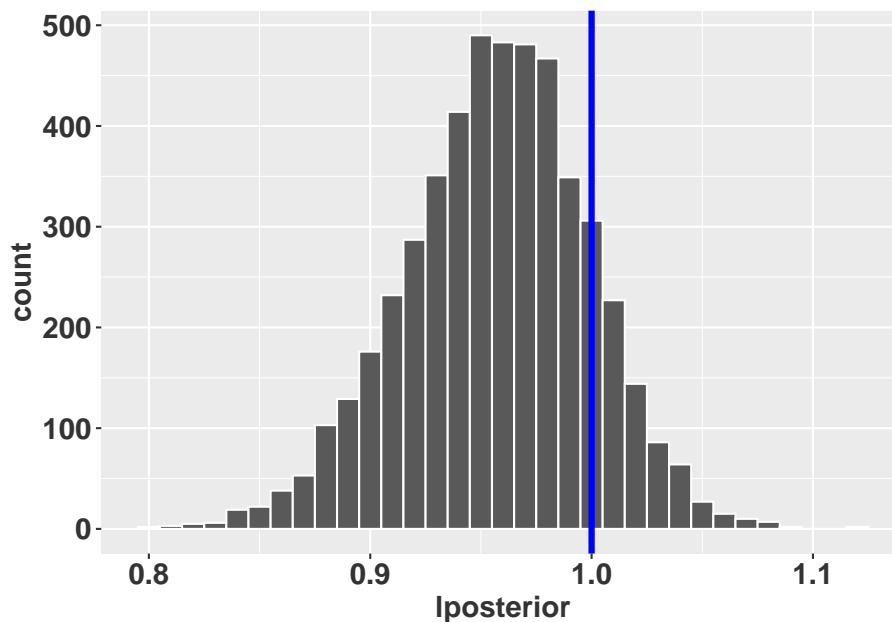
Ahora simulamos 5000 veces, calculamos el valor  $\lambda$  de cada matriz y creamos un histograma de la distribución.

```
#set.seed(8390278) # make this part reproducible
alpha2 <- matrix(c(NA_real_, NA_real_, 0.025,
                  NA_real_, NA_real_, NA_real_,
                  NA_real_, NA_real_, NA_real_), nrow=3, ncol = 3, byrow = TRUE)
beta2 <- matrix(c(NA_real_, NA_real_, 1,
                 NA_real_, NA_real_, NA_real_,
                 NA_real_, NA_real_, NA_real_), nrow=3, ncol = 3, byrow = TRUE)
# generar 5000 matrices basado en las previas de transiciones y de fertilidades, el tam
RLT_0.5 <- sim_transitions(TF, N, P = RLT_Tprior, alpha = alpha2, beta = beta2,
                          priorweight = 0.5, samples = 5000)
# extract the lambdas for each matrix
RLT_0.5 <- tibble(lposterior = map_dbl(RLT_0.5, lambda)) # convertir la lista en un ti
ggplot(data = RLT_0.5,
       mapping = aes(x = lposterior)) +
  geom_histogram(binwidth = 0.01, colour="white") +
  rlt_theme+ geom_vline(xintercept = 1,
                       color = "blue", size=1.5)
```

```
## Warning: Using `size` aesthetic for lines was deprecated in ggplot2 3.4.0.
```

#### 8.14. DETERMINAR SI EL $\lambda$ ES SIGNIFICATIVAMENTE DIFERENTE DE 177

```
## i Please use `linewidth` instead.  
## This warning is displayed once every 8 hours.  
## Call `lifecycle::last_lifecycle_warnings()` to see where this warning was  
## generated.
```



#### 8.14 Determinar si el $\lambda$ es significativamente diferente de 1

Esa prueba es basada en la simulación de la distribución poosterior. Se calcula la distribución de los lambda's y se determina si el  $\lambda$  observado es significativamente más grande que 1.

También podemos calcular algunas estadísticas de resumen. `pincrease` es la probabilidad de que  $\lambda > 1$ .

```
RLT_0.5_summary <- summarize(RLT_0.5,  
  medianL = median(lposterior),  
  meanL = mean(lposterior),  
  lcl = quantile(lposterior, probs = 0.025),  
  ucl = quantile(lposterior, probs = 0.975),  
  pincrease = sum(lposterior > 1.)/n())  
knitr::kable(RLT_0.5_summary, digits = 2)
```

| medianL | meanL | lcl  | ucl  | pincrease |
|---------|-------|------|------|-----------|
| 0.96    | 0.96  | 0.87 | 1.04 | 0.15      |

}

## Chapter 9

# Crecimiento Poblacional

Por: Tamara

### 9.1 Introducción al crecimiento poblacional

Ahora el primer paso es explicar a que ....

- Crecimiento intrínseco
  - Estimado de intervalos de confianza de  $\lambda$

### 9.2 Métodos





## Chapter 10

# Estimación de Parametros

10.1 Por: Mariana y Paola

10.2 En este capitulo se cubrirá varios estimación de parametros.

10.2.1 Condición basica de las matrices de transición

10.3 Librerías de R requeridas para el análisis

```
library(popdemo)
library(popbio)
library(ggplot2)
library(dplyr)
library(scales)
```

---

```
#Capturar los datos de la matriz para L. rubripetala (Tremblay et al. 2015)
Lr1 <- matrix(c(0.4324, 0,      0,      0.15,
                0.3784, 0.8459, 0,      0,
                0,      0.0034, 0.7954, 0.2300,
                0,      0.0890, 0.1841, 0.7510), byrow=TRUE, ncol=4)

#Capturar las categorias de estado
```

```
estadios <- c("PL", "J", "NR", "AR")
colnames(Lr1) <- rownames(Lr1) <- estadios

#Obtener la matriz L. rubripetala
Lr1 <- matrix(Lr1[1:4, ], nrow = 4, dimnames = list(estadios, estadios))
Lr1
```

```
##          PL          J          NR          AR
## PL 0.4324 0.0000 0.0000 0.150
## J  0.3784 0.8459 0.0000 0.000
## NR 0.0000 0.0034 0.7954 0.230
## AR 0.0000 0.0890 0.1841 0.751
```

*Paso 2: Comprobar que se cumplan los supuestos de la matriz de estudio.*

Previo al análisis de dinámica transitoria se debe comprobar que la matriz de transición poblacional sea: a) *Cuadrada*, que tiene igual número de filas que de columnas, b) *No negativa*, que todos sus elementos son positivos, por lo que son iguales o mayores a 0.000; c) *Ergódica*, que el crecimiento asintótico es independiente de la estructura poblacional al inicio del estudio; d) *Irreducible*, que los elementos de la matriz de análisis y, por lo tanto, los nodos de la gráfica del ciclo de vida, estén fuertemente conectados, tengan una ruta y desde cualquiera de las etapas pueda llegar a todas las otras formando un ciclo; e) *Primitiva*, que el resultado de elevar a altas potencias una matriz irreducible positiva (i.e. sin elementos negativos) único y tenga un sólo valor positivo (i.e. tasa de crecimiento poblacional). Para más información sobre estas condiciones revisar: (?).

Para evaluar si la matriz es cuadrada, no negativa, ergódica, primitiva e irreducible se usan las siguientes funciones de R: *dim*, *isErgodic*, *isPrimitive* y *isIrreducible* respectivamente. A través del comando *positiv* se determinó si todos los elementos de la matriz son positivos, por lo tanto, iguales o mayores a 0.000. A continuación se comprueba si la matriz de *L. rubripetala* cumple con estas condiciones o supuestos.

## 10.4 PASO 2: CONDICIONES QUE DEBE CUMPLIR LA MATRIZ DE ESTUDIO

```
# a) Dimensión de la matriz (filas x columnas): los valores deben ser iguales
dimension <- dim(Lr1)

# b) No negativa
positiv <- all(Lr1 >= 0)
```

#### 10.4. PASO 2: CONDICIONES QUE DEBE CUMPLIR LA MATRIZ DE ESTUDIO83

```
# c) Ergódica
ergodica <- isErgodic(Lr1, digits=5, return.eigvec=FALSE)

# d) Irreducible
irreducible <- isIrreducible(Lr1)

# e) Primitiva
primitiva <- isPrimitive(Lr1)
```

---

*Paso 2a. Comprobación de los supuestos para las matrices de estudio.* En el siguiente cuadro se presentan los resultados que comprueban que la matriz de *L. rubripetala* cumple con los supuestos establecidos para el análisis. Se comprueba que la matriz es cuadrada al tener 4 renglones y 4 columnas; asimismo, cumple con ser no negativa, ergódica, irreducible y primitiva al ser “TRUE” el resultado en los cuatro casos.

```
## [1] 4 4
```

```
## [1] TRUE
```

```
## [1] TRUE
```

```
## [1] TRUE
```

```
## [1] TRUE
```

---

*Paso 3: Análisis demográfico básico.*

En el análisis de dinámica transitoria necesitamos conocer cómo se comporta una población en el largo plazo, por lo que se proyecta el crecimiento poblacional de tipo asintótico para la matriz de la población seleccionada. Entonces, a partir de la matriz de proyección poblacional y el correspondiente vector de la estructura poblacional observada al inicio del estudio de *L. rubripetala*, calcularemos la tasa de crecimiento poblacional (i.e.  $\lambda$ , de ahora en adelante  $\lambda$ -max), la estructura poblacional estable ( $w$ , de ahora en adelante  $w$ -max) y el valor reproductivo ( $v$ ), así como las matrices de sensibilidad y elasticidad. Con este fin, usaremos el procedimiento de la *Sección X*, desarrollado en el programa *pobio* de *R*.

---

### 10.4.1 Análisis de convergencia y “Damping Ratio”

Además de esta información se estimarán dos nuevos índices: el tiempo de convergencia (*convergence-time*) y el índice de amortiguamiento (*damping-ratio*). El primero indica el tiempo esperado en que una población alcanza la estructura estable de una población con un crecimiento asintótico, mientras que el segundo es una medida de que tan rápido (ciclos en tiempo de la matriz; meses, años) para que converja una población a la estructura estable (Caswell, 2001). Ese último se calcula dividiendo el valor propio dominante (el *eigenvalue*) con el segundo valor dominante (la parte real), por consecuencia es una medida de cuán rápido la población regresa a su estructura poblacional estable después de un disturbio, más grande el índice de *damping ratio* más rápido converge a la estructura estable (?). Nota que el *damping ratio* es un índice sin unidades y es independiente de la estructura original de la población (el vector de tamaño de muestra de cada etapa).

Los siguientes índices son una medida basada en el tiempo de las transiciones si bien, la mayoría de los datos de los estudios poblacionales han sido colectados para un periodo de tiempo anual (Crone et al. 2011), es importante recordar que algunos han sido colectados mensual, bimensualmente, por estación o de forma bianual, dependiendo del ciclo de vida de la especie de estudio. En el caso de *L. rubripetala* los datos fueron colectados mensualmente, debido a la producción constante de estructuras reproductivas a lo largo del año (?).

– PASO 3: ANÁLISIS DEMOGRÁFICO BÁSICO: PROYECCIÓN DE LA POBLACIÓN –

## 10.5 Análisis asintótico (i.e. largo plazo) del crecimiento poblacional de *L. rubripetala*.

```
# PARÁMETROS POBLACIONALES
# Tasa de crecimiento poblacional
lambda <- lambda(Lr1)

# Estructura estable de estados
Wmax <- stable.stage(Lr1)

# Valor reproductivo
v <- reproductive.value(Lr1) # Este no se habla en el texto

# Matriz de elasticidad
elasticidad <- round(elas(Lr1), digit = 3)
```

```
# Relación de amortiguamiento
dampingratio <- dr(Lr1, return.time = TRUE, x = 10)

# Tiempo de convergencia
n0 <- c(0, 46, 38, 82) # la estructura de la población inicial
tconvergencia <- convt(Lr1, accuracy = 1e-3, vector = n0)
```

---

#### 10.5.0.1 Ergodicidad

#### 10.5.0.2 Irreducible

#### 10.5.0.3 Matriz Primitiva

---

## 10.6 Estructura estable

La estructura estable de edades/etapas es un índice de la distribución proporcional de la poblacional que se espera que esta población alcance en el largo plazo. En el caso de *Lepanthes rubripetala* se espera que la población alcance una estructura estable de 0.088, 0.206, 0.369 y 0.337 para las categorías de plántulas, juveniles, adultos no reproductivos y adultos reproductivos, respectivamente. Esta estructura asume que el crecimiento poblacional  $\lambda$  sigue igual y constante en el tiempo. Para una especie alcanzar una estructura estable, el ambiente debería ser constante y sin cambios, lo cual es raramente el caso en la naturaleza. Esto asume que el periodo de muestreo y las condiciones abiótica y bióticas son típica y constante. En un análisis de revisión de literatura Williams et al (?) encontraron que más del 80% de las poblaciones no cumplía con la condición de estructura estable. En adición observaron que mayor desviación se observaba en poblaciones con tiempo de generación largas y matriz grandes ( $n \times n$ ).

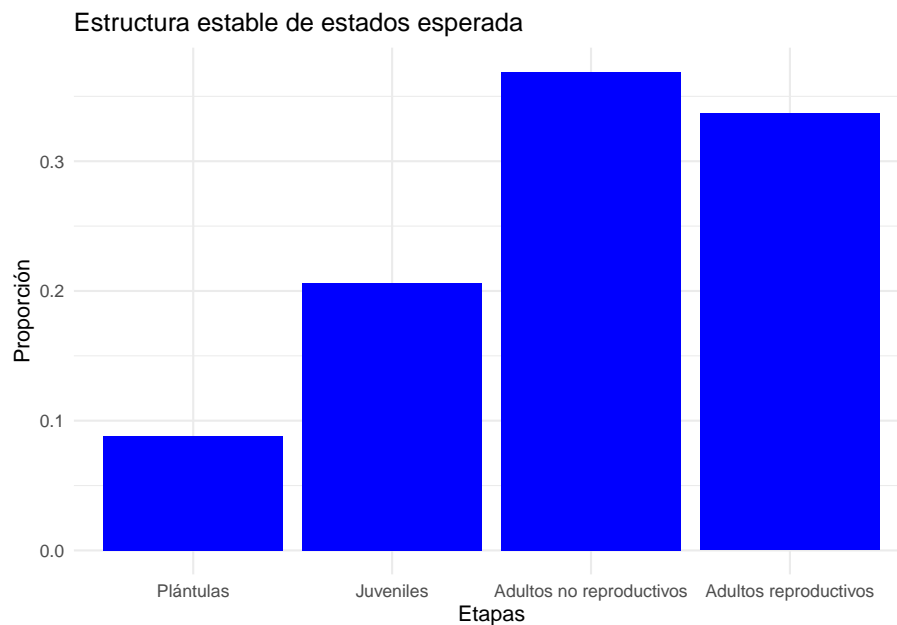
```
#Estructura estable de estados
Wmax <- stable.stage(Lr1)
Wmax
```

```
##          PL          J          NR          AR
## 0.08789851 0.20619682 0.36907404 0.33683063
```

Uno puede visualizar la estructura de la población usando el código siguiente.

```
Wdf=data.frame(Wmax)
Wdf$Categorias=c("Plántulas","Juveniles","Adultos no reproductivos","Adultos reproductivos")
Wdf$Categorias=factor(Wdf$Categorias, levels=c("Plántulas","Juveniles","Adultos no reproductivos","Adultos reproductivos"))
library(ggplot2)

ggplot(Wdf, aes(y=Wmax, x=Categorias)) +
  geom_bar(stat="identity", fill="blue") +
  labs(title="Estructura estable de estados esperada", x="Etapas", y="Proporción") +
  theme_minimal()
```



### 10.6.1 Damping Ratio

## 10.7 Análisis de Amortiguamiento/Damping Ratio

El análisis de amortiguamiento es un índice de la rapidez con la que una población converge a su estructura estable después de un disturbio (?). El índice de amortiguamiento  $d > 0$ , y más grande el índice de amortiguamiento más rápido la población converge a la estructura estable. Se ha demostrado que

hay una relación entre el índice de amortiguamiento y tiempo de generación de una especie (?). El tiempo de amortiguamiento se calcula  $\tau = 1/d$ . Usando la función *dr* del paquete **popbio**, en el caso de *Lepanthes rubripetala* se espera estima que el índice de amortiguamiento es 1.2 y que la población converga a su estructura estable en 12 meses, ya que los datos fueron recolectado y analizado mensualmente. Si los datos hubiese sido recolectado una vez al año entonces la población converga a su estructura estable en 12 años. Un supuesto importante es que la tasa de crecimiento intrínseca es igual para todos los periodos subsiguientes.

```
#Relación de amortiguamiento
dampingratio <- dr(Lr1, return.time=TRUE)
dampingratio
```

```
## $dr
## [1] 1.210702
##
## $t
## [1] 12.04278
```

---

## 10.8 Análisis de Convergencia

El tiempo de convergencia puede ser calculado a base de la cantidad de individuos en las diferentes etapas o edades. El tiempo de convergencia es el tiempo esperado en que una población alcanza la estructura estable. En el caso de *Lepanthes rubripetala* se espera que la población alcance la estructura estable en 25 meses si se comienza con una población sesgada de solamente plántulas (n=1000) y ninguno en las etapas subsiguientes.

```
# Tiempo de convergencia
n = c(1000, 0, 0, 0)
tconvergencia <- convt(Lr1, accuracy = 1e-3, vector = n)
tconvergencia
```

```
## [1] 25
```

Si comenzamos con una población mucho más cerca a la estructura estable, podemos calcular el tiempo de convergencia. Digamos que se comienza con una población de 8, 20, 27 34 individuos en las etapas plantulas, juveniles, adultos no reproductivos y adultos reproductivos, respectivamente. En este caso se

espera que la población alcance la estructura estable en 6 meses. En este caso vemos que el tiempo de convergencia es mucho más corto que si se comienza con una población sesgada de solamente plántulas. Es acercamiento puede ser útil cuando se hace trabajo de conservación, por ejemplo se establece una nueva población con  $x$  cantidades de individuos en cada etapa.

```
n2 = c(8, 20, 27, 34)
tconvergencia <- convt(Lr1, accuracy = 1e-3, vector = n2)
tconvergencia
```

```
## [1] 6
```

---

## 10.9 Valores reproductivos

El valor reproductivo  $v$  es un índice de la contribución de cada categoría de edad/estado a la tasa de crecimiento poblacional. En el caso de *Lepanthes rubripetala* se espera que la categoría de adultos reproductivos contribuya más a la tasa de crecimiento poblacional, seguido por la categoría de adultos no reproductivos, juveniles y plántulas. Los valores en la lista de  $v$  se compara con la primera edad/estado y siempre la primera etapa/estado tiene un valor de 1.000. Por consecuencia un individuo de la 4ta etapa (adulto reproductivo) tiene un potencial de dejar 2.7 individuos al comparar que una plantula tiene solamente tiene un valor de 1.0. La diferencia es que los individuos pequeños tienen que sobrevivir y llegar a las etapas mayores para contribuir a la tasa de crecimiento poblacional.

```
valor_repro=reproductive.value(Lr1)
valor_repro
```

```
##          PL          J          NR          AR
## 1.000000 1.519043 2.316113 2.664676
```



# Chapter 11

## Elasticidad

Autores: “Mariana Hernández Apolinar y Paola Portillo Tzompa”

### 11.1 Qué es la Elasticidad

El concepto de elasticidad en biología es un método orientado a evaluar el cambio proporcional en una variable en respuesta a un cambio proporcional en otra variable. En términos de matrices de transición, la elasticidad es una medida de la sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional a cambios. En otra palabra si uno cambia uno de los parámetros de la matriz de transición, la elasticidad mide cuánto cambiaría la tasa de crecimiento poblacional (ref). En biología, la elasticidad es una herramienta para entender la importancia de cada etapa de la historia de vida sobre la tasa de crecimiento poblacional ya que permite identificar las etapas que más contribuyen a la tasa de crecimiento poblacional con menor cambios. Esa herramienta es muy útil para la conservación de especies y para la gestión de recursos naturales por que en parte nos indica cuan sensitiva esta el crecimiento poblacional cuando se cambia los parámetros de la historia de vida (las transiciones, supervivencia y fecundidad) de una especie

El concepto de elasticidad se puede aplicar en muchas diferentes áreas, tanto biológicos, matemáticos, estudios sociales, financieros y económicos (ref). Por ejemplo en economía Alfred Marshall fue uno de los primeros en usar el concepto de elasticidad para entender la relación entre la oferta y la demanda de un producto donde el uso el termino de “responsiveness” para describir la elasticidad en el libro *The Economics of Industry* publicado en 1879. En biología un ejemplo clásico de elasticidad ....

## 11.2 Librerías de R requeridas para el análisis

```
library(popdemo)
library(popbio)
library(ggplot2)
library(dplyr)
library(scales)
```

---

```
#Capturar los datos de la matriz para L. rubripetala (Tremblay et al. 2015)
Lr1 <- matrix(c(0.4324, 0,      0,      0.15,
                0.3784, 0.8459, 0,      0,
                0,      0.0034, 0.7954, 0.2300,
                0,      0.0890, 0.1841, 0.7510), byrow=TRUE, ncol=4)

#Capturar las categorias de estado
estadios <- c("PL", "J", "NR", "AR")
colnames(Lr1) <- rownames(Lr1) <- estadios

#Obtener la matriz L. rubripetala
Lr1 <- matrix(Lr1[1:4, ], nrow = 4, dimnames = list(estadios, estadios))
Lr1
```

```
##      PL      J      NR      AR
## PL 0.4324 0.0000 0.0000 0.150
## J  0.3784 0.8459 0.0000 0.000
## NR 0.0000 0.0034 0.7954 0.230
## AR 0.0000 0.0890 0.1841 0.751
```

## 11.3 Cómo se interpreta la elasticidad

## 11.4 Cómo se calcula la elasticidad

## 11.5 Análisis de elasticidad

La elasticidad es un índice de la sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional a los cambios en las tasas de supervivencia, crecimiento y reproducción

de cada categoría de edad/estado. La suma de todas las proporciones es 1.0, por consecuencia uno puede comparar el efecto de cambios proporcional en cada parámetro y evaluar su impacto. En el caso de *Lepanthes rubripetala* se espera que la tasa de crecimiento poblacional sea más sensible a los cambios en la supervivencia de los etapas 3 y 4 ya que tienen una elasticidad de 0.313 y 0.311 respectivamente. Si sumamos el componente de supervivencia (la diagonal) de la matriz de transición poblacional, la suma es  $(0.018 + 0.122 + 0.313 + 0.311) = 0.764$ . Por consecuencia, las etapas de supervivencia de los individuos contribuyen a 76.4% y son las etapas más sensitivas a los cambios demográficos. Al comparar si uno fuese a hacer un cambio proporcional en la reproducción (los adultos que dejan plántulas) tendría un impacto mucho más pequeño, solamente de 2.3%.

Los análisis de elasticidad pueden ser usado para evaluar que etapas que pudiese ayudar en enfocar las alternativas de manejo para cambiar la tasa de crecimiento poblacional. Por ejemplo si es una especie en peligro de extinción, uno puede enfocar los trabajos de manejo de la especie en mejorar la supervivencia de los individuos de las etapas más sensitivas. Al contrario si es una especie invasora, uno puede enfocar los trabajos de manejo en reducir la supervivencia de las etapas más sensitivas. En este caso seria reducir la supervivencia de los adultos reproductivos y no reproductivos. Enfocando en las etapas más sensitivas es una forma de maximizar el impacto de los trabajos de manejo con menos recursos. Naturalmente se asume que el manejo de estas etapas es posible, por ejemplo si la elasticidad es alta en una de las transiciones, por ejemplo juvenil a adultos, pero no se conoce cual son las variables ambientales que impacta esa transiciones no se puede hacer un manejo efectivo.

```
#Matriz de elasticidad
elasticidad <- round(elas(Lr1),digit=3)
elasticidad
```

```
##      PL      J      NR      AR
## PL 0.018 0.000 0.000 0.023
## J  0.023 0.122 0.000 0.000
## NR 0.000 0.001 0.313 0.083
## AR 0.000 0.023 0.083 0.311
```

## 11.6 Limitaciones



## Chapter 12

# Dinámica transitoria (Transient dynamics)

Autores: “Mariana Hernández Apolinar y Paola Portillo Tzompa”

### 12.1 Dinámica poblacional de largo y corto plazo

Los modelos de proyección poblacional (MPP), previamente vistos en la *Sección XX*, son los más utilizados para proyectar la razón de crecimiento de una población después de varios años (i.e. largo plazo) asumiendo que la razón de muertes, la reproducción y el crecimiento de los individuos en las distintas categorías de la población (i.e. tasas vitales) no varían en el tiempo debido a la presencia de condiciones ambientales constantes (Caswell, 2001; Crone et al. 2011; Koons et al. 2021). Al mantenerse constantes estas variables en el largo plazo (i.e. deterministas), la población incrementará o decrecerá a una velocidad constante y no cambiará la proporción de individuos por categoría de tamaño/estado (i.e. comportamiento asintótico), [?; Caswell, 2001). Sin embargo, en la naturaleza estas variables distan de ser constantes (i.e. deterministas), debido a que las poblaciones experimentan recursos limitados (v.g. alimento, sitios de refugio), ambientes heterogéneos y cambiantes que perturban las poblaciones (v.g. deforestación, sequía, huracanes, enfermedades, etc), afectando su dinámica y sugiriendo que la tasa de crecimiento de largo plazo no es un buen predictor de los cambios que enfrentan dichas las poblaciones (?). De ahí que, se hayan desarrollado modelos que integran dicha variación y que permiten hacer proyecciones más realistas sobre la dinámica poblacional de la especie de estudio, tal es el caso de los modelos de crecimiento estocástico y los análisis de dinámica transitoria.

En particular, los modelos de dinámica transitoria surgen como una alternativa para analizar la dinámica de una población en el corto plazo, cuando se presenta un evento de perturbación repentino que afecta la abundancia de individuos en una o varias de las categorías de poblacional (i.e. cambios en el modelo) o que la estructura de la población varía en tiempo. El análisis no asume cambios en las entradas de la matriz de transición (i.e. condiciones constantes; Vindenness et al. 2021). De esta forma, en este análisis se evalúa la respuesta inmediata de la población; es decir, antes de alcanzar la estructura estable de estadios/edades y de crecer a una tasa constante (Bierzichudek, 1999; Koons et al. 2021, Stott et al. 2010). Esta respuesta de corto plazo es pasajera o temporal y resulta de suponer que la estructura inicial de la población es inestable; de ahí, el nombre de “dinámica transitoria”. Bajo este supuesto, es importante saber qué tanto influye dicha estructura inicial inestable en la dinámica poblacional temporal de corto plazo (Koon et al. 2021). Esta respuesta se determina a través de las discrepancias o diferencias que hay entre la estructura inicial (i.e. corto plazo) y la estructura estable (i.e. largo plazo) de la población analizada (?).

A partir de lo anterior, es evidente que los dos acercamiento para evaluar la dinámica poblacional usando el método tradicional o de de dinámica transitoria abordan distintos aspectos de la dinámica poblacional de una especie y, por lo tanto, hacen uso de ecuaciones distintas en su análisis (Koons et al. 2021). A continuación se listan la serie de pasos a seguir para facilitar y asimilar el desarrollo del complejo análisis de la dinámica transitoria. Este análisis fue planteado por Stott y colaboradores (???) y se lleva a cabo en el Programa de estadística *R*.

\*\*\*

### *Paso 1. Matriz de transición y estructura poblacional inicial.*

En primer lugar se debe contar con una matriz de proyección poblacional y su correspondiente vector de la estructura poblacional observada al inicio del estudio. A lo largo del desarrollo del análisis en el presente Capítulo se usarán los datos obtenidos por Tremblay et al. (?) y Schödelbauerová et al. (?) para la orquídea epífita *Lepanthes rubripetala*; en específico usaremos los datos de la población 1. En esta especie, los individuos se clasificaron en cuatro categorías de estado: plántula (PL), juvenil (J), adulto no reproductivo (NR) y adulto reproductivo (AR). Esta última categoría florece a largo de todo el año, por lo que el seguimiento de la población fue mensual (??).

En primer lugar se debe contar con una matriz de proyección poblacional y su vector correspondiente de la estructura poblacional observada al inicio del estudio. En este caso se usarán los datos obtenidos para *Lepanthes rubripetala* por Tremblay y colaboradores (??).

A continuación incorporamos la información de nuestra matriz y la abundancia de individuos por categoría observada al inicio de nuestro estudio. Las función *matrix* de *R* fue usada para construir la matriz y *n0* se fue usado para nombrar el vector de la estructura inicial obseada. Cabe señalar que se, a lo largo del

análisis de dinámica transitoria se usan cinco paquetes de *R* (*popdemo*, *popbio*, *ggplot2*, *dplyr*, *scales*), por lo que se cargan desde un principio.

---

## 12.2 PROYECTO DE DINAMICA TRANSITORIA O DE CORTO PLAZO

### 12.2.1 PART I: DINÁMICA POBLACIONAL DE LARGO PLAZO

Éste es un análisis de dinámica transitoria para *Lepanthes rubripetala* (Población 1), cuyo ciclo de vida fue dividido en cuatro clases de estado:

- PL = plántula,
- J = juvenil,
- NR = adultos no reproductivos,
- AR = adultos reproductivos.

---

## 12.3 Librerías de R requeridas para el análisis

```
library(popdemo)
library(popbio)
library(ggplot2)
library(dplyr)
library(scales)
```

---

### 12.3.1 PASO 1. MATRIZ DE PROYECCIÓN POBLACIONAL y ESTRUCTURA POBLACIONAL INICIAL $t_0$

```
#Capturar los datos de la matriz para L. rubripetala (Tremblay et al. 2015)
Lr1 <- matrix(c(0.4324, 0,      0,      0.15,
                0.3784, 0.8459, 0,      0,
                0,      0.0034, 0.7954, 0.2300,
                0,      0.0890, 0.1841, 0.7510), byrow=TRUE, ncol=4)

#Capturar las categorias de estado
estadios <- c("PL", "J", "NR", "AR")
colnames(Lr1) <- rownames(Lr1) <- estadios

#Obtener la matriz L. rubripetala
Lr1 <- matrix(Lr1[1:4, ], nrow = 4, dimnames = list(estadios, estadios))
Lr1
```

```
##          PL          J          NR          AR
## PL 0.4324 0.0000 0.0000 0.150
## J  0.3784 0.8459 0.0000 0.000
## NR 0.0000 0.0034 0.7954 0.230
## AR 0.0000 0.0890 0.1841 0.751
```

```
# Capturar y obtener el vector inicial (datos de campo) de clases de estado población
n0 <- c(0, 46, 38, 82)
n0
```

```
## [1]  0 46 38 82
```

```
***
```

### 12.3.1.1 Capturar y obtener el vector inicial (datos de campo) de clases de estado población 1

*Paso 1a. Matriz de transición y estructura poblacional inicial.* En el siguiente cuadro se comprueba que la matriz de la estructura poblacional inicial de *L. rubripetala* haya sido incorporada sin errores. La primera formada por 4 renglones y 4 columnas y la segunda por 4 elementos, que indican el número de individuos encontrados en el estado de plántula (0), juvenil (46), adulto no reproductivo (38) y adulto reproductivo (82) (??).

```
##          PL          J          NR          AR
## PL 0.4324 0.0000 0.0000 0.150
## J  0.3784 0.8459 0.0000 0.000
## NR 0.0000 0.0034 0.7954 0.230
## AR 0.0000 0.0890 0.1841 0.751
```



```
## [1] 0 46 38 82
```

```
***
```

### 12.3.2 Crecimiento asintótico

La definición del crecimiento asintótico de la población *lambda* se basa en la tasa de crecimiento poblacional cuando la población este a su nivel estable de estructura de edades/estados. Por consecuencia se asume que la población llegue o este a un nivel estructura de edades/estados estable. Para la población de *Lepanthes rubripetala* se obtiene una tasa de crecimiento poblacional de 1.007, lo que indica que la población crece a una tasa constante de 1.007 entre  $t_0$  y  $t_1$ . Entonces si la población tuviese 1000 individuos en promedio hubiese 7 individuos más en  $t_1$  o sea el siguiente mes. Nota que las poblaciones de *Lepanthes* nunca son tan grandes (?), pero es un ejemplo para ilustrar el concepto.

*#Análisis asintótico (i.e. largo plazo) del crecimiento poblacional de L. rubripetala*  
*#La orquídea florece todo el año, por lo que el seguimiento de la población fue mensual.*

```
#PARÁMETROS POBLACIONALES
##lambda: Tasa de crecimiento poblacional
```

```
lambda <-lambda(Lr1)
lambda
```

```
## [1] 1.007206
```

## 12.4 Dinámica transitoria

En la dinámica transitoria o de corto plazo, Stott y colaboradores (2010, 2012) incorporaron la estocasticidad demográfica para analizar el cambio de la estructura poblacional debido a una perturbación de origen biótico, abiótico o antropogénico (i.e. cambios en la estructura inicial observada). Este tipo de estocasticidad se refiere a la sobrevivencia y reproducción en número entero y finito; es decir, un individuo sobrevive o no, lo cual se representa con 1 ó 0, al igual que puede reproducirse (1) o no (0). La incorporación de esta característica en los individuos genera una variación no cíclica ni predecible en la respuesta de los individuos de una población.

En el análisis transitorio, el modelo sesgado por etapas (i.e. categorías) es el procedimiento que se usa para evaluar la perturbación de la estructura inicial. La perturbación o sesgo en la estructura inicial se evalúa modificando la proporción

de individuos presentes en alguna categoría de la estructura poblacional. Cabe señalar que estas modificaciones representan distintos escenarios o simulaciones que ocurren o pueden ocurrir en nuestra población de estudio.

Por ejemplo, la estructura inicial en la población 1 de *Lepanthes rubripetala* fue la siguiente: (0,46,38,82). En este caso, al modificar la proporción de individuos presente en una, dos o en todas las categorías de la población se simuló el cambio en la dinámica en el corto plazo; es decir, en un momento previo a que se alcance el crecimiento estable o de largo plazo. En *Lepanthes rubripetala* se hicieron cinco simulaciones o escenarios al suponer las siguientes proporciones de individuos por categoría (Tremblay et al, 2015):

1. Límite inferior: (1,0,0,0), los individuos de la población se contran en la categoría de plántulas (Lower bound).
2. Inicio I: (0.15, 0.35, 0.30, 0.20), mayor proporción de individuos en las categorías juvenil y adulto no reproductivo.
3. Estructura estable de la población: los individuos de la población tienen una abundancia de acuerdo con  $w_{max}$ .
4. Inicio II: (0.4, 0.2,0.2, 0.2), mayor proporción de plántulas y una proporción similar en las categorías juvenil, adulto no reproductivo y adulto reproductivo.
5. Límite superior: (0,0,0,1), los individuos de la población se contran en la categoría de adulto reproductivo.

*Dinámica poblacional absoluta.* Como consecuencia de las perturbaciones o escenarios existen cambios en el crecimiento poblacional, los cuales son evidentes si se grafican. Un aspecto a considerar es que, la gráfica que se genera incluye la influencia de la dinámica trasitoria y asintótica, por lo que se le denomina dinámica poblacional absoluta (Fig. 2A de Tremblay y colaboradores, 2015).

#### ##PASO 4. DINÁMICA POBLACIONAL ABSOLUTA.

*#Se proyecta el crecimiento poblacional ante cambios en la estructura inicial debidos a la perturbación (5 escenarios). Esta gráfica incluye la influencia de la dinámica trasitoria y asintótica, por lo que se le denomina dinámica poblacional absoluta. Proyección a 50 meses.*

*#Definir los márgenes*

```
par(mfrow = c(1, 1))
par(mar = c(3, 3, 3, 3))
```

*#Librerías de R requeridas para el análisis*

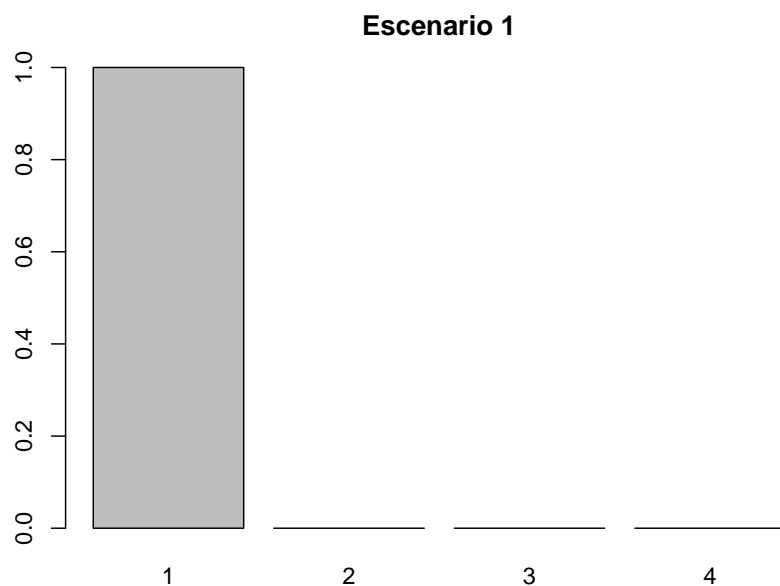
```
library(popdemo)
library(popbio)
library(ggplot2)
library(dplyr)
```

```
library(scales)

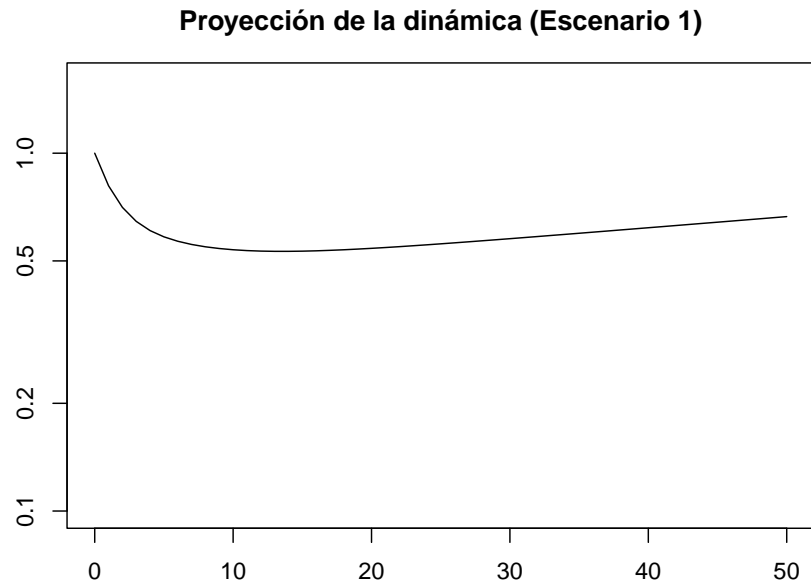
#Vector original
nLr0 <- c(0, 46, 38, 82)
#Escenario 1. Límite inferior
nLr1 <- c(166, 0, 0, 0)
#Proporción de individuos por categoría
nLr1 <- nLr1/sum(nLr1)
nLr1
```

```
## [1] 1 0 0 0
```

```
#Gráfica de barras del escenario 1
barplot(nLr1, names.arg = 1:4)
title(main = "Escenario 1", xlab = "Categoría", ylab = "Proporción")
```



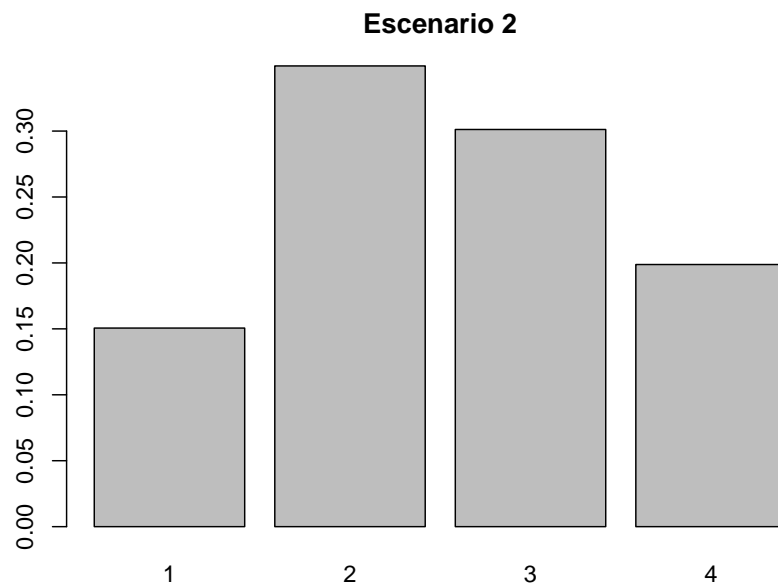
```
#Proyección de la dinámica escenario 1
pr1 <- project(Lr1, vector = nLr1, time = 50)
plot(pr1, log = "y", ylim = c(0.1, 1.6), ann = FALSE)
title(main = "Proyección de la dinámica (Escenario 1)", xlab = "Time intervals", ylab = "Populati")
```



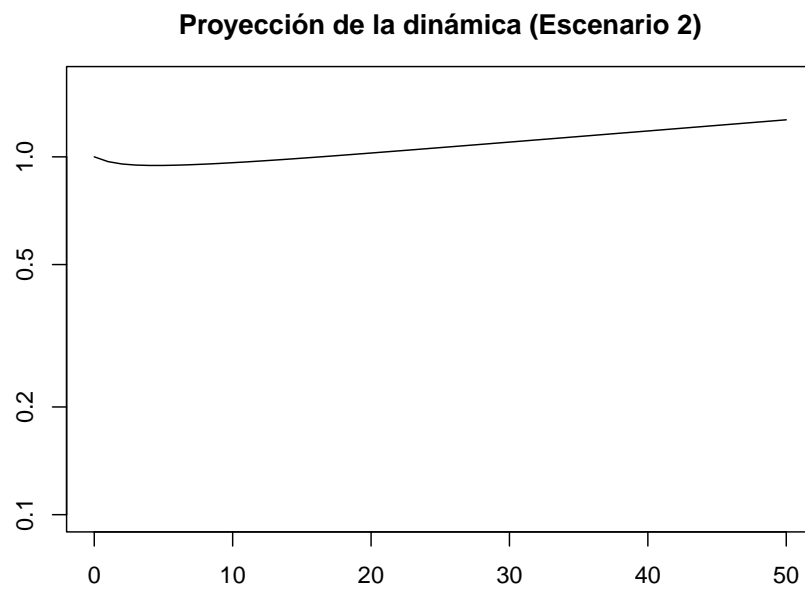
```
#Escenario 2. Inicio I
nLr2 <- c(25, 58, 50, 33)
#Proporción de individuos por categoría
nLr2 <- nLr2/sum(nLr2)
nLr2
```

```
## [1] 0.1506024 0.3493976 0.3012048 0.1987952
```

```
#Gráfica de barras del escenario 1
barplot(nLr2, names.arg = 1:4)
title( main = "Escenario 2", xlab = "Categoría", ylab = "Proporción")
```



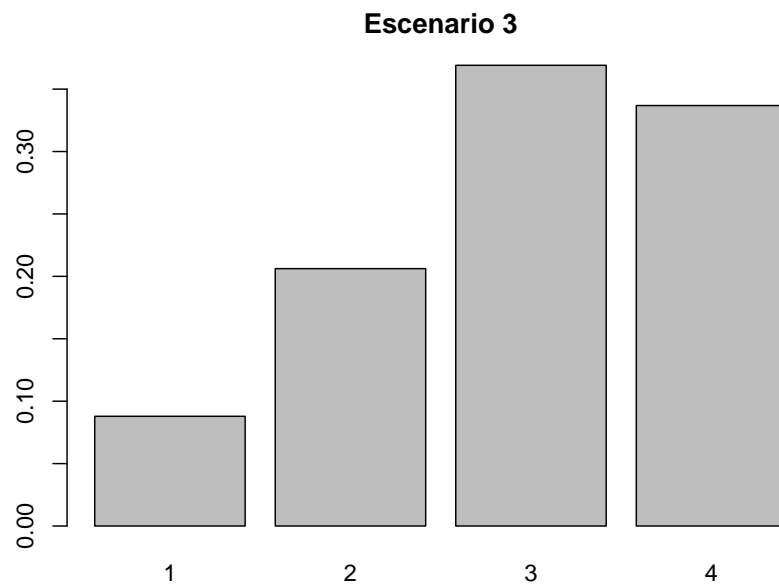
```
#Proyección de la dinámica escenario 2  
pr2 <- project(Lr1, vector = nLr2, time = 50)  
plot(pr2, log = "y", ylim = c(0.1, 1.6), ann = FALSE)  
title(main = "Proyección de la dinámica (Escenario 2)", xlab = "Time intervals", ylab = "Populati
```



```

#Escenario 3. Estructura estable
# Estructura estable de estados
Wmax <- stable.stage(Lr1)
nLr3 <- Wmax
#Gráfica de barras del escenario 3
barplot(nLr3, names.arg = 1:4)
title( main = "Escenario 3", xlab = "Categoría", ylab = "Proporción")

```



```

#Proyección de la dinámica escenario 3
Lr1st <- (Lr1/lambda)
Lr1st

```

```

##          PL          J          NR          AR
## PL 0.4293064 0.000000000 0.0000000 0.1489268
## J  0.3756927 0.839848010 0.0000000 0.0000000
## NR 0.0000000 0.003375675 0.7897093 0.2283545
## AR 0.0000000 0.088363250 0.1827829 0.7456270

```

```
eigen(Lr1st)
```

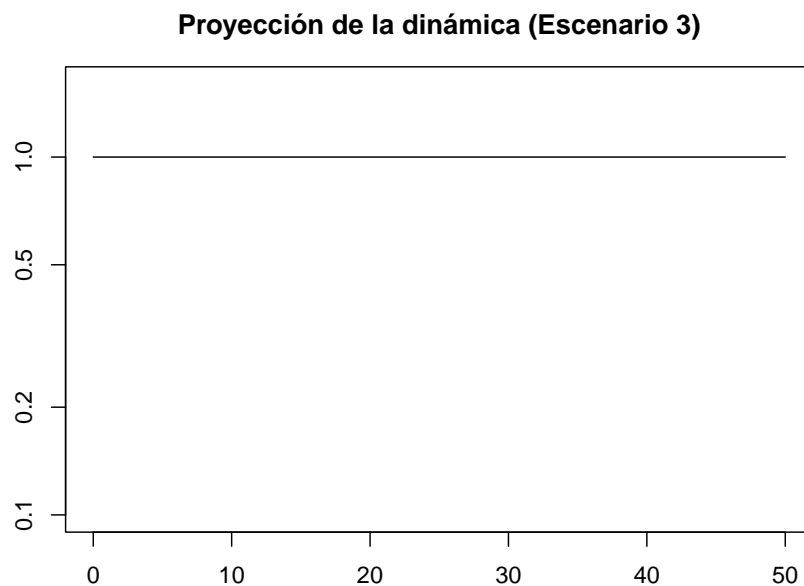
```

## eigen() decomposition
## $values
## [1] 1.0000000+0.00000000i 0.8259670+0.00000000i 0.4892619+0.06421907i

```

```
## [4] 0.4892619-0.06421907i
##
## $vectors
##           [,1]           [,2]           [,3]           [,4]
## [1,] -0.1605030+0i -0.03255031+0i -0.6050037+0.1108223i -0.6050037-0.1108223i
## [2,] -0.3765163+0i  0.88098064+0i  0.6483299+0.0000000i  0.6483299+0.0000000i
## [3,] -0.6739307+0i -0.46400142+0i  0.1712014+0.2009688i  0.1712014-0.2009688i
## [4,] -0.6150542+0i -0.08669643+0i -0.2913524-0.2162698i -0.2913524+0.2162698i
```

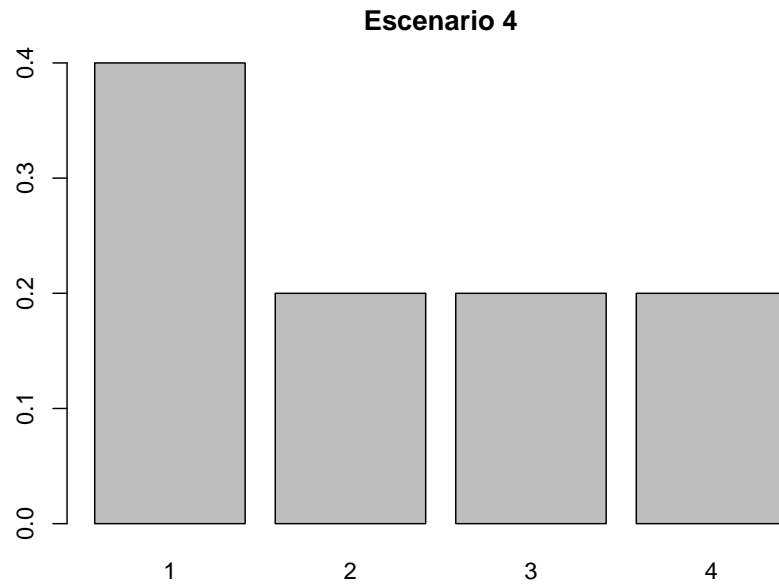
```
pr3 <- project(Lr1st, vector = Wmax, time = 50)
plot(pr3, log = "y", ylim = c(0.1, 1.6), ann = FALSE)
title(main = "Proyección de la dinámica (Escenario 3)", xlab = "Time intervals", ylab = "Populati")
```



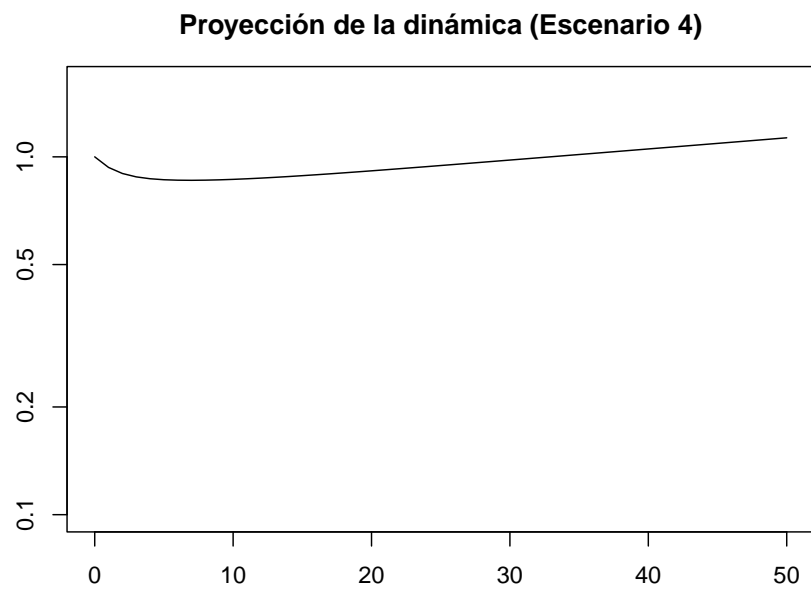
```
#Escenario 4. Inicio II
nLr4 <- c(66, 33, 33, 33)
#Proporción de individuos por categoría
nLr4 <- nLr4/sum(nLr4)
nLr4
```

```
## [1] 0.4 0.2 0.2 0.2
```

```
#Gráfica de barras del escenario 4
barplot(nLr4, names.arg = 1:4)
title( main = "Escenario 4", xlab = "Categoría", ylab = "Proporción")
```



```
#Proyección de la dinámica escenario 4
pr4 <- project(Lr1, vector = nLr4, time = 50)
plot(pr4, log = "y", ylim = c(0.1, 1.6), ann = FALSE)
title(main = "Proyección de la dinámica (Escenario 4)", xlab = "Time intervals", ylab = "Log scale")
```

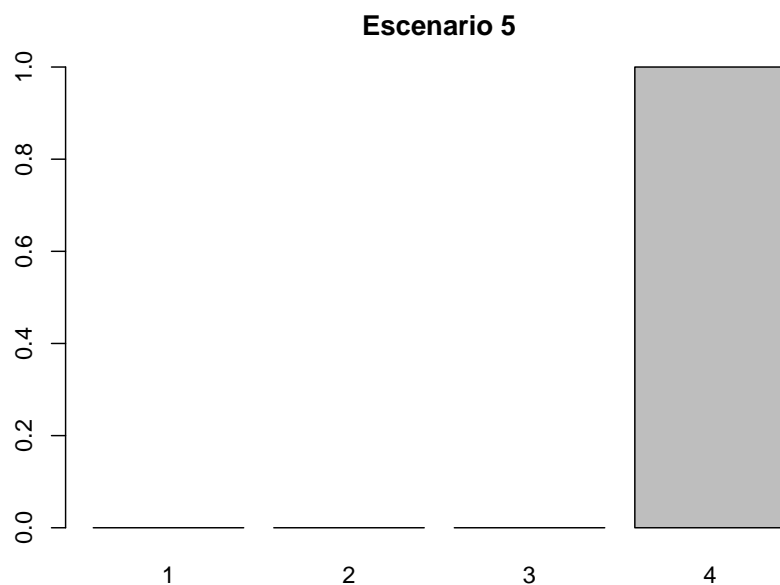




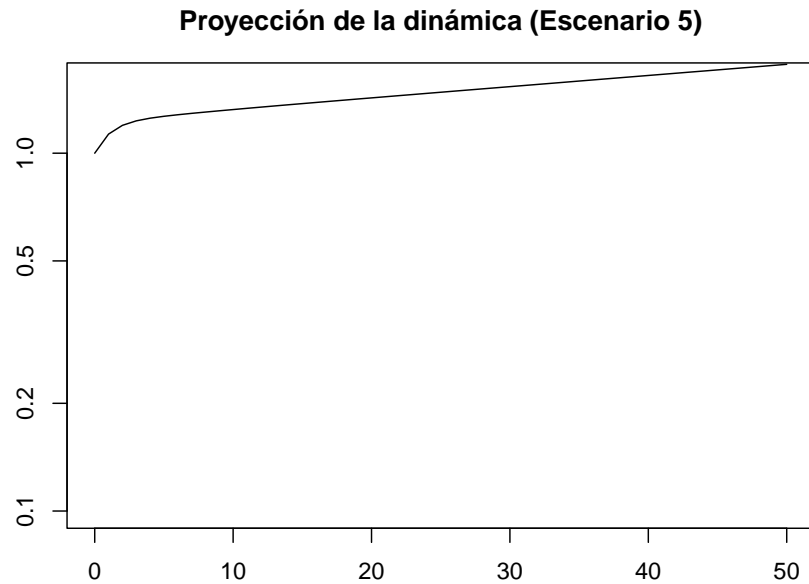
```
#Escenario 5. Límite superior
nLr5 <- c(0, 0, 0, 166)
#Proporción de individuos por categoría
nLr5 <- nLr5/sum(nLr5)
nLr5
```

```
## [1] 0 0 0 1
```

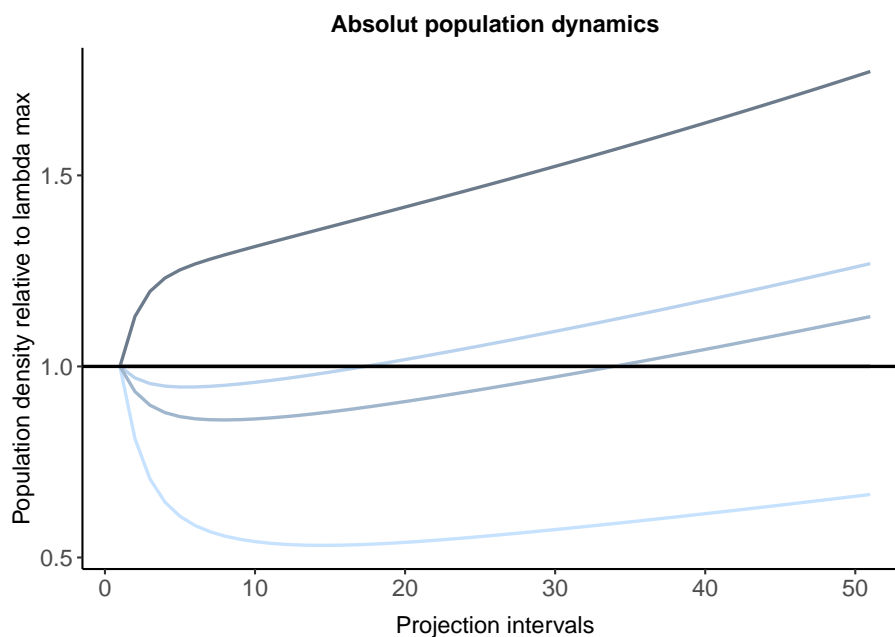
```
#Gráfica de barras del escenario 5
barplot(nLr5, names.arg = 1:4)
title( main = "Escenario 5", xlab = "Categoría", ylab = "Proporción")
```



```
#Proyección de la dinámica escenario 5
pr5 <- project(Lr1, vector = nLr5, time = 50)
plot(pr5, log = "y", ylim = c(0.1, 1.6), ann = FALSE)
title(main = "Proyección de la dinámica (Escenario 5)", xlab = "Time intervals", ylab = "Populati
```



```
#Gráfica de la dinámica absoluta
Population_density <- stack(c(as.data.frame(pr1), as.data.frame(pr2), as.data.frame(pr3)))
Population_density[, "time"] <- rep(seq(1, nrow(pr1), 1), 5)
names(Population_density) <- c("Values", "Projection", "Time")
#Population_density[, "Projection"] <- c(rep("Projection 1", len), rep("Projection 2", len))
abs.plot <- ggplot(data = Population_density) +
  theme_classic() +
  theme(panel.border = element_blank()) +
  theme(legend.position = "none") +
  geom_line(aes(x = Time, y = Values, group = Projection, colour = Projection), linewidth = 1) +
  geom_hline(yintercept = 1, linewidth = 0.8) +
  scale_colour_manual(values = c("#C6E2FF", "#B9D3EE", "black", "#9FB6CD", "#6C7B8B")) +
  theme(axis.title.x = element_text(vjust = -1, size = 12)) +
  theme(axis.title.y = element_text(vjust = 1, size = 12)) +
  theme(axis.text = element_text(size = 12)) +
  labs(title = "Absolut population dynamics", x = "Projection intervals", y = "Population density")
  theme(plot.title = element_text(hjust = 0.5, face = "bold", size = 12))
abs.plot
```



## 12.5 Dinámica transitoria estandarizada: límites

Con el fin de evaluar en el corto plazo los cambios cuantitativos en la población en respuesta a una perturbación determinada se calculan los límites de la dinámica transitoria a través Índices de transferencia y se proyecta el crecimiento de la población en el corto plazo.

## 12.6 Dinámica transitoria específica de la población.

a proyección se hace sin la influencia de la dinámica asintótica. hecho que facilita y hace equitativa la comparación entre los modelos de los distintos escenarios. Se elimina el efecto de la dinámica asintótica al estandarizar la matriz y el vector de la estructura. En el primer caso se usa el comando 'standard.A=T', lo cual supone que en el largo plazo la tasa de crecimiento poblacional tendrá un valor de 1 (unidad) -por lo que la población no crecerá ni declinará, en el segundo caso se usa el comando 'standard.vec=T', que implica que éste suma 1 (Stoot et al., 2010, 2012). DINÁMICA POBLACIONAL TRANSITORIA ESTANDARIZADA

*Índices de transferencia.* Con el fin de evaluar en el corto plazo qué cambios cuantitativos habría en la población como respuesta ante una perturbación de-

terminada, se calculan los límites de la dinámica transitoria a través de los *Índices de transferencia*, que incluyen los siguiente tres parámetros (Stoot et al. 2012):

- a) *Reactividad alta y Reactividad baja* (Upper reactivity y Lower reactivity) que representan el crecimiento o el decremento inmediato (i.e. primer intervalo de tiempo) de la población antes de alcanzar la tasa constante de crecimiento poblacional.
- b) *Máxima amplificación/Máxima atenuación* (Maximum amplification/Maximum attenuation) que indican, respectivamente, el incremento o decremento máximo futuro del crecimiento poblacional previo a alcanzar la tasa constante de crecimiento poblacional.
- c) *Inercia alta e Inercia baja* (Upper inertia y Lower inertia) que evalúan el límite más alto o el más bajo en el crecimiento de la población antes de alcanzar la tasa constante de crecimiento poblacional, respectivamente.

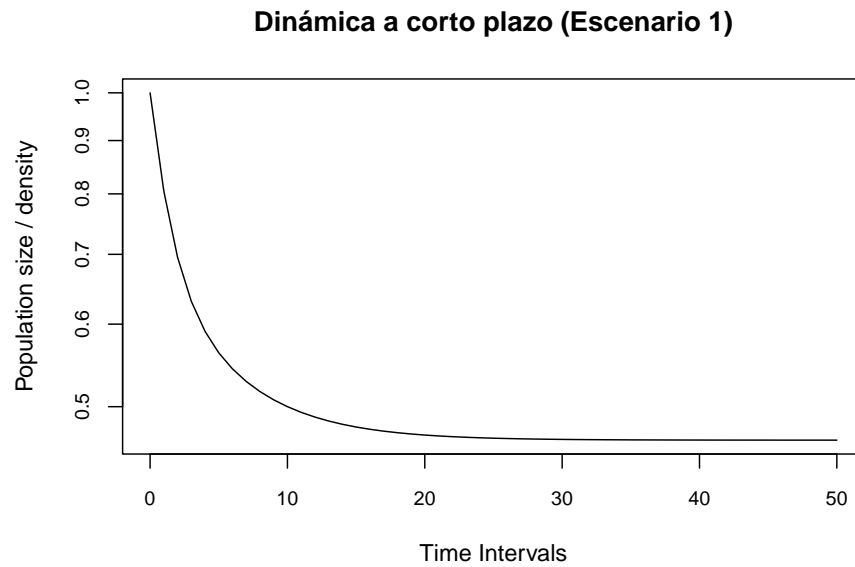
```
### PARTE II: DINÁMICA POBLACIONAL TRANSITORIA ESTANDARIZADA.
#Modelo de Dinámica transitoria específica de la población
## La dinámica de corto plazo se proyecta a partir de la matriz de transición y el vec

#Definir los margenes
library(popdemo)
library(ggplot2)

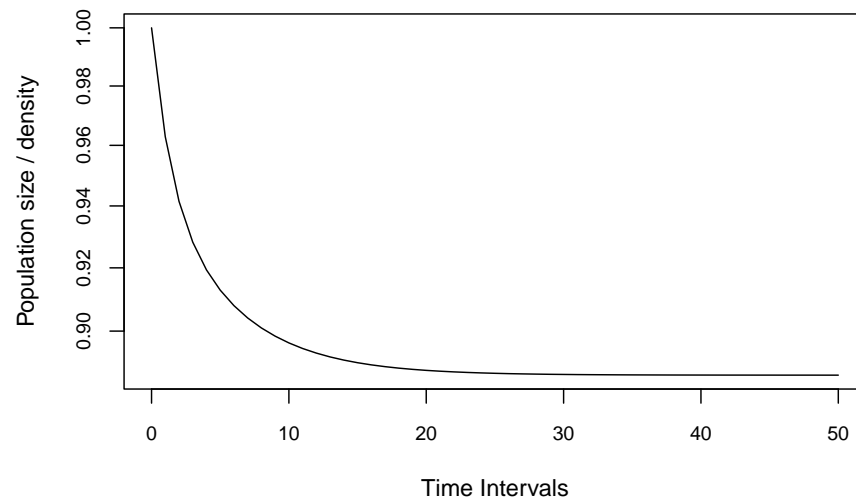
#Vector de estructura inicial: abundancia por categoría de acuerdo con el estado
n0 <- c(0, 46, 38, 82)

## 1) PROYECCIÓN DE LA DINÁMICA DE CORTO PLAZO. Con la función PROJECT se proyectar la
#cuanta la matriz de transición poblacional y el vector de la estructura.
#En esta función se elimina el efecto de la dinámica asintótica al estandarizar:
#a) la matriz usando el comando 'standard.A=T', lo cual significa que
#en el largo plazo la tasa de crecimiento poblacional tendrá
#un valor de 1 (unidad), por lo que la población no crecerá ni declinará.
#b) el vector de la estructura usando 'standard.vec=T', lo cual supone que éste suma 1
# Ambas estandarizaciones facilitan y hacen equitativa la comparación entre modelos
#con distintos tamaños poblacionales y distintas tasas de crecimiento de largo plazo.

#Gráfica de la dinámica de corto plazo por escenario. En la graficación se usa la mism
#Escenario 1: Límite inferior
pr2.1 <- project(Lr1, vector = nLr1, time = 50,
                 standard.A = T, standard.vec = T)
#Plot the amplification projection and label it
# Se atenua (decrece)
plot(pr2.1, log = "y", main = "Dinámica a corto plazo (Escenario 1)", cex.axis = 0.8)
```

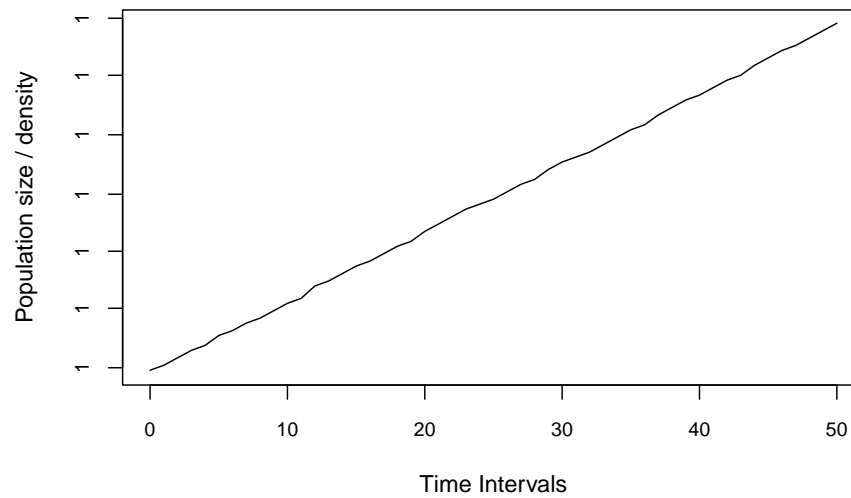


```
#Escenario 2. Inicio I
pr2.2 <- project(Lr1, vector = nLr2, time = 50,
                 standard.A = T, standard.vec = T)
#Plot the amplification projection and label it
plot(pr2.2, log = "y", main = "Dinámica a corto plazo (Escenario 2)", cex.axis = 0.8) # Se atenúa
```

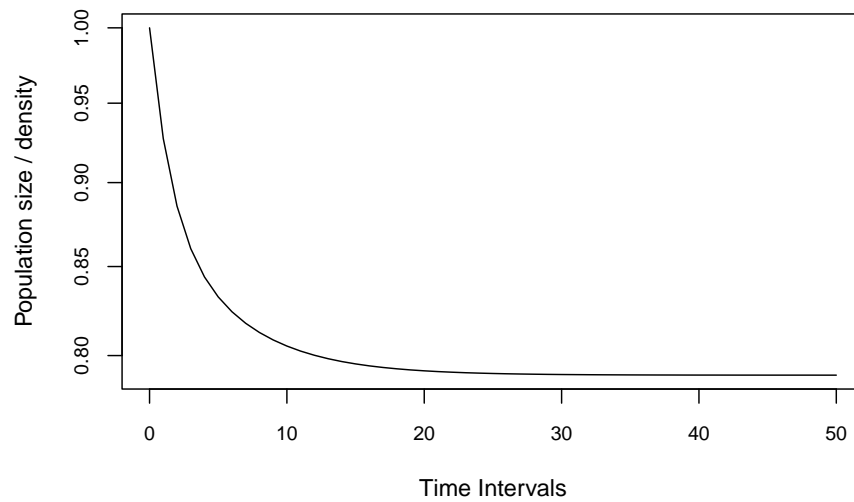
**Dinámica a corto plazo (Escenario 2)**

```
#Escenario 3. Estructura estable
pr2.3 <- project(Lr1, vector = nLr3, time = 50,
                 standard.A = T, standard.vec = T)
#Plot the amplification projection and label it
plot(pr2.3, main = "Dinámica a corto plazo (Escenario 3)", cex.axis = 0.8) # Se amplifi
```

### Dinámica a corto plazo (Escenario 3)

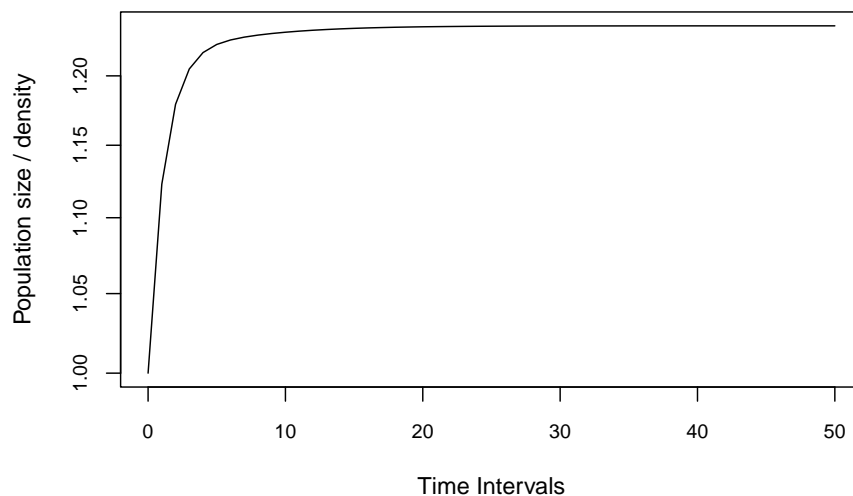


```
#Escenario 4. Inicio II
pr2.4 <- project(Lr1, vector = nLr4, time = 50,
                 standard.A = T, standard.vec = T)
#Plot the amplification projection and label it
plot(pr2.4, log = "y", main = "Dinámica a corto plazo (Escenario 4)", cex.axis = 0.8) # Se atenua
```

**Dinámica a corto plazo (Escenario 4)**

```
#Escenario 5. Límite superior
pr2.5 <- project(Lr1, vector = nLr5, time = 50,
                 standard.A = T, standard.vec = T)
#Plot the amplification projection and label it
plot(pr2.5, log = "y", main = "Dinámica a corto plazo (Escenario 5)", cex.axis = 0.8)#
```



**Dinámica a corto plazo (Escenario 5)**

```
#2) LIMITES TRANSITORIOS POR ESCENARIO.
```

```
#Escenario 1: Límite inferior
```

```
#Cálculo de los límites transitorios
```

```
library(popdemo)
```

```
lim.trans <- as.data.frame(matrix(NA, 5, 3))
```

```
names(lim.trans) <- c("reac", "maxatt", "inertia")
```

```
reac1<-reac(Lr1, vector = nLr1)
```

```
lim.trans[1, 1] <- reac1
```

```
reac1
```

```
## [1] 0.8049991
```

```
maxatt1<-maxatt(Lr1, vector = nLr1, return.t=T)
```

```
maxatt1
```

```
## $maxatt
```

```
## [1] 0.4643848
```

```
##
```

```
## $t
```

```
## [1] 49
```

```
lim.trans[1, 2] <- maxatt1[1]
inertia1<-inertia(Lr1, vector = nLr1)
inertia1
```

```
## [1] 0.4643642
```

```
lim.trans[1, 3] <- inertia1
#Escenario 2. Inicio I
reac2<-reac(Lr1, vector = nLr2)
reac2
```

```
## [1] 0.9628771
```

```
lim.trans[2, 1] <- reac2
maxatt2<-maxatt(Lr1, vector = nLr2, return.t=T)
maxatt2
```

```
## $maxatt
## [1] 0.8863718
##
## $t
## [1] 39
```

```
lim.trans[2, 2] <- maxatt2[1]
inertia2<-inertia(Lr1, vector = nLr2)
inertia2
```

```
## [1] 0.8863327
```

```
lim.trans[2, 3] <- inertia2
#Escenario 3. Estructura estable
reac3<-reac(Lr1, vector = nLr3)
lim.trans[3, 1] <- reac1
reac3
```

```
## [1] 1
```

```
maxamp3<-maxamp(Lr1, vector = nLr3, return.t=T)
maxamp3
```

```
## $maxamp
## [1] 1
##
## $t
## [1] 1
```

```
lim.trans[3, 2] <- maxamp3[1]
inertia3<-inertia(Lr1, vector = nLr3)
inertia3
```

```
## [1] 1
```

```
lim.trans[3, 3] <- inertia3
```

```
#Escenario 4. Inicio II
reac4<-reac(Lr1, vector = nLr4)
lim.trans[4, 1] <- reac1
reac4
```

```
## [1] 0.9273971
```

```
maxatt4<-maxatt(Lr1, vector = nLr4, return.t=T)
maxatt4
```

```
## $maxatt
## [1] 0.7894384
##
## $t
## [1] 42
```

```
lim.trans[4, 2] <- maxatt4[1]
inertia4<-inertia(Lr1, vector = nLr4)
inertia4
```

```
## [1] 0.7894036
```

```
lim.trans[4, 3] <- inertia4
```

```
#Escenario 5. Límite superior
reac5<-reac(Lr1, vector = nLr5)
lim.trans[5, 1] <- reac5
reac5
```

```
## [1] 1.122908
```

```
maxamp5<-maxamp(Lr1, vector = nLr5, return.t=T)
maxamp5
```

```
## $maxamp
## [1] 1.23733
##
## $t
## [1] 34
```

```
lim.trans[5, 2] <- maxamp5[1]
inertia5<-inertia(Lr1, vector = nLr3)
inertia5
```

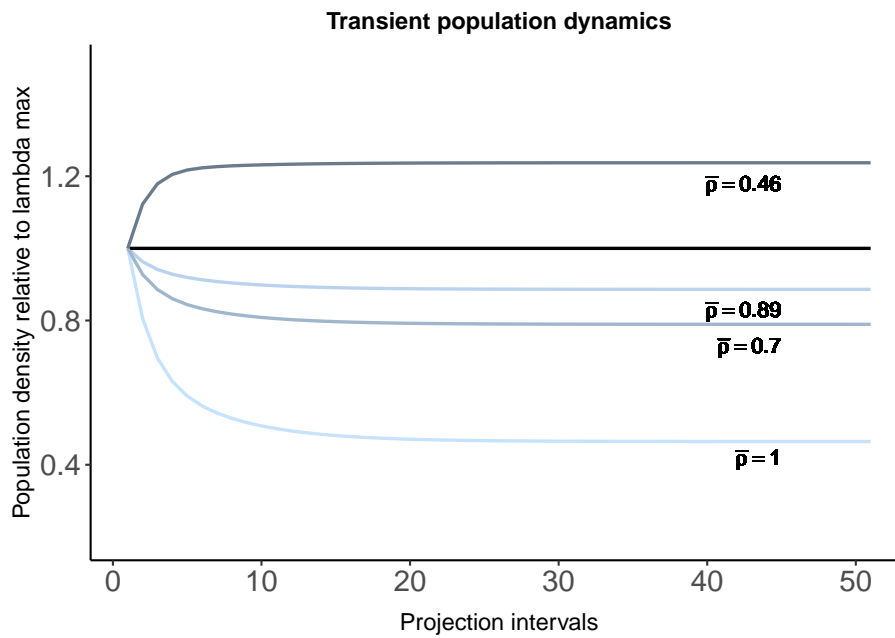
```
## [1] 1
```

```
lim.trans[5, 3] <- inertia5
```

```
# Dinamica transitoria plot
len <- nrow(pr2.1)
Population_density <- stack(c(as.data.frame(pr2.1), as.data.frame(pr2.2), as.data.frame(pr2.3)))
Population_density[, "time"] <- rep(seq(1, len, 1), 5)
names(Population_density) <- c("Values", "Projection", "Time")
Population_density[, "Projection"] <- c(rep("Projection 1", len), rep("Projection 2", len))

trans.plot <- ggplot(data = Population_density) +
  theme_classic() +
  theme(panel.border = element_blank()) +
  theme(legend.position = "none") +
  geom_line(aes(x = Time, y = Values, group = Projection, colour = Projection), linewidth = 1) +
  scale_colour_manual(values = c("#C6E2FF", "#B9D3EE", "black", "#9FB6CD", "#6C7B8B")) +
  theme(axis.title.x = element_text(vjust = -1, size = 12)) +
  theme(axis.title.y = element_text(vjust = 1, size = 12)) +
  theme(axis.text = element_text(size = 15)) +
  labs(title = "Transient population dynamics", x = "Projection intervals", y = "Population density") +
  theme(plot.title = element_text(hjust = 0.5, face = "bold", size = 12)) +
  ylim(0.2, 1.5)
trans.plot +
  geom_text(x = 45, y = 1.09, label = expression(paste(bar(rho) == 0.46)), hjust = 1.0, vjust = 1.0) +
  geom_text(x = 45, y = 0.74, label = expression(paste(bar(rho) == 0.89)), hjust = 1.0, vjust = 1.0) +
  geom_text(x = 45, y = 0.64, label = expression(paste(bar(rho) == 0.70)), hjust = 1.0, vjust = 1.0) +
  geom_text(x = 45, y = 0.33, label = expression(paste(bar(rho) == 1)), hjust = 1.0, vjust = 1.0)
```

```
## Warning in is.na(x): is.na() applied to non-(list or vector) of type
## 'expression'
## Warning in is.na(x): is.na() applied to non-(list or vector) of type
## 'expression'
## Warning in is.na(x): is.na() applied to non-(list or vector) of type
## 'expression'
## Warning in is.na(x): is.na() applied to non-(list or vector) of type
## 'expression'
```





## Chapter 13

# Funciones de Transferencias

Autores: “Mariana Hernández Apolinar y Paola Portillo Tzompa”

### 13.1 La elasticidad no lineal

La elasticidad no lineal (?) se refiere a que los análisis de elasticidad (?, ?) como explicado en el capítulo xx no son estrictamente lineal y que las perturbaciones en una población pueden tener efectos no lineales en las respuestas de los parámetros de densidad o índices de crecimientos. Esos cambios no lineales se pueden observar también en la dinámica de transiciones. Si las perturbaciones son pequeñas el uso de análisis de elasticidad pudiesen ser aceptable, por consecuencia los efectos no lineales pueden ser ignorados, pero si las perturbaciones son grandes, los efectos no lineales pueden ser importantes y impactar los procesos de dinámica poblacionales. En los análisis de dinámica poblacional estamos interesados a no solamente el crecimiento de la población pero que pudiese pasar si hubiese cambios pequeños y grandes en los parámetros de la matriz sobre los índices de crecimiento y densidad poblacional tal como la supervivencia, crecimiento y fecundidad. La elasticidad no lineal es una herramienta que permite evaluar esos cambios que sean por causas naturales tal como variación ambientales (sucesión, deslizamiento de terreno, mortandad de forofito, cambio climatológico), o antropogénicos (extracción de individuos o hasta manejo del sitio para promover el crecimiento de la población).

Es importante reconocer que los análisis de elasticidad y sensibilidad ignoran los efectos de la dinámica de transiciones y provee una aproximación lineal de cambios que muchas veces no son lineales (?).

La elasticidad no lineal es una herramienta que permite evaluar esos cambios que sean por causas naturales tal como variación ambientales (sucesión, deslizamiento de terreno, mortandad de forofito, cambio climatológico), o antro-

pogénicos (extracción de individuos o hasta manejo del sitio para promover el crecimiento de la población).

## 13.2 Metodología

El método que presentamos aquí es el desarrollado por Hodgson y Townley (2004) (? , ?), los cuales presentan un método para calcular la elasticidad no lineal. No se discutirá en detalle el método, pero se presentará un ejemplo de como calcular la elasticidad no lineal.

```
library(popdemo)
```

## 13.3 Ejemplo tradicional

Aquí la matriz de lefkovitch para la planta *Lepanthes rubripetala* (Tremblay et al. 2015) es presentada.

```
#Capturar los datos de la matriz para L. rubripetala (Tremblay et al. 2015)
Lr1 <- matrix(c(0.4324, 0,      0,      0.15,
                0.3784, 0.8459, 0,      0,
                0,      0.0034, 0.7954, 0.2300,
                0,      0.0890, 0.1841, 0.7510), byrow=TRUE, ncol=4)

#Capturar las categorias de estado
estadios <- c("PL", "J", "NR", "AR")
colnames(Lr1) <- rownames(Lr1) <- estadios

#Obtener la matriz L. rubripetala
Lr1 <- matrix(Lr1[1:4, ], nrow = 4, dimnames = list(estadios, estadios))
Lr1
```

```
##          PL          J          NR          AR
## PL 0.4324 0.0000 0.0000 0.150
## J  0.3784 0.8459 0.0000 0.000
## NR 0.0000 0.0034 0.7954 0.230
## AR 0.0000 0.0890 0.1841 0.751
```

Aquí la matriz de elasticad calculado anteriormente.

Nota que la suma de todos los elementos de la matriz de elasticidad. Proporcionalmente el cambio de la supervivencia de el estado de Adulto Reproductivo (AR) tiene el mayor impacto sobre la tasa de crecimiento poblacional. Un



pequeño cambio resultaría en un cambio de 0.311 en la tasa de crecimiento poblacional. Al contrario una plantula que se queda plantula (estasis) tuviese muy poco impacto en el crecimiento de la población (0.018). Esos cambios son lineales y son validos si las perturbaciones son pequeñas. Recordar que los índices de sensibilidad para transiciones y estasis son en unidades diferentes que los fecundidades.

```
# Matriz de elasticidad
elasticidad<- round(elas(Lr1), digit = 3)

elasticidad
```

```
##      PL      J      NR      AR
## PL 0.018 0.000 0.000 0.023
## J  0.023 0.122 0.000 0.000
## NR 0.000 0.001 0.313 0.083
## AR 0.000 0.023 0.083 0.311
```

## 13.4 Valor biológico

## 13.5 Métodos de calculo

En el paquete de R `popdemo` se puede calcular la elasticidad no lineal *transfer function* con la función `tfam_lambda` y `tfam_inertia`. La función `tfam_lambda` calcula la elasticidad no lineal.

La función `tfam_lambda` calcula la elasticidad no lineal de la matriz de edad o de etapas de cada elemento de la matriz A que no sean 0 (zero). Esa función es practica para vizualizar como las perturbaciones en las transiciones del ciclo de vida impacto lambda y observar la no-linealidad de los efectos.

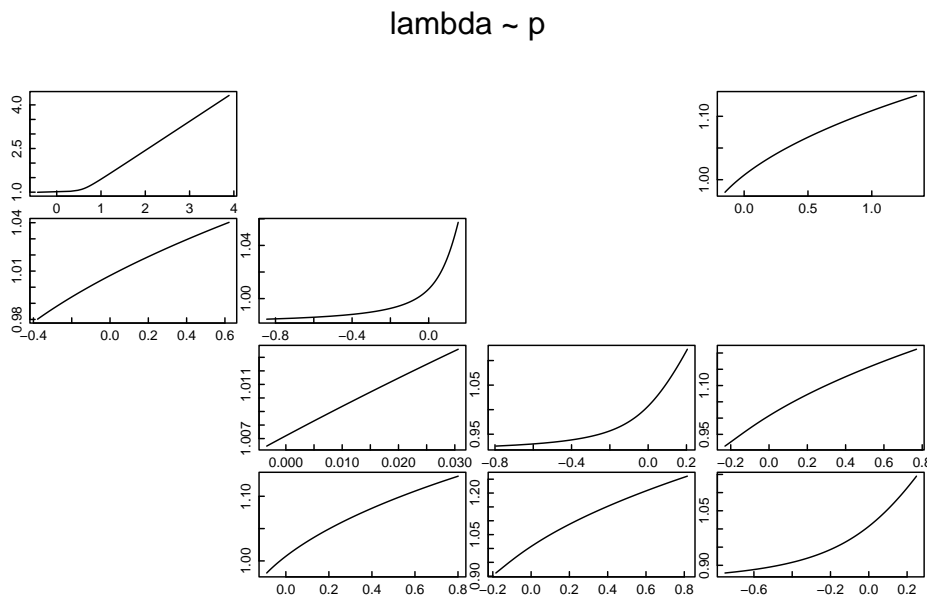
De las 10 transiciones, estasis o fecundidad, 9 tienen un efecto no lineal sobre lambda. Nota primero que el rango de los ejes de “x” (efecto de perturbaciones) y la “y” el crecimiento poblacional intrínseco varía por cada gráfico. La transición de plantula a plantula tiene efecto no lineal sobre lambda bastante pronunciado (primer cuadro a la izquierda primera fila). Se observa que aumentar la proporción de individuos que se quedan en esta etapa no tiene mucho efecto hasta que la perturbación aumenta de  $\pm .5$ , y después el efecto es bastante consistente.

La transición de juvenil a no reproductivo tiene un efecto no lineal sobre lambda. La transición de juvenil a adulto reproductivo tiene un efecto no lineal sobre lambda. La transición de no reproductivo a adulto reproductivo tiene un efecto no lineal

```
n0 <- c(0, 46, 38, 82)

tfmat_lamb=tfam_lambda(Lr1)

plot(tfmat_lamb)
```



```
sens1=sens(Lr1)[1,1] sens1
abline(eigs(Lr1, "lambda"), sens1, lty=2)
```

La función **tfam\_inertia** calcula la cuan grande o pequeña una población que no este a su equilibrio estable puede ser perturbada por consecuencia de dinamica de transiciones. Stott y colegas (?) presentan no solamente que el efecto de perturbaciones no es lineal sobre el cambio en lambda pero tambien sobre la inertia, entonces el efecto que tiene sobre poblaciones que no esten a su equilibrio estable.

Usamos la misma temrinalogía de Stott (?) para calcular el efecto de elasticidad sobre la inertia de la matriz de *L. rubripetala*. Se evalua el efecto del basado en la estructura del vector de estado inicial. En otra palabra si la cantidad de individuos se encuentra en un estado especifico. El “upper” seria los individuos en la etapa mayor (en este caso los adultos reproductivos), el “lower” en la estapa menor (en las plantulas) y una estructura de población en al inicio del estudio.

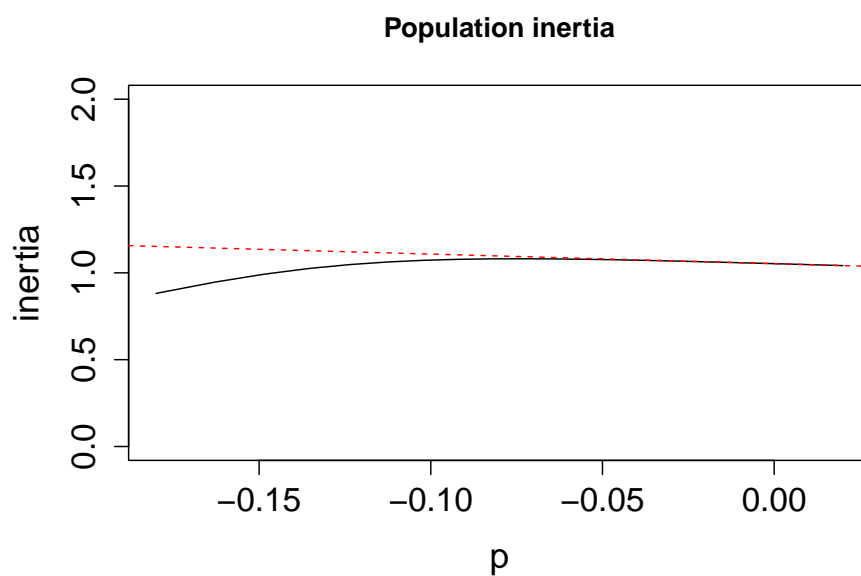
Para evaluar el efecto de no lineal de

```

n0 <- c(0, 46, 38, 82)

tf2<-tfa_inertia(Lr1, vector=n0, d=c(0,0,0,1), e=c(0,0,1,1), prange=seq(-0.18,0.02,0.01))
plot(tf2,ylim=c(0, 2),main="Population inertia",cex.axis=1.4,cex.lab=1.5)
inertia<-inertia(Lr1, vector=n0)
sens2<-tfs_inertia(Lr1, vector=n0, d=c(0,0,0,1), e=c(0,0,1,1), tolerance=1e-5)
abline(inertia, sens2, lty=2, col="red")

```



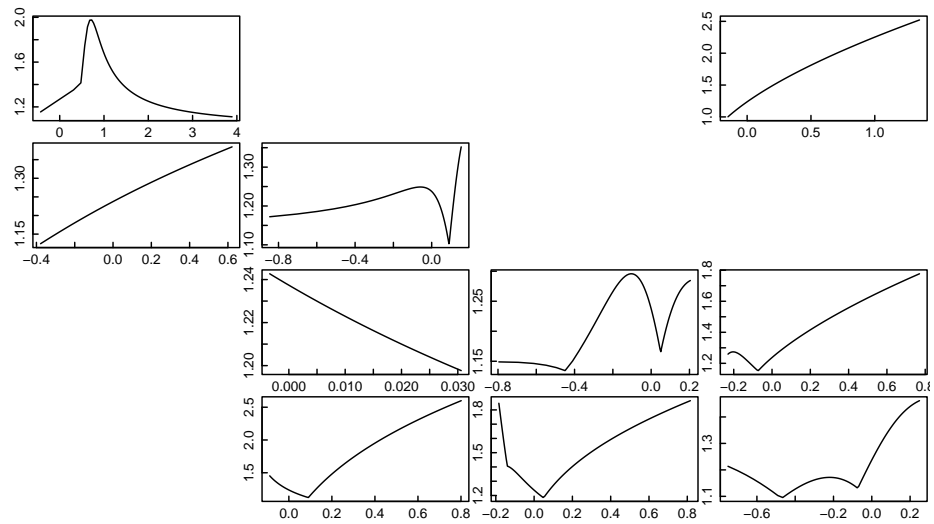
```

n0 <- c(0, 46, 38, 82)

tfmatU=tfam_inertia(Lr1, bound = "upper")
tfmat_I=tfam_inertia(Lr1, vector = n0)
tfmatL=tfam_inertia(Lr1, bound = "lower")
plot(tfmatU)

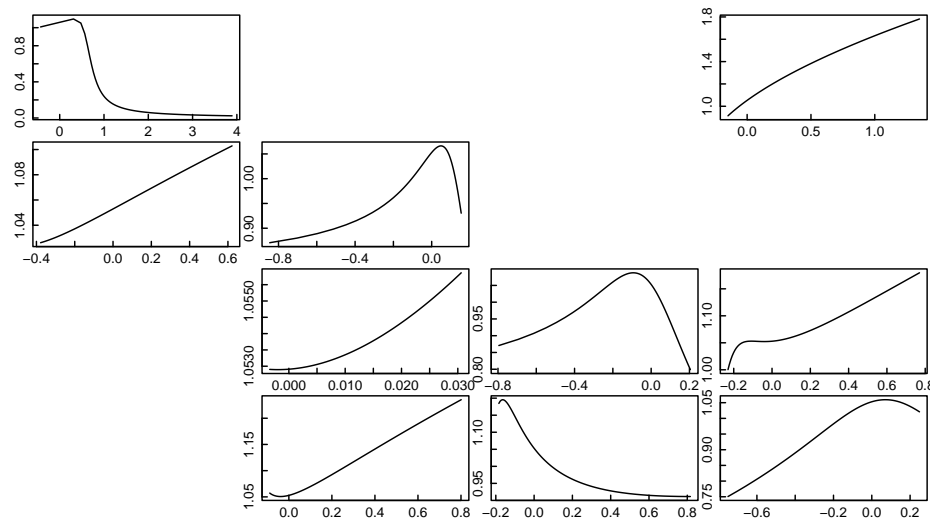
```

inertia ~ p

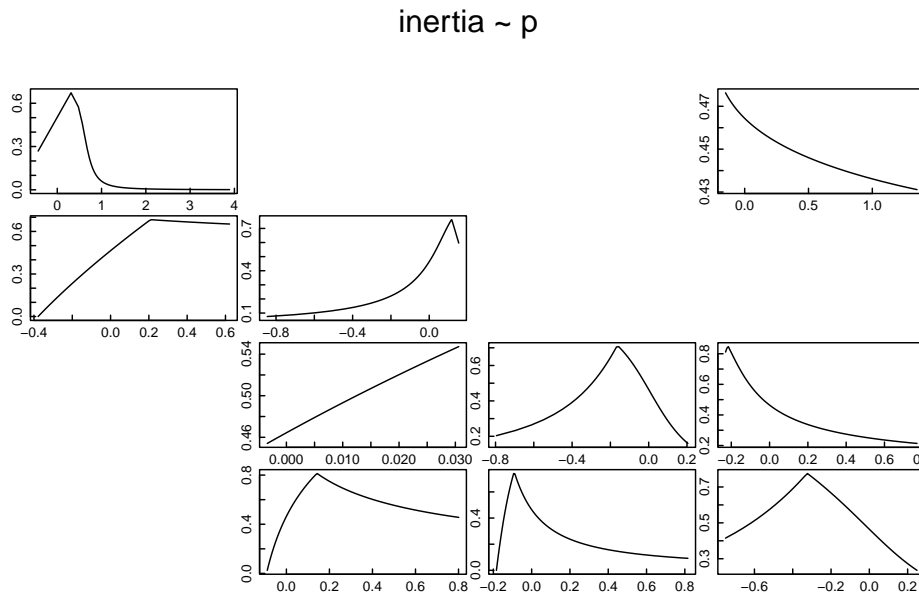


```
plot(tfmat_I)
```

inertia ~ p



```
plot(tfmatL)
```



## 13.6 Paquete de R para calcular le eslasticidad no lineal

## 13.7 Referencias

*Índices de transferencia.* Con el fin de evaluar en el corto plazo qué cambios cuantitativos habría en la población como respuesta ante una perturbación determinada, se calculan los límites de la dinámica transitoria a través de los *Índices de transferencia*, que incluyen los siguiente tres parámetros (Stoot et al. 2012):

- a) *Reactividad alta y Reactividad baja* (Upper reactivity y Lower reactivity) que representan el crecimiento o el decremento inmediato (i.e. primer intervalo de tiempo) de la población antes de alcanzar la tasa constante de crecimiento poblacional.
- b) *Máxima amplificación/Máxima atenuación* (Maximum amplification/Maximum attenuation) que indican, respectivamente, el incremento o decremento máximo futuro del crecimiento poblacional previo a alcanzar la tasa constante de crecimiento poblacional.

- c) *Inercia alta e Inercia baja* (Upper inertia y Lower inertia) que evalúan el límite más alto o el más bajo en el crecimiento de la población antes de alcanzar la tasa constante de crecimiento poblacional, respectivamente.

## 13.8 Funciones de transferencia

Finalmente, el cálculo de las funciones de transferencia representa el último paso en análisis de dinámica transitoria establecido por Stott y colaboradores (2012). A través de estas ecuaciones se evalúa la elasticidad o efecto de la perturbación sobre la dinámica poblacional. A diferencia de las matrices de elasticidad de los modelos de proyección poblacional, estas elasticidades no son lineales y evidencian la importancia relativa de la de la perturbación en la categoría de tamaño/estado sobre el crecimiento de la población en el corto plazo. Estas ecuaciones también están disponibles en el programa *Popdemo* de *R* y sus resultados se representan a través de gráficas.

La perturbación de la estructura está determinada por dos vectores  $d$  y  $e$

### ##PASO 6: ANALISIS DE LAS FUNCIONES DE TRANSFERENCIA

*#Establecer márgenes:*

*#Vector original*

```
library(popdemo)
```

```
nLr0 <- c(0, 46, 38, 82)
```

### #PERTURBACIÓN DEL VECTOR ORIGINAL

*#1) Entrada de la matriz a(1,1): plántulas a plántulas*

```
tf1 <- tfa_lambda(Lr1, d = c(1, 0, 0, 0),
                  e = c(1, 0, 0, 0),
                  prange = seq(0, 4, 0.01))
```

*#Gráfica de la dinámica poblacional*

```
plot(tf1, ann = FALSE)
```

```
title(main = "Dinámica poblacional (Plántulas - Plántulas)", ylab = "Lambda", xlab = "t")
```

*#Cálculo de lambda-max:*

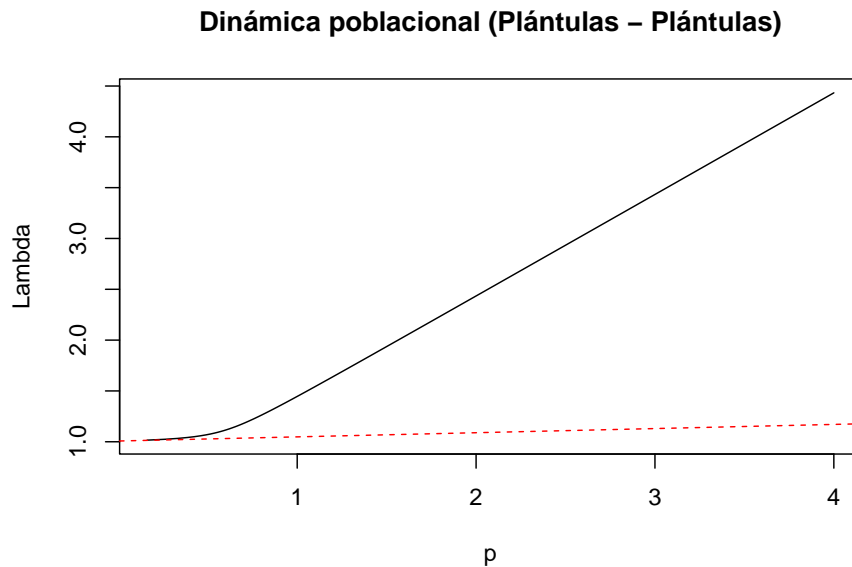
```
lambda1 <- Re(eigen(Lr1)$values[1])
```

*#Cálculo de la sensibilidad*

```
sens1 <- tfs_lambda(Lr1, d = c(1, 0, 0, 0), e = c(1, 0, 0, 0))
```

*#Agregar la línea, especificando el intercepto y la pendiente*

```
abline(lambda1, sens1, lty = 2, col = "red")
```



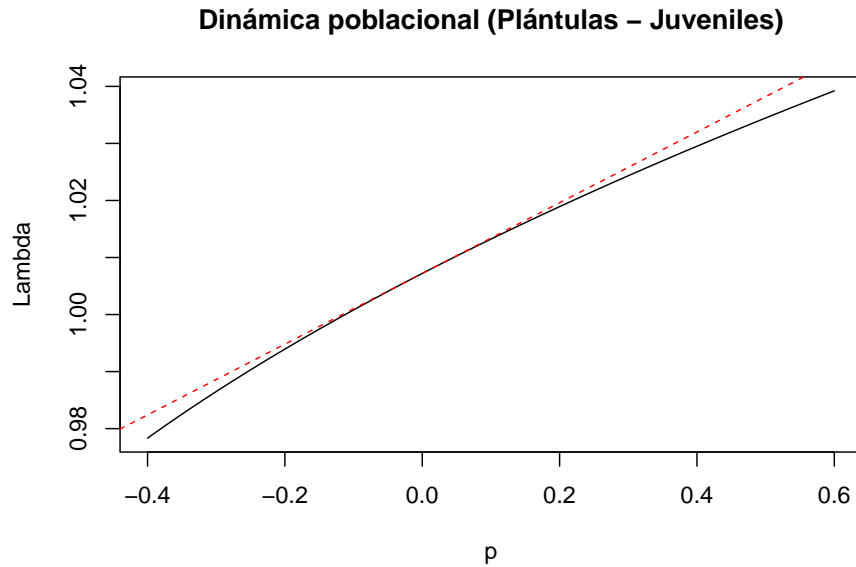
```
#2) Entrada de la matriz a(2,1): plántulas y juveniles
tf2 <- tfa_lambda(Lr1, d = c(0, 1, 0, 0),
                  e = c(1, 0, 0, 0),
                  prange = seq(-0.4, 0.6, 0.01))

#Gráfica de la dinámica poblacional
plot(tf2, ann = FALSE)
title(main = "Dinámica poblacional (Plántulas - Juveniles)", ylab = "Lambda", xlab = "p")

#Cálculo de lambda-max:
lambda2 <- Re(eigen(Lr1)$values[1])

#Cálculo de la sensibilidad
sens2 <- tfs_lambda(Lr1, d = c(0, 1, 0, 0), e = c(1, 0, 0, 0))

#Agregar la línea, especificando el intercepto y la pendiente
abline(lambda2, sens2, lty = 2, col = "red")
```



```
#3) Entrada de la matriz a(2,2): juveniles y juveniles
tf3 <- tfa_lambda(Lr1, d = c(0, 1, 0, 0),
                  e = c(0, 1, 0, 0),
                  prange = seq(-0.8, 0.1, 0.001))
```

```
#Gráfica de la dinámica poblacional
```

```
plot(tf3, ann = FALSE)
```

```
title(main = "Dinámica poblacional (Juveniles - Juveniles)", ylab = "Lambda", xlab = "p")
```

```
#Cálculo de lambda-max:
```

```
lambda3 <- Re(eigen(Lr1)$values[1])
```

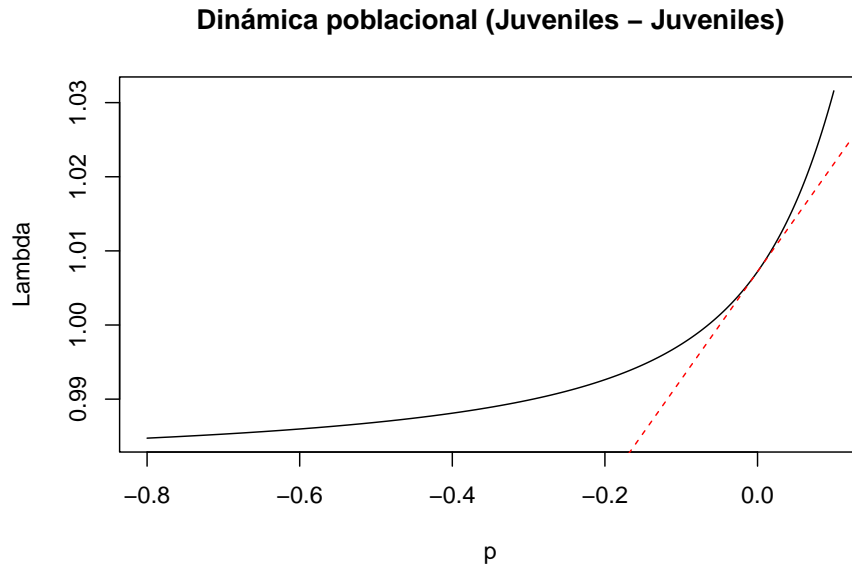
```
#Cálculo de la sensibilidad
```

```
sens3 <- tfs_lambda(Lr1, d = c(0, 1, 0, 0), e = c(0, 1, 0, 0))
```

```
#Agregar la línea, especificando el intercepto y la pendiente
```

```
abline(lambda3, sens3, lty = 2, col = "red")
```





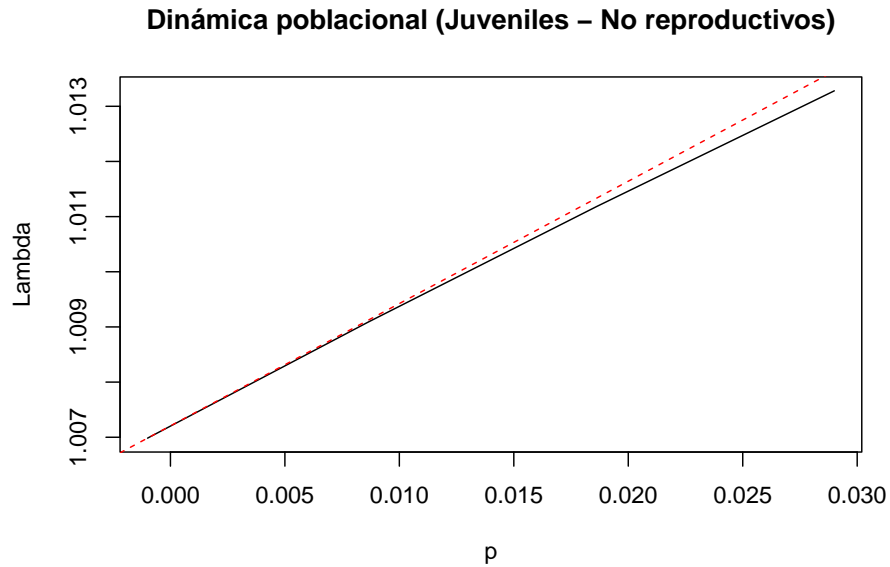
```
#4) Entrada de la matriz a(3,2): juveniles y no reproductivos
tf4 <- tfa_lambda(Lr1, d = c(0, 0, 1, 0),
                 e = c(0, 1, 0, 0),
                 prange = seq(-0.001, 0.03, 0.01))

#Gráfica de la dinámica poblacional
plot(tf4, ann = FALSE)
title(main = "Dinámica poblacional (Juveniles - No reproductivos)", ylab = "Lambda", xlab = "p")

#Cálculo de lambda-max:
lambda4 <- Re(eigen(Lr1)$values[1])

#Cálculo de la sensibilidad
sens4 <- tfs_lambda(Lr1, d = c(0,0,1,0), e = c(0, 1, 0, 0))

#Agregar la línea, especificando el intercepto y la pendiente
abline(lambda4, sens4, lty = 2, col = "red")
```



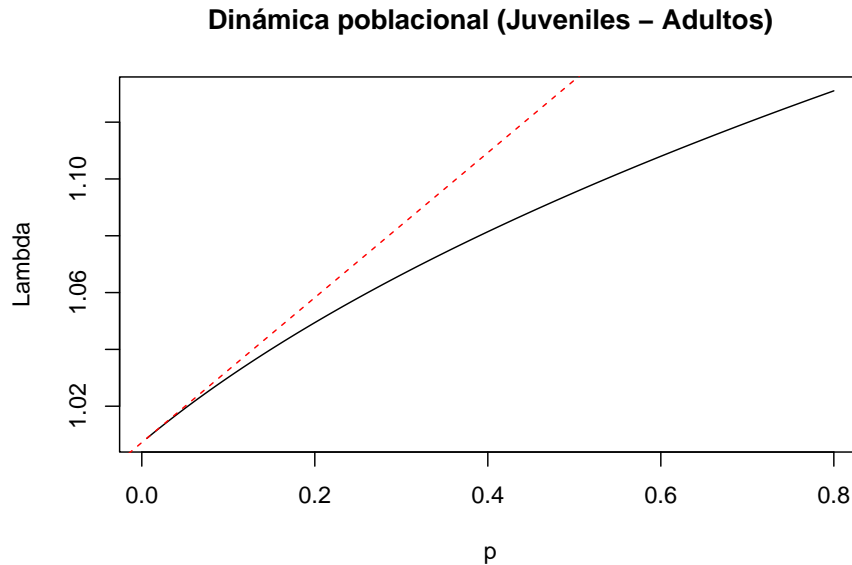
```
#5) Entrada de la matriz a(4,2): juveniles a adultos
tf5 <- tfa_lambda(Lr1, d = c(0,0,0,1),
                  e = c(0,1,0,0),
                  prange = seq(0,0.8,0.01))

#Gráfica de la dinámica poblacional
plot(tf5, ann = FALSE)
title(main = "Dinámica poblacional (Juveniles - Adultos)", ylab = "Lambda", xlab = "p")

#Cálculo de lambda-max:
lambda5 <- Re(eigen(Lr1)$values[1])

#Cálculo de la sensibilidad
sens5 <- tfs_lambda(Lr1, d = c(0, 0, 0, 1), e = c(0, 1, 0, 0))

#Agregar la línea, especificando el intercepto y la pendiente
abline(lambda5, sens5, lty = 2, col = "red")
```



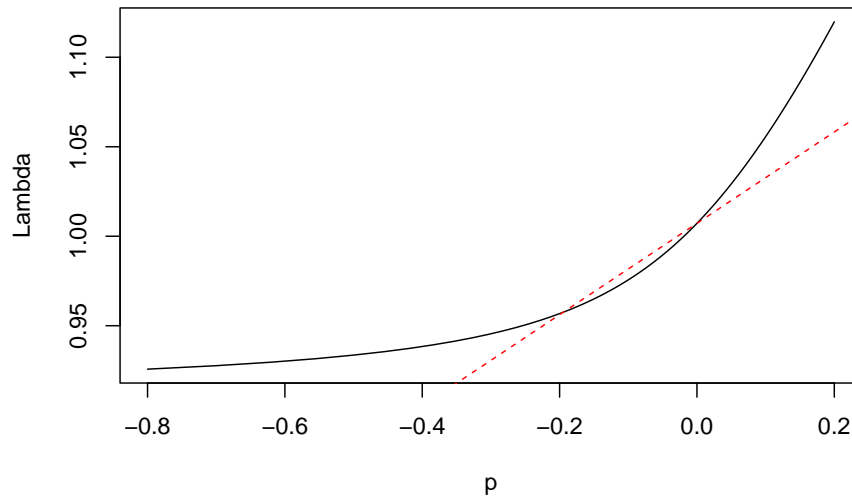
```
#6) Entrada de la matriz a(3,3): adultos no reproductivos a adultos no reproductivos
tf6 <- tfa_lambda(Lr1, d = c(0, 0, 1, 0),
                  e = c(0, 0, 1, 0),
                  prange = seq(-0.8, 0.2, 0.01))

#Gráfica de la dinámica poblacional
plot(tf6, ann = FALSE)
title(main = "Dinámica poblacional (Adultos No rep - Adultos No reproductivos)", ylab = "Lambda")

#Cálculo de lambda-max:
lambda6 <- Re(eigen(Lr1)$values[1])

#Cálculo de la sensibilidad
sens6 <- tfs_lambda(Lr1, d = c(0,0,0,1), e = c(0,1,0,0))

#Agregar la línea, especificando el intercepto y la pendiente
abline(lambda6, sens6, lty = 2, col = "red")
```

**Dinámica poblacional (Adultos No rep – Adultos No reproductivos)**

#7) Entrada de la matriz  $a(4,3)$ : adultos no reproductivos a adultos reproductivos

```
tf7 <- tfa_lambda(Lr1, d = c(0,0,0,1),
                  e = c(0,0,1,0),
                  prange = seq(-0.2,0.8,0.001))
```

#Gráfica de la dinámica poblacional

```
plot(tf7, ann = FALSE)
title(main = "Dinámica poblacional (Adultos No rep - Adultos No rep)", ylab = "Lambda")
```

#Cálculo de  $\lambda_{max}$ :

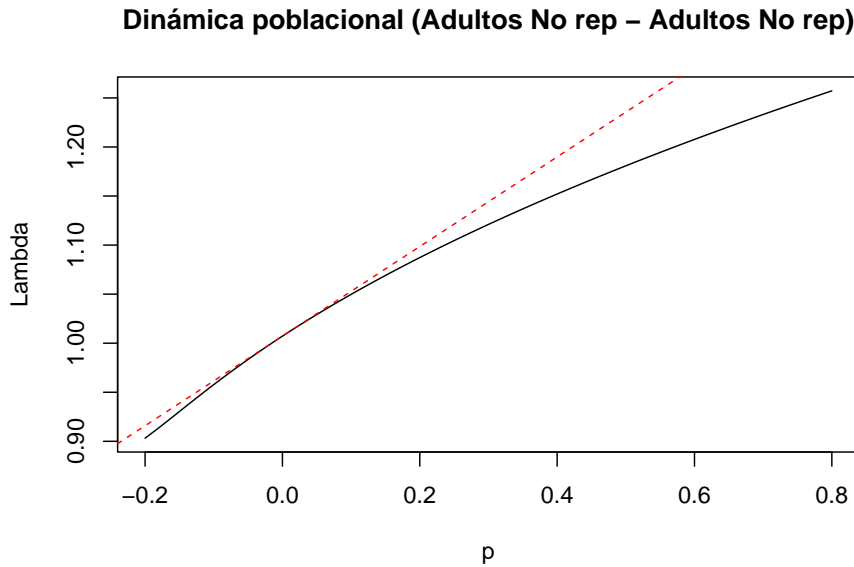
```
lambda7 <- Re(eigen(Lr1)$values[1])
```

#Cálculo de la sensibilidad

```
sens7 <- tfs_lambda(Lr1, d = c(0,0,0,1), e = c(0,0,1,0))
```

#Agregar la línea, especificando el intercepto y la pendiente

```
abline(lambda7, sens7, lty = 2, col = "red")
```



#8) Entrada de la matriz  $a(1,4)$ : adultos reproductivos a plántulas

```
tf8 <- tfa_lambda(Lr1, d = c(1,0,0,0),
                  e = c(0,0,0,1),
                  prange = seq(-0.2,0.8,0.001))
```

#Gráfica de la dinámica poblacional

```
plot(tf8, ann = FALSE)
```

```
title(main = "Dinámica poblacional (Adultos reproductivos - Plántulas)", ylab = "Lambda", xlab =
```

#Cálculo de  $\lambda$ -max:

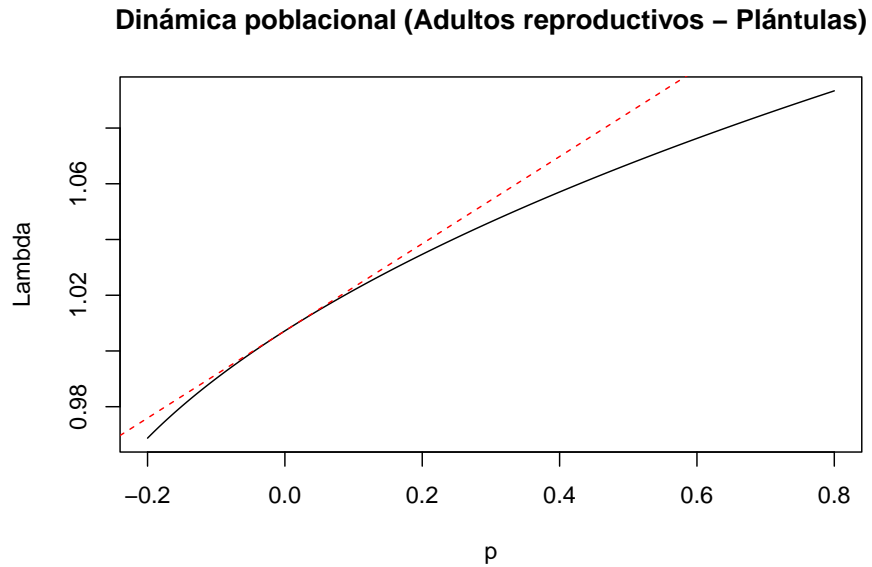
```
lambda8 <- Re(eigen(Lr1)$values[1])
```

#Cálculo de la sensibilidad

```
sens8 <- tfs_lambda(Lr1, d = c(1,0,0,0), e = c(0,0,0,1))
```

#Agregar la línea, especificando el intercepto y la pendiente

```
abline(lambda8, sens8, lty = 2, col = "red")
```



#9) Entrada de la matriz  $a(3,4)$ : adultos reproductivos a plántulas

```
tf9 <- tfa_lambda(Lr1, d = c(0, 0, 1, 0),
                  e = c(0, 0, 0, 1),
                  prange = seq(-0.2, 0.8, 0.001))
```

#Gráfica de la dinámica poblacional

```
plot(tf9, ann = FALSE)
```

```
title(main = "Dinámica poblacional (Adultos reproductivos - Plántulas)", ylab = "Lambda")
```

#Cálculo de  $\lambda_{max}$ :

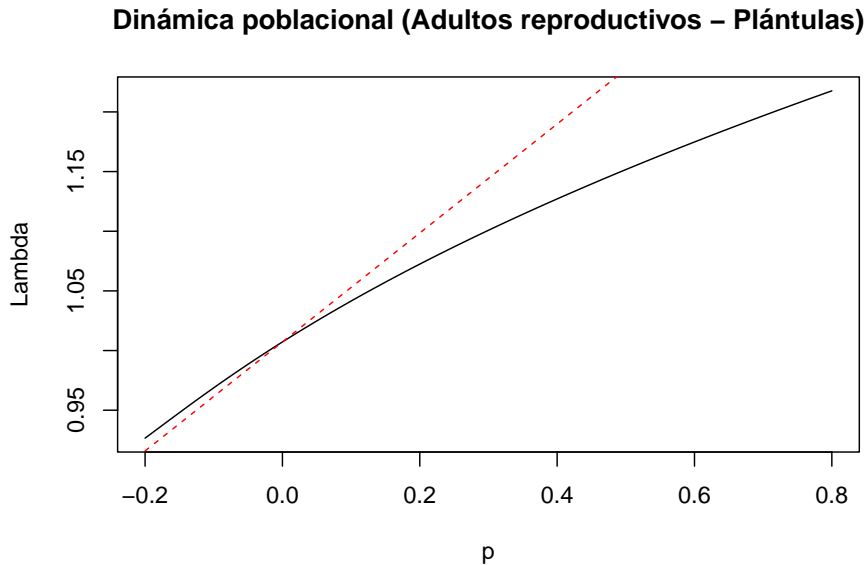
```
lambda9 <- Re(eigen(Lr1)$values[1])
```

#Cálculo de la sensibilidad

```
sens9 <- tfs_lambda(Lr1, d = c(0, 0, 0, 1), e = c(0, 0, 1, 0))
```

#Agregar la línea, especificando el intercepto y la pendiente

```
abline(lambda9, sens9, lty = 2, col = "red")
```



#10) Entrada de la matriz  $a(4,4)$ : adultos reproductivos a adultos reproductivos

```
tf10 <- tfa_lambda(Lr1, d = c(0, 0, 0, 1),
                  e = c(0, 0, 0, 1),
                  prange = seq(-0.6, 0.2, 0.001))
```

#Gráfica de la dinámica poblacional

```
plot(tf10, ann = FALSE)
title(main = "Dinámica poblacional (Adultos rep - Adultos rep)", ylab = "Lambda", xlab = "p")
```

#Cálculo de  $\lambda$ -max:

```
lambda10 <- Re(eigen(Lr1)$values[1])
```

#Cálculo de la sensibilidad

```
sens10 <- tfs_lambda(Lr1, d = c(0,0,0,1), e = c(0,0,0,1))
```

#Agregar la línea, especificando el intercepto y la pendiente

```
abline(lambda10, sens10, lty = 2, col = "red")
```

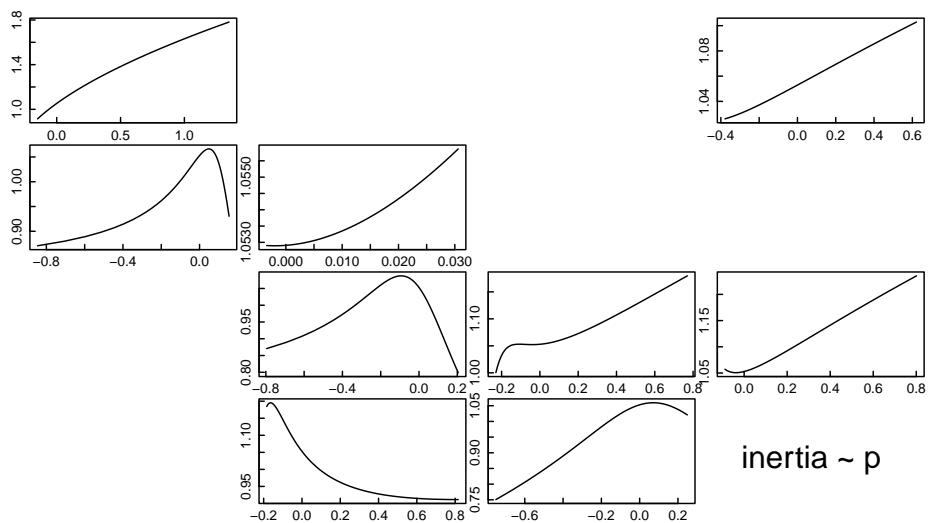
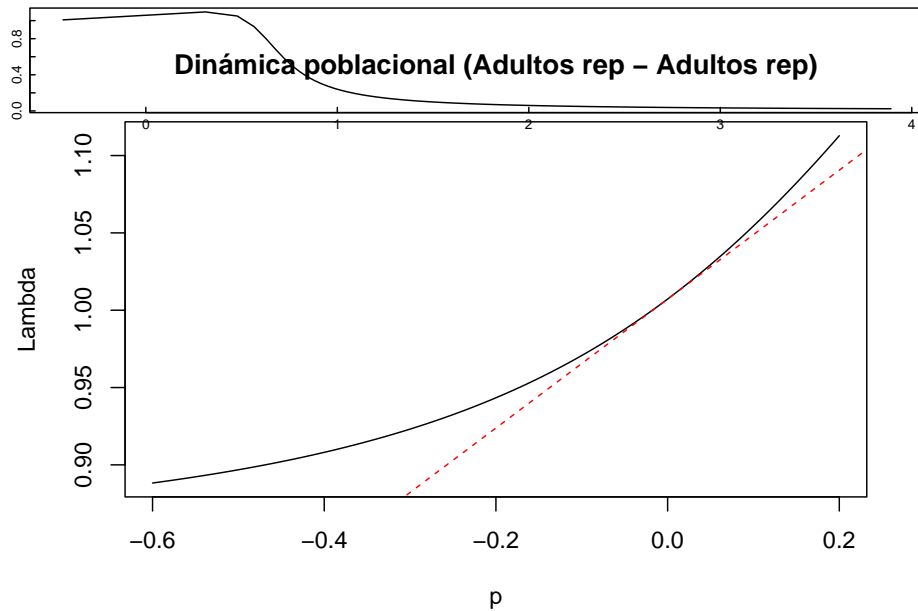
#Definir márgenes

```
par(mfrow = c(4,4))
```

```
par(mfg = c(1,1))
```

#Gráficas de la función de transferencia de la inercia en el ciclo de vida de *L. rubripetala* (pot

```
tfmatriz <- tfam_inertia(Lr1,vector = nLr0)
plot(tfmatriz)
```



Raventós y colaboradores (2015) estimaron el crecimiento poblacional de corto plazo de dos orquídeas epífitas después del paso de un huracán. Dado que a su



paso se pierden individuos, se simuló si la reintroducción de plántulas y adultos mitigaban los efectos de este fenómeno en Cuba. Los resultados sugieren que la reintroducción de adultos tiene un efecto positivo sobre



# Chapter 14

## LTRE

por : Adriana Ramírez-Martínez

### 14.1 Introducción a LTRE

La variación en los parámetros de la historia de vida de una especie y las causas de estas diferencias se pueden evaluar a diferentes niveles: genético, demográfico, espacial o temporal. Esta variación en ecología es la norma. La variación se encuentra en todos los aspectos desde la parte genética de los individuos que componen una población, la variación ambiental y las interacciones bióticas y abióticas; además de la plasticidad fenotípica que es la interacción entre la genética y el ambiente. ¿Cuál es esa variación? ¿en otra palabra qué es lo que varía? y ¿cómo los individuos responden a las variables bióticas y abióticas? son aspectos importantes para determinar la ecología, evolución y conservación de las especies. La causa de la variación en una población se puede resumir a tres componentes principales, la genética, el efecto del ambiente y la interacción entre ambiente y genética (plasticidad fenotípica) (?; ?). Dentro de un contexto de dinámica poblacional las condiciones que los individuos en las poblaciones experimentan varían, ya sea durante tratamientos manipulados, localidades o periodos de tiempo, y por consecuencia los datos que colectamos con diferencias en espacio/tiempo también varían y pudieran tener efecto sobre la matriz de proyección poblacional  $\mathbf{A}$ . Por tanto, las entradas (los parámetros) de esa matriz  $\mathbf{A}$  variarán en tiempo/espacio o experimento y esto tendría un impacto sobre la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) y su dispersión en los estimados (Intervalo de confianza o credibilidad; ?, ?).

Tomando en cuenta lo anterior un Experimento de Respuesta de Tabla de Vida (**ERTV**) conocido también como *Life Table Response Experiment* (LTRE por sus siglas en inglés) descompone la diferencia o varianza en  $\lambda$  entre múltiples

poblaciones o tiempo dentro de las contribuciones de los elementos de la matriz y sus interacciones (?). Entonces al realizar este análisis podemos tener una apreciación de cómo los cambios en la matriz de datos recolectados en diferentes tiempos y espacio impactan las tasas vitales y a su vez que causan cambios en el crecimiento intrínseco y otros parámetros poblacionales (?, ?).

Desde la aplicación del primer ERTV por Birch (1953) en su estudio sobre el efecto de la temperatura, humedad y el alimento sobre tres especies de escarabajos de harina, las aplicaciones de estos análisis han sido variadas con diversos fines en las últimas dos décadas (?, ?). Tanto en diseños fijos en los que se manipulan uno o más factores, como en diseños aleatorios en los que se analizan parámetros demográficos en condiciones naturales no manipuladas a lo largo del tiempo o del espacio (?, ?). Los diseños fijos se han utilizado en poblaciones de animales para investigar las consecuencias demográficas de la exposición a contaminantes, la manipulación del alimento o la manipulación de la densidad poblacional (?, 1999; ?, ?). En plantas, los análisis ERTV se han utilizado para evaluar las consecuencias demográficas de la disponibilidad de polinizadores o de la herbívora, competencia, efectos en intensidades de cosecha y de fenómenos naturales e inducidos por el humano (?, ?; ?, ?; ?, ?; ?, ?; ?, ?; ?, ?).

Los métodos para calcular los ERTV están constantemente actualizándose y de acuerdo con (?) existen 186 análisis de ERTV para 75 especies de animales y 1487 para 200 especies de plantas. Aunque en este trabajo no utilizamos la metodología expuesta por dichos autores mostramos una forma práctica de la aplicación de este análisis.

### 14.1.1 ¿Cómo se diferencia la elasticidad de ERTV?

A diferencia de la elasticidad, el cual es un tipo de análisis de perturbación que examina cuánto cambiaría el crecimiento de la población si se cambiaran una de las entradas de la matriz, el análisis ERTV examina cuánto cambió en función de la variación observada en las entradas de la matriz (?, ?, ?); y por consecuencia es un análisis que toma en cuenta el cambio de las variaciones individualmente registradas en matrices en diferentes poblaciones/ tiempo / experimentos, etc. (?). Nota que ERTV es una herramienta suplementaria para evaluar el efecto de perturbaciones como los de elasticidad, dinámica de transiciones y funciones de transferencias y no un reemplazo. Cada una de estas herramientas tiene un propósito y una interpretación diferente con sus supuestos.

---

## 14.2 Métodos

### 14.2.1 Ejemplo práctico de ERTV

Para ejemplificar el cálculo de los ERTV utilizaremos los datos recabados por Ramírez-Martínez colectados de a 2017-2018 para la orquídea epífita *Oncidium brachyandrum* Lindl. en un bosque de encino estacional en Oaxaca, México (?). La pregunta principal del estudio era saber qué tasas vitales estaban ligadas a las variaciones en los valores de de poblaciones de *O. brachyandrum* creciendo sobre los hospederos *Quercus martinezii* C.H.Mull. y *Q. rugosa* Née. Usando el método ERTV se pudo evaluar el efecto que tiene la variación observada en los parámetros de las matrices en función de las especies de hospedero en los que se encontraban creciendo.

Como el ERTV es una forma de análisis retrospectivo y es análogo al ANOVA (porque cuantifica los efectos observados de los elementos individuales de matriz sobre la variación observada en , en contraposición a los efectos esperados) se requiere de un valor de referencia para realizar las comparaciones, por lo que se toma la matriz con el valor más alto de como valor de referencia (?; ?).

A continuación, se muestran dos matrices de tipo Lefkovitch (matrices contru- idas a base de estadíos) para las poblaciones de *O. brachyandrum* y sus valores respectivos de en los dos hospederos, *Q. martinezii* ( =1.3; I.C: 1.11-1.45) y *Q. rugosa* ( =0.98; I.C: 0.87-0.99) (Cuadro 1). Notamos claramente que el valor de era mayor en *Q. martinezii* por lo que la matriz de esta especie fue la matriz de referencia para calcular los ERTV.

---

### 14.2.2 Matrices de proyecciones y ciclo de vida por especie de hospedero

Cuadro 1. Matrices de proyección poblaciones de dos poblaciones de *Oncidium brachyandrum* creciendo sobre *Quercus martinezii* y *Q. rugosa*. Los valores de (intervalos de confianza  $\pm 95\%$ ) son mostrados en la parte superior izquierda de cada matriz. *qx*, mortalidad por estadío; *w*, categorías estables de tamaño por estadío; valor reproductivo por estadío, *n* = el tamaño de muestra en el tiempo cero (el primer muestreo). *p*: plántula, *i*: infantil, *j*: juvenil, *A*: adulto (?). Los valores en negritas son los valores que representan la proporción de individuos que se queda en ese estadío.

a) *Quercus martinezii* $\lambda=1.3$ 

I.C. (1.11-1.45)

| Estadio ( $n_{t+1}$ ) | Estadio ( $n_{it}$ ) |              |              |              | w    | v    |
|-----------------------|----------------------|--------------|--------------|--------------|------|------|
|                       | p                    | i            | j            | A            |      |      |
| p                     | <b>0.675</b>         | 0.016        | 3.875        | 16.53        | 0.65 | 0.02 |
| i                     | 0.221                | <b>0.754</b> | 0.234        |              | 0.29 | 0.07 |
| j                     |                      | 0.131        | <b>0.531</b> | 0.583        | 0.06 | 0.28 |
| A                     |                      |              | 0.172        | <b>0.383</b> | 0.01 | 0.62 |
| $q^x$                 | 0.104                | 0.098        | 0.063        | 0.033        |      |      |
| n                     | 77                   | 61           | 65           | 60           |      |      |

b) *Quercus rugosa* $\lambda=0.93$ 

I.C. (0.87-0.99)

| Estadio ( $n_{t+1}$ ) | Estadio ( $n_{it}$ ) |              |              |              | w    | v    |
|-----------------------|----------------------|--------------|--------------|--------------|------|------|
|                       | p                    | i            | j            | A            |      |      |
| p                     | <b>0.636</b>         | 0.056        |              | 0.0045       | 0.08 | 0.15 |
| i                     | 0.227                | <b>0.750</b> | 0.267        |              | 0.44 | 0.19 |
| j                     |                      | 0.083        | <b>0.467</b> | 0.273        | 0.22 | 0.31 |
| A                     |                      |              | 0.267        | <b>0.682</b> | 0.24 | 0.35 |
| $q^x$                 | 0.136                | 0.111        | 0.000        | 0.045        |      |      |
| n                     | 22                   | 36           | 15           | 22           |      |      |

## 14.2.3 Diagrama del ciclo de vida

14.2.4 Diagrama para *Quercus martinezii*

Primeramente se creó el ciclo de vida por especie de hospedero utilizando el siguiente código:

```
library(Rage)
library(DiagrammeR)

matmart <- rbind(
  c(0.68, 0.02, 3.88, 16.53),
  c(0.22, 0.76, 0.23, 0.0),
  c(0.0, 0.13, 0.53, 0.58),
  c(0.0, 0.0, 0.17, 0.38))

stages <- c("plántula", "infantil", "juvenil", "adulto")
title <- NULL
```