

# Ecología de poblaciones silvestres

*David Martínez Cascante*

*2018-04-12*



# Índice general

<b>1. Introducción</b>	<b>5</b>
<b>2. Modelos de crecimiento</b>	<b>7</b>
2.1. Crecimiento denso-independiente . . . . .	8
2.2. Crecimiento denso-dependiente . . . . .	14
2.3. Otras fuentes bibliográficas . . . . .	20
<b>3. Demografía</b>	<b>21</b>
3.1. Tablas de vida . . . . .	23
3.2. Curvas de supervivencia . . . . .	27
3.3. Análisis de Curvas de Captura . . . . .	29
3.4. Matrices . . . . .	33
3.5. Otras fuentes bibliográficas . . . . .	38
<b>4. Soluciones a los ejercicios</b>	<b>39</b>
<b>A. Métodos numéricos para ecología de poblaciones</b>	<b>45</b>
A.1. Simulación de ecuaciones diferenciales . . . . .	45
A.2. Error en las simulaciones . . . . .	50
<b>B. Tutorial de R con RStudio</b>	<b>53</b>
B.1. Crear un proyecto en <i>RStudio</i> . . . . .	53
B.2. Funciones básicas en R . . . . .	54
B.3. Estructuras de datos . . . . .	55
B.4. Funciones . . . . .	58
<b>C. Asignaciones</b>	<b>61</b>
C.1. Tarea 01: ¡Hola mundo con <i>Rmarkdown</i> ! . . . . .	61
C.2. Tarea 02: Ejercicios de crecimiento . . . . .	63

C.3. Tarea 03: Colabora en el trabajo grupal . . . . .	64
C.4. Tarea 04: Ejercicios con tablas de vida . . . . .	65
C.5. Tarea 05 . . . . .	67
C.6. Tarea 06 . . . . .	67
C.7. Trabajo individual . . . . .	68
C.8. Trabajo grupal . . . . .	70

# Capítulo 1

## Introducción

La ecología de poblaciones se centra en el estudio de la dinámica de las poblaciones (su crecimiento e interacción con otras poblaciones), y en las interacciones de éstas con el ambiente. La ecología de poblaciones (también llamada **dinámica de poblaciones**) es un campo con un componente matemático y estadístico fuerte, y de gran importancia para la gestión de vida silvestre.

Algunas de las aplicaciones más importantes de esta disciplina, están relacionadas al cálculo de la viabilidad de poblaciones, al cálculo de tasas de extracción, e incluso a la creación de áreas protegidas dedicadas a proteger el ciclo de vida, o parte de éste, en determinadas especies.

El *Análisis de Viabilidad de Poblaciones*, es un ejemplo de una de las aplicaciones de la ecología de poblaciones para la gestión de vida silvestre. Este modelo predice el riesgo de que una población se extinga en una determinada cantidad de años. De esta manera, los gestores pueden modelar diferentes escenarios, cada cual con un conjunto específico de acciones de manejo, y decidir cuál de éstos es más efectivo en la conservación o manejo de la especie.

La creación de santuarios de pesca, por ejemplo, se fundamenta en el concepto de *Bio-geografía de Islas* (REF) que también es parte de la ecología de poblaciones. Los santuarios de pesca funcionan como *fuentes*, es decir, zonas donde el crecimiento poblacional es positivo y existe migración de individuos. Éstos individuos, que se producen en exceso, migrarán hacia zonas de pesca, o extracción, para sostener actividades económicas. De esta manera, se garantiza la extracción sostenible en las zonas aledañas.

Algunos modelos importantes, como el modelo **bioeconómico**, que buscan la mayor rentabilidad económica por la extracción de una especie ([Grafton et al., 2006](#)), están basados en

modelos de crecimiento derivados de la dinámica de poblaciones. Este modelo estima la cantidad de esfuerzo extractivo que debe aplicarse a una especie, para mantener una rentabilidad positiva, y mantener un tamaño poblacional que garantice la continuidad de las poblaciones aprovechadas.

La dinámica de poblaciones es una de las ramas de la biología con un componente matemático y estadístico más fuertes. El desarrollo teórico de los modelos implica conocimiento de planteamiento y resolución de *ecuaciones diferenciales*. En la práctica, muchos problemas se plantean como ecuaciones diferenciales, pero no tienen solución analítica, por lo cual se requiere de conocimiento sobre *métodos numéricos*, *programación* o uso de lenguajes de programación. La mayoría de profesionales, no son desarrolladores teóricos, pero deben saber, al menos, sobre el uso de herramientas de análisis para esta disciplina.

Si el investigador conoce las herramientas de análisis, y quiere ponerlas en práctica, entonces requiere de conocimientos en *diseño experimental y muestreal*; así como, *técnicas de muestreo* para conseguir los datos. Pero la limitación más fuerte, es el financiamiento requerido; ya que, la mayoría de los análisis tienen fuertes requerimientos de datos, y series de tiempo bastante amplias.

## Capítulo 2

### Modelos de crecimiento

HACER: conceptos de producción en exceso, de Darwin, y lucha por la existencia.

La evolución por selección natural implica que en una población que enfrente presiones para subsistir, existirán individuos mejor adaptados que otros. Algunos vivirán lo suficiente para reproducirse y otros no; además, dentro de aquellos que se reproduzcan, los más exitosos lo harán más frecuentemente, o con mayor descendencia. Este concepto implica que en una población debe haber suficiente variabilidad genética, que se refleje en un desempeño diferente en la reproducción, y que no todos los organismos vivirán lo suficiente para dejar descendencia o reemplazarse a sí mismos. Esto quiere decir, que las poblaciones deben de reproducirse y dejar un *exceso de descendencia*, para poder amortiguar el efecto sobre la reproducción de aquellos organismos que no logren reproducirse con éxito.

De esta manera, la sobre-producción de organismos es un requisito para que una población subsista en un intervalo prolongado de tiempo. Y la sobre-producción implica que las poblaciones tienen el potencial de *crecer*. La disciplina de la ecología de poblaciones, entonces, ha enfocado esfuerzos en modelar el crecimiento poblacional usando funciones matemáticas. Veremos las más básicas de ellas, con el objetivo de entender el origen y desarrollo de estos modelos.

El crecimiento en dinámica de poblaciones, está enfocado en la población, y no en el individuo. Algunos aspectos fisiológicos, e individuales, pueden ser importantes a la hora de modelar el crecimiento poblacional, y estos pueden ser incluidos como parámetros del modelo; pero, en general, el interés se centra en la estimación de la cantidad de individuos (o la biomasa) que conforma una población, y cómo cambia esta cantidad con respecto al tiempo.

El objetivo de los modelos de crecimiento, es obtener una función del tamaño de la po-

blación con respecto al tiempo. Existen dos aproximaciones principales para obtener esta función: la exponencial y la geométrica. El crecimiento exponencial se mide en cualquier momento en el tiempo, mientras que el crecimiento geométrico se mide a intervalos discretos. Es decir, ambos miden el crecimiento poblacional, pero una aproximación lo hace en intervalos continuos y la otra en intervalos discretos.

Las otra gran categoría de modelos de crecimiento tienen que ver con la dependencia de la densidad de población. Por ejemplo, una población con suficiente espacio y recursos, puede considerarse *denso-independiente*, mientras que una población que está en permanente competencia intraespecífica por la adquisición de espacio y recursos, tiene un crecimiento denso-dependiente.

## 2.1. Crecimiento denso-independiente

### 2.1.1. Crecimiento geométrico

Nuestra variable de interés es el tamaño poblacional,  $N$ . Queremos conocer el crecimiento poblacional desde año 0 ( $t = 0$ ) hasta el año 1 ( $t = 1$ ). Entonces, podemos restar  $N_1 - N_0$  para encontrar dicho crecimiento, al que llamaremos  $\Delta N$  ("Delta N"). De manera similar, podemos encontrar el crecimiento de la población en cualquier sub-intervalo de tiempo. Por ejemplo, si queremos conocer el crecimiento en el periodo  $t = 1$  y  $t = 0.5$ , entonces nombramos este intervalo como  $\Delta t$ , y obtenemos el dato al dividir  $\Delta N / \Delta t$ . Esta razón corresponde a la *tasa de crecimiento*.

Una primer idea de cómo modelar la tasa de crecimiento, es pensar en que ésta equivale a la diferencia entre las *entradas* a la población ( $B$ , natalidad e inmigración) menos las *salidas* de la población ( $D$ , mortalidad y emigración):

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = B - D$$

Para conocer la tasa de crecimiento *per cápita*, dividimos la ecuación anterior por  $N$ :

$$\frac{\frac{\Delta N}{\Delta t}}{N} = \frac{B - D}{N}$$

Si la tasa de crecimiento per cápita es mayor a cero, entonces la población crece. Si es igual a cero, la población se mantiene estable. Si es menor a cero, la población decrece. Si asu-



mimos que la diferencia entra las entradas de la población y sus salidas son *constantes*, podemos arreglar la expresión anterior como  $\frac{E-S}{N} = R_m$ ; con lo que obtenemos la forma familiar de la tasa de crecimiento:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = R_m N \quad (2.1)$$

Sin embargo, la ecuación (2.1) aún no está en función del tiempo, que es el objetivo que se busca. Primero empecemos por predecir La población en el año uno ( $N_1$ ) en función del tamaño de población inicial ( $N_0$ ). Sabemos que  $N_1$  será igual a  $N_0$  más el crecimiento poblacional durante ese intervalo de tiempo. Es decir:

$$N_1 = N_0 + \frac{\Delta N}{\Delta t}$$

Y por la ecuación (2.1), substituyendo  $N = N_0$ , se tiene la relación:

$$\begin{aligned} N_1 &= N_0 + R_m N_0 \\ &= N_0 (1 + R_m) \\ &= N_0 \lambda \end{aligned} \quad (2.2)$$

Por tanto, el tamaño de población en el año uno, es igual al tamaño de población en el año cero, más el producto de la tasa de crecimiento per cápita por el tamaño de población en el año cero. Los arreglos posteriores, muestran que  $N_1$  depende de  $N_0$  y una constante  $\lambda = 1 + R_m$ , la cual representa la *tasa de multiplicación*. Entonces, la población crece cuando  $\lambda > 1$ , se mantiene estable si  $\lambda = 1$ , y decrece si  $\lambda < 1$ .

Ahora, podemos obtener  $N_2$  al saber que  $N_2 = N_1 \lambda$ . Observamos que  $N_1 = N_0 \lambda$ ; por tanto, sustituimos el valor de  $N_1$  para acabar con  $N_2 = N_0 \lambda \lambda = N_0 \lambda^2$ . Si proseguimos de esta manera, concluimos que:

$$N_t = N_0 \lambda^t \quad (2.3)$$

Con lo que finalmente se logra el objetivo de tener una función del tamaño poblacional en relación al tiempo.

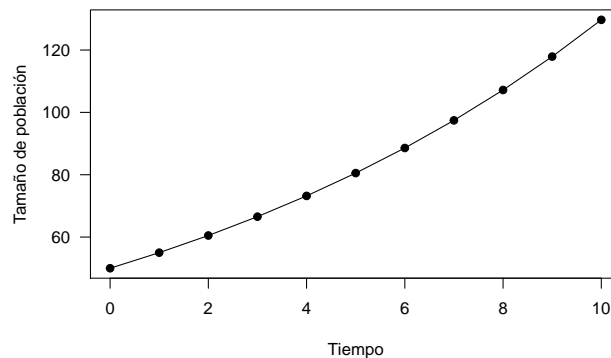
### 2.1.1.1. Ejemplos

#### Ejemplo 1 Graficar la ecuación (2.3)

Ahora que tenemos una relación del tamaño poblacional con el tiempo, podemos crear una función sencilla para observar su comportamiento.

```
plotGeomGrowth <- function(N0, lambda, t){
  vectorTiempo <- 0:t
  vectorPoblacion <- N0*lambda^vectorTiempo
  plot(vectorTiempo, vectorPoblacion,
       type = "p", xlab = "Tiempo", ylab = "Tamaño de población",
       las = 1, pch = 21, bg = 1)
  lines(vectorTiempo, vectorPoblacion)
}

plotGeomGrowth(50, 1.1, 10)
```



**Ejemplo 2** ¿Cuál es el  $\lambda$  de una población que cuenta con 33 individuos en el año 0 ( $t = 0$ ), y que tras 10 años cuenta con 25 individuos? Grafique la curva de crecimiento.

Al despejar la ecuación (2.3) para  $\lambda$  se tiene

$$\lambda = \left( \frac{N_t}{N_0} \right)^{\frac{1}{t}}$$

Substituyendo los valores correspondientes se tiene que  $\lambda = 0.973$ . Luego, usando la función creada en el ejemplo 1, y el recién calculado lambda, se grafica la curva de crecimiento.



### 2.1.1.2. Ejercicios

**Ejercicio 1** Grafique la ecuación (2.1). En el eje  $y$  la tasa de crecimiento y en el eje  $x$  el tamaño poblacional. Utilice tres valores de  $R_m$ , uno positivo, uno igual a cero y otro negativo. El tamaño inicial de la población es de 50 individuos.  $R_m \in [-1, 1]$ , y  $N \in [0, 50]$ . Cuál es la representación gráfica de  $R_m$  en el gráfico.

**Ejercicio 2** Grafique la ecuación (2.3). Utilice tres valores de  $\lambda$ , uno mayor a uno, otro igual a uno, y el último menor a 1, pero mayor a cero. El tamaño inicial de la población es de 50 individuos.

**Ejercicio 3** **PICANTE** Todo libro de lógica matemática debe contener los métodos de demostración más comunes. Utilice el método de **inducción matemática** para demostrar que la ecuación (2.3) es válida para todo  $n \in \mathbb{N}$  (números naturales). **5 % sobre la nota, dividido entre el número de estudiantes que respondan el ejercicio.**

**Ejercicio 4** Si inoculo una población de bacterias en un medio de cultivo con suficiente espacio y nutrientes, con un estimado de  $1 \times 10^6$  individuos, y tras tres horas, se estima una población de  $3.5 \times 10^6$  individuos, ¿Qué valor tiene  $\lambda$ ? **NOTA.** En este caso,  $t$  representa una hora.

**Ejercicio 5** Un cultivo de células dobla su tamaño poblacional en 15 minutos ( $\lambda = 2$ ). Si se empieza con 1000 células, ¿cuántas de ellas existen tras 3 horas?

### 2.1.2. Crecimiento exponencial

En la sección anterior, se trabajó con intervalos de tiempo discretos. Pero si queremos conocer el tamaño poblacional en cualquier momento del tiempo, debemos trabajar con inter-

valos infinitamente pequeños. Esto quiere decir que la ecuación (2.3) se escribe en su forma continua:

$$\frac{dN}{dt} = r_m N \quad (2.4)$$

La ecuación (2.4) es una *ecuación diferencial de primer orden*<sup>1</sup>. Este tipo particular de ecuaciones diferenciales tienen una solución analítica. Para este caso, se puede utilizar el método de separación de variables, para obtener la siguiente expresión del tamaño poblacional con respecto al tiempo (ver ejemplo 3):

$$N_t = N_0 e^{r_m t} \quad (2.5)$$

En la expresión anterior,  $r_m$  es la *tasa instantánea de crecimiento*, también conocida como la *tasa intrínseca de crecimiento natural*, o el parámetro de Malthus por Thomas Malthus. Este parámetro equivale a la diferencia entre la tasa intrínseca de nacimiento y la tasa intrínseca de mortalidad ( $b - d$ ). La tasa intrínseca está relacionada con la tasa de multiplicación de la siguiente forma:

$$\lambda = e^{r_m}$$

$$r_m = \ln \lambda$$

El parámetro  $r_m$  tiene aplicaciones interesantes. Una de ellas es su facilidad para utilizarse en diferentes escalas de tiempo. Por ejemplo, si  $r_m = 0.1$  por día, y queremos escalarlo a escala semanal, procedemos a multiplicar  $r_m = 0.1 \times 7 = 0.7$ . Al hacer esta transformación, se debe tener en cuenta la escala de tiempo con la que se interpretan y presentan los resultados.

### 2.1.2.1. Ejemplos

**Ejemplo 3** Como obtener la ecuación de crecimiento exponencial (2.5) de la ecuación diferencial (2.4).

<sup>1</sup>una ecuación diferencial existe cuando en la ecuación, la incógnita depende de su derivada. En este caso, si queremos despejar  $N$ , observamos que su derivada se encuentra en la expresión resultante

El método de separación de variables consiste en dejar todos los términos de la incógnita de un lado, y los términos de la variable independiente ( $t$ ) del otro lado de la igualdad ([Barrantes Campos, 2015](#)). Entonces:

$$\frac{1}{N} \times \frac{dN}{dt} = r_m$$

Luego se integra ambos lados con respecto de la variable independiente:

$$\int \left( \frac{1}{N} \times \frac{dN}{dt} \right) dt = \int r_m dt$$

Observe que del lado izquierdo los diferenciales se cancelan:

$$\begin{aligned} \int \frac{dN}{N} &= r_m t + c \\ \ln N &= r_m t + c \end{aligned}$$

Se despeja  $N$ , y se obtiene  $N = Ce^{r_m t}$ . Luego, cuando  $N = N_0$  entonces  $t = 0$ ; por lo que la expresión se simplifica a  $N_0 = Ce^0 = C$ . Dando como resultado la expresión

$$N = N_0 e^{r_m t}$$

**Ejemplo 4** De acuerdo con [Illman et al. \(2000\)](#) un gramo de *Chlorella emersonii* puede contener  $29 \text{ kJ g}^{-1}$  (energía por gramo). Si la tasa intrínseca es de  $0.99 \text{ g d}^{-1}$ , ¿cuántos gramos de *Chlorella* necesito para producir 5000 kJ? ¿Cuál es el tiempo de producción? Asuma un crecimiento exponencial, y un inóculo inicial con  $N_0 = 1 \mu\text{g}$  de *Chlorella*.

En este caso, pensamos en el tamaño poblacional como biomasa, en lugar del número de individuos. El primer paso es calcular  $N$  para producir la cantidad deseada de energía, lo cual resolvemos con una simple conversión para obtener:

$$N = \frac{1\text{g}}{29\text{kJ}} \times 5000\text{kJ} = 172.4138\text{g}$$

Luego, despejamos  $t$  de la ecuación (2.5):

$$t = \ln \left( \frac{N}{N_0} \right) r_m^{-1}$$

Se hacen las sustituciones correspondientes:  $r_m = 0.99$ ,  $N_0 = 1 \times 10^{-6}$  g,  $N = 172.414$  g, y se obtiene que el tiempo necesario para obtener una biomasa equivalente a una energía de 5000 kilojoule es  $t = 19.2$  d.

### 2.1.2.2. Ejercicios

**Ejercicio 6** Si  $\lambda = 1.027$  por semana. Escale  $\lambda$  de semanas a meses (1 mes = 4 semanas). Utilice la relación de  $\lambda = e^{r_m}$ .

**Ejercicio 7** Para los siguientes escenarios de la ecuación (2.5):

- $r_m$  negativo.
- $r_m$  igual a cero.
- $r_m$  positivo.

Obtenga el límite:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N(t)$$

Dé una interpretación de los resultados, en términos de la población.

**Ejercicio 8** Demuestre, utilizando un razonamiento deductivo, que si  $R_m < 0$ , la población decrece. Puede usar los resultados del ejercicio 7.

**Ejercicio 9** Analice biológicamente el significado del resultado del ejercicio 7, cuando  $r_m$  es positivo.

## 2.2. Crecimiento denso-dependiente

### 2.2.1. Crecimiento logístico

Nuestros dos modelos básicos funcionan en condiciones controladas, cuando el espacio y los recursos no son limitantes para el crecimiento. Sin embargo, esto no es lo que se observa en poblaciones silvestres, donde tras el periodo de crecimiento exponencial, sigue una disminución en la velocidad del crecimiento, hasta que llega a ser cero, o incluso negativo (decrecimiento).

Pueden existir varios mecanismos de regulación del crecimiento. Entre ellos existe la *competencia intraespecífica*, la *competencia interespecífica*, la *depredación*, entre otros. Algunas razones para la desaceleración del crecimiento pueden estar relacionadas a la tasa de consumo de alimento, frente a la tasa de producción. En este caso, cuando la tasa de consumo iguala a la tasa de producción, la población pierde el potencial de crecer. Los individuos empiezan a competir, puede haber emigración, mortalidad, etc.

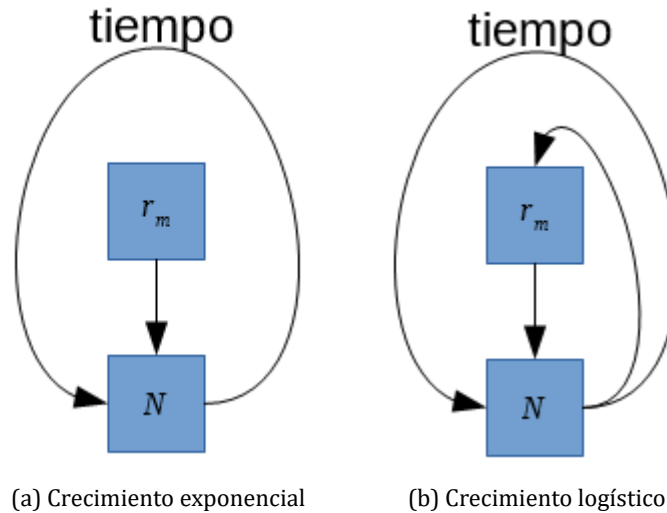


Figura 2.2.1: Diferencias en los modelos de crecimiento

Independientemente de las razones que causen la disminución del crecimiento, podemos entender que la tasa intrínseca de crecimiento ( $r_m$ ), en realidad no es una constante como en el modelo de crecimiento exponencial (Figura 2.2.1a); más bien, es una función del tamaño de población,  $N$  (Figura 2.2.1b).

$$r_m = f(N_t)$$

Esta función debe tener algunas características particulares. Por ejemplo, debe ser máxima cuando el tamaño de población es pequeño, asumiendo que en ese momento hay muchos recursos y espacio para todos los individuos<sup>2</sup>. Por otro lado, cuando la población alcanza un tamaño grande, la tasa de crecimiento debe disminuir hasta llegar a cero.

Debemos introducir un nuevo término a nuestro modelo de crecimiento, para cumplir con las características descritas arriba. Este término es la *capacidad de carga*,  $K$ , que es el punto donde la tasa de crecimiento se vuelve cero.

<sup>2</sup>Ignoramos el hecho de que en tamaños muy pequeños de población, existe problemas genéticos, o para encontrar pareja (Efecto Allee), que provocarían un crecimiento negativo.

Una expresión que cumple con estos requerimientos es:

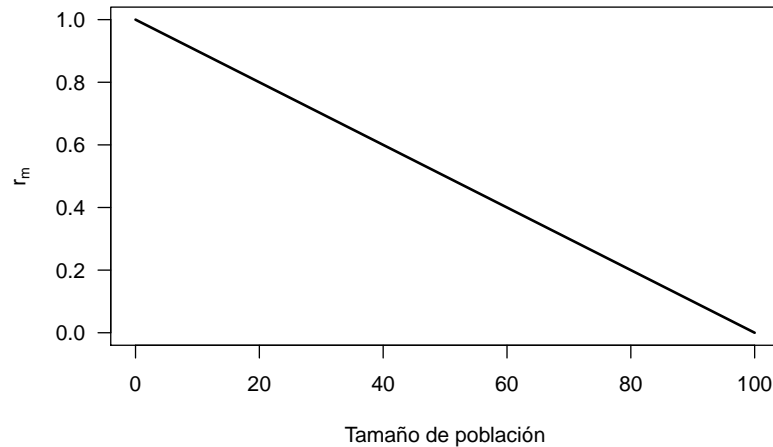
$$r_m = r_m \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right)$$

Podemos observar el comportamiento de  $r_m$  con un gráfico:

```
rm <- 1
K <- 100
N <- 0:100

val <- rm * (1 - (N / K))

plot(N,
      val,
      type = "l", las = 1, lwd = 2,
      xlab = "Tamaño de población",
      ylab = expression(r[m])
    )
```



Si ahora sustituimos la versión denso-dependiente de  $r_m$  en la ecuación (2.5), obtenemos

$$\frac{dN}{dt} = r_m N_t \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \quad (2.6)$$

Esta ecuación diferencial también puede resolverse por el método de separación de va-



riables (ver Ejemplo 3). Una vez resuelta, la expresión en función del tiempo es:

$$N_t = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1\right) e^{-rt}} \quad (2.7)$$

Podemos graficar el comportamiento de la curva para una población hipotética con:  $r_m = 0.4$ ,  $K = 100$ , y  $N_0 = 10$ . Para ello, usamos el siguiente código:

```
r <- 0.4
K <- 100
N0 <- 10
curve(
  K/(1+((K/N0-1)*exp(-r*x))),
  from = 0,to = 20,
  las = 1, lwd = 2,
  xlab = "Tiempo", ylab = "Tamaño de Población")
```

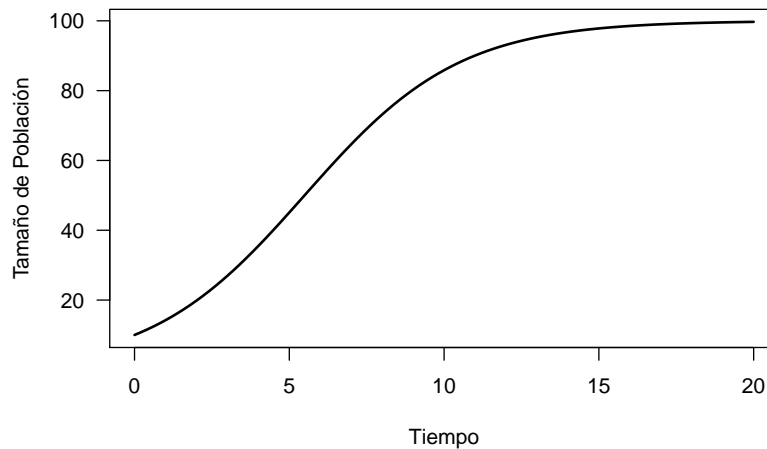


Figura 2.2.2: Crecimiento logístico, con capacidad de carga igual a cien individuos

Observamos que la población ya no crece de manera indefinida. Ahora tiene un tope superior igual a la capacidad de carga,  $K$ . Técnicamente, decimos que existe un límite asintótico al crecimiento; ya que, el tamaño de población *tiende a*  $K$ , pero nunca llega a alcanzarlo (pero ver ejercicio 10).

Por otro lado, observamos que la población crece rápidamente al inicio; pero, al final de la curva el crecimiento se detiene. Esto implica que en algún punto, el crecimiento alcanza un

máximo. Este punto se conoce como el *punto de inflexión*.

De cálculo diferencial, sabemos que los puntos de inflexión se obtienen al igualar la segunda derivada de la función a cero:

$$\frac{d^2N}{dt^2} = \frac{d(dN)}{d(dt)} = 0$$

Sabemos que la primer derivada de  $N_t$  corresponde a la ecuación (2.6). Entonces, para encontrar el punto de inflexión, primero debemos encontrar:

$$\frac{d^2N}{dt^2} = \frac{d(dN)}{d(dt)} = D \left[ r_m N_t \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right] = 0$$

Se utiliza la regla del producto, y se tiene:

$$D_{N_t} [r_m N_t] \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) + r_m N_t D_{N_t} \left[ \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \right] = 0$$

Al resolver las derivadas se obtiene:

$$N = \frac{K}{2}$$

Quiere decir, que el mayor crecimiento se obtiene cuando el tamaño de población es igual a la mitad de la capacidad de carga. Si sustituimos  $N = K/2$  en la ecuación (2.6), tenemos que el crecimiento máximo de una población es<sup>3</sup>:

$$\left. \frac{dN}{dt} \right|_{N=K/2} = \frac{r_m K}{4}$$

Esto tiene grandes implicaciones en el manejo de recursos naturales. Es la base de los modelos de producción excedentaria. En pesquerías, a este número se le conoce como *Máximo Rendimiento Sostenible*; sin embargo, ha sido fuertemente criticado (Larkin, 1977), y en la actualidad se utilizan algunas variantes de esta cantidad, o otros modelos más apropiados, basados en estructura de edades o tallas.

<sup>3</sup>La línea vertical a mano izquierda en la ecuación indica que la derivada debe evaluarse en  $N_t = K/2$ .

### 2.2.2. Usos del modelo logístico

En la sección anterior calculamos el *Máximo Rendimiento Sostenible* (MRS). Ahora lo definiremos como:

El crecimiento máximo que una población puede producir, bajo una capacidad de carga determinada. Ésta es la cantidad máxima de individuos, o biomasa, que se puede extraer de una población, sin provocar un crecimiento negativo.

Recordando que:

$$\text{Tamaño de población} = \text{Tamaño anterior} + \text{Crecimiento}$$

La idea de *cosechar* una población se fundamenta en que si se extrae una cantidad igual al crecimiento de la población, la biomasa restante logrará regenerarse y crecer. La idea del MRS, es que el tamaño de una población cosechada, debe llevarse a  $N/2$ , para poder aprovechar el crecimiento máximo que puede generar dicha población.

**Ejercicio 10** Demuestre que la población no crecerá más cuando llega a la capacidad de carga. Es decir, tome el límite de la ecuación (2.6), cuando  $t \rightarrow \infty$ .

**Ejercicio 11** Suponga que existe un tanque sobre una balanza. Este tanque contiene aguas residuales, que son limpiadas por una pequeña planta del género *Lemna*. El flujo del tanque es tal, que la masa del agua siempre se mantiene constante; de modo que la balanza solo mide el crecimiento de *Lemna*. Nos interesa mantener una población de *Lemna* con un rápido crecimiento; ya que éste es proporcional a la tasa de extracción de toxinas del tanque. El tanque inicia con 1 kg de *Lemna*, con una tasa de crecimiento es de  $5 \times 10^{-6} \text{ s}^{-1}$ . Además, se ha determinado que el tanque solo soporta 100 kg de *Lemna*. ¿Cuál es el tamaño de población de *Lemna* que debería haber en el tanque para maximizar el crecimiento? ¿Cuánta biomasa debe extraer **en un día** para mantener un máximo de crecimiento? ¿A qué biomasa total debería cosechar la *Lemna*?

**Ejercicio 12** De acuerdo con la definición del MRS, se asume que el crecimiento es igual a la cosecha. ¿Qué tan atinada es esta suposición?

**Ejercicio 13** Grafique la tasa de crecimiento poblacional usando  $N_t$  como variable independiente. Asuma  $K = 100$ ,  $N_0 = 1$ ,  $r_m = 1$ .

### 2.2.3. Matrices

COMADRE COMADRE DATA Ojo a la guía de usuario

## 2.3. Otras fuentes bibliográficas

Esta sección está basada en los capítulos 4 y 5 de [Neal \(2004\)](#). En la sección 2.3 de [Berryman y Kindlmann \(2008\)](#), se desarrollan los mismos modelos básicos vistos aquí; en este mismo libro se presenta una buena introducción sobre la ecología de poblaciones como *sistemas*, en el capítulo 1.

## Capítulo 3

### Demografía

En el primer capítulo del material del curso, tratamos algunos modelos de crecimiento, donde factores importantes, como el sexo, la edad y el estado reproductivo de los organismos fueron ignorados. Anteriormente, consideramos a las poblaciones como una masa sin estructura que crece en relación al tiempo, y su propio tamaño. Esto tiene consecuencias importantes a la hora de contrastar las predicciones de los modelos, con datos reales sobre poblaciones.

Por ejemplo, en muchas poblaciones aprovechadas, los métodos de captura tienen alta selectividad para ciertas tallas o edades. Por tanto, existe un componente que provoca un efecto asimétrico en la mortalidad de una clase de edad a la siguiente.

Utilizar estructuras de edades en los modelos de dinámica de poblaciones, permite predecir algunos efectos de acciones de manejo. Por ejemplo, ¿qué pasa si distribuimos la mortalidad de manera equitativa en todas las clases de edad, o qué pasa si cargamos la mortalidad en cierta clase de edad pero no en las otras? Este tema se refleja en los reglamentos de tallas mínimas para la pesca en Costa Rica, por ejemplo.

La estructura por edades, puede entenderse como el aporte de cada clase de edad a la fecundidad, y a la supervivencia de una clase a la siguiente. Por ejemplo, podemos pensar en un modelo sencillo donde tenemos tres estados en una población: neonatos, juveniles y adultos. Los neonatos aportan individuos desde su clase, hacia los juveniles. Los juveniles pueden reproducirse tempranamente, y aportar individuos a los neonatos mediante la reproducción; además, aquellos que sobrevivan pasarán a la clase adulta. Por último, la clase adulta aportará muchos individuos a los neonatos mediante la reproducción, y algunos de ellos sobrevivirán y permanecerán en la misma clase en la siguiente generación (Figura [3.0.1](#)).

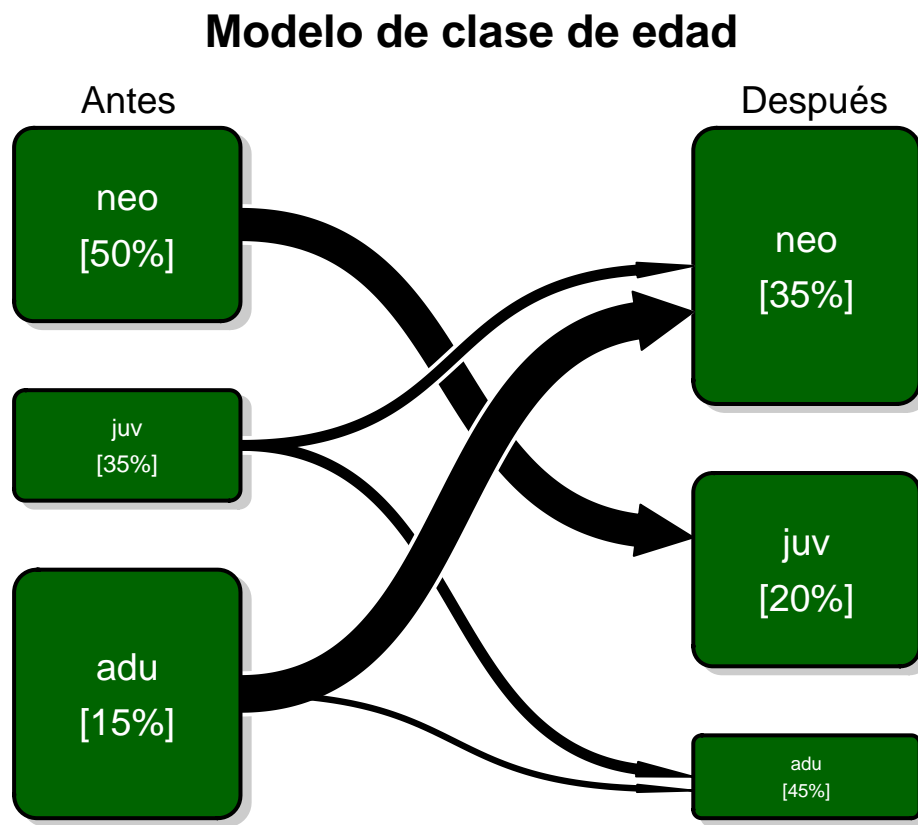


Figura 3.0.1: Ejemplo de las transiciones entre clases de edad

En las secciones posteriores, aprenderemos los fundamentos del uso de modelos estructurados por edad, y sus aplicaciones al manejo de recursos naturales. Para ayudar a la comprensión de la teoría, y su aplicación a datos reales, utilizaremos el paquete `popbio` de R.

Debemos instalarlo en la computadora, utilizando las siguientes líneas:

```
install.packages("popbio")
```

### 3.1. Tablas de vida

Las tablas de vida resumen un estudio longitudinal, que investiga el destino de los individuos de una *cohorte* durante su vida (o una muestra de la cohorte). Usualmente, la primera columna de una tabla de vida consiste del número de individuos en una clase de edad. Y las clases de edad, dependen del ciclo de vida de los organismos.

Este ordenamiento de los datos permite investigar cuántos individuos sobreviven de una clase de edad a la siguiente. Y a partir de aquí, se construyen otros valores poblacionales importantes.

Para construir una tabla de vida, debemos seguir los siguientes pasos<sup>1</sup>:

1.  $x$ : Definir un intervalo de edad, que sea apropiado para el ciclo de vida de la especie. Puede indicarse únicamente el valor inicial del intervalo en la columna, pero lo ideal es trabajar con el punto medio del intervalo de clase. Por ejemplo, para el intervalo  $[a, b)$ , calculamos el punto medio del intervalo como  $x = (a + b)/2$ .
2.  $S_x$ : Indicar el número de supervivientes en esa clase de edad.
3.  $D_x$ : Anotar el número de muertes en esa clase de edad. Se calcula como  $D_x = S_x - S_{x+1}$ .
4.  $l_x$ : Calcular la proporción de sobrevivientes con respecto al número de individuos en la primera clase de edad  $S_0$ . Para cada fila de la tabla de vida, calcular  $l_x = S_x/S_0$ .
5.  $d_x$ : Se calcula como  $D_x$ , pero la columna con los datos de entrada es  $l_x$ . Es decir:  $d_x = l_x - l_{x+1}$ .
6.  $q_x$ : La tasa de mortalidad, que se calcula como  $q_x = D_x/S_x$  ó  $q_x = d_x/l_x$ .
7.  $e_x$ : La esperanza de vida promedio. Esta se calcula al sumar todos los sobrevivientes desde la clase de edad  $x$  hasta la última, dividido entre el número de supervivientes en

---

<sup>1</sup>en poblaciones silvestres de animales, generalmente se trabaja solo con las hembras

la clase  $x$ . Esta manera de calcular  $e_x$  supone que todos los individuos sobreviven desde el inicio de la clase de edad hasta el final y luego mueren. Para corregir restamos a este valor la mitad de la amplitud del intervalo en la clase de edad  $x$ . Es decir, si la amplitud del intervalo es un año, entonces restamos  $0.5 \|x\| = 0.5(1)$ . La fórmula Si tenemos  $n$  clases de edad, entonces calculamos  $e_x = (\sum_{i=x}^n S_i) / S_x - 0.5 \|x\|$ .

Los cálculos anteriores son interesantes, pero aún hay datos que se pueden añadir para sacar todo el provecho de las tablas de vida: los datos de reproducción. En el caso de animales, las tablas suelen trabajarse con el número de hembras; además, pueden añadirse datos sobre la descendencia que produce cada hembra (contando también solo los individuos de este sexo). Por lo tanto, a las columnas anteriores añadimos las siguientes:

1.  $m_x$ : El número de descendientes hembras por cada hembra de la clase  $x$
2.  $m_x l_x$ : La producción de nuevas hembras por clase de edad.
3.  $x m_x l_x$ : paso intermedio para calcular parámetros reproductivos.

Y con los resultados de una tabla como esta, podemos calcular parámetros importantes como la tasa de crecimiento neta ( $R_0$ ), que es la cantidad promedio de descendientes hembras que produce una hembra a lo largo de su vida. También podemos calcular el tiempo medio de generación ( $T_c$ ), que es tiempo que en promedio dura una hembra en producir una cantidad de descendientes hembra igual a la tasa de crecimiento neta,  $R_0$ . Estos parámetros los calculamos como:

$$R_0 = \sum l_x m_x$$

$$T_c = \sum x m_x l_x$$

El  $R_0$  es un reflejo de la tasa de multiplicación ( $\lambda$ , ver sección 2.1.1). Es decir, la población crece si  $R_0 > 1$ , se mantiene estable si  $R_0 = 1$ , y decrece si  $R_0 < 1$ .

También podemos relacionarlo con la tasa intrínseca de crecimiento per cápita  $r_m$  (ver sección 2.1.2). Para ello usamos la siguiente relación:

$$r_m \approx \frac{\ln(R_0)}{T_c}$$



### 3.1.1. Tablas de vida sobre cohortes (tablas horizontales)

Este tipo de tablas se construyen al seguir un grupo de organismos de una misma cohorte o generación. Es más utilizado en plantas o animales sésiles; sin embargo, con el financiamiento y el equipo correcto, puede ser utilizado en animales móviles.

El paquete **popbio** de R, ofrece varios conjuntos de datos. Uno de ellos sobre una planta llamada *Aquilegia*. El conjunto de datos contiene información sobre cada planta, y su destino después de muestreos anuales.

```
library(popbio) # cargar paquete
data("aq.trans") # cargar datos
aq.trans -> dat; rm(aq.trans) # crear objeto de trabajo

# arreglar niveles del factor
dat$status <- factor(dat$stage, levels(factor(dat$stage))[1:4])
attach(dat)
head(dat, 5) # muestra las primeras 5 filas de datos
```

```
##   plot year plant  stage leaf rose fruits  fate rose2 status
## 1  903 1996     1  small    0   0      0 small   NA  small
## 2  903 1996     2 flower   NA  NA      1 large   NA flower
## 3  903 1996     3  small    0   0      0 large   NA  small
## 4  903 1996     4  small    1  NA      0 small    0  small
## 5  903 1996     7  small    2  NA      0 large   NA  small
```

```
# Construimos una matriz con los datos de sobrevivencia
(pop <- table(year, status))
```

```
##           status
## year  recruit small large flower
## 1996      12   134   17    62
## 1997     287    75   68     6
## 1998     186    60   41    80
## 1999      76    84   57    74
## 2000       5    58   59    52
## 2001       5    31   58     8
## 2002       0    13   16     0
## 2003       3     6    4     0
```

```

#Escogemos una diagonal de la matriz (cohorte)
Sx <- numeric(4)
for(i in 1:4){
  Sx[i] <- pop[(i+2),i]
}

aqData <- tablaVida(x.sup = 1:4, Sx = Sx)
rm(dat, pop, i) # Limpiar un poco

```

Si aplicamos las fórmulas que hemos visto en clase, obtenemos la siguiente tabla de vida:

Cuadro 3.1.1: Tabla de vida para una cohorte de *Aquilegia*.

$x$	$S_x$	$D_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$e_x$
1	186	102	1.000	0.548	0.548	1.312
2	84	25	0.452	0.134	0.298	1.298
3	59	51	0.317	0.274	0.864	0.636
4	8	NA	0.043	NA	NA	0.500

### 3.1.2. Tablas de vida estáticas

Para algunos animales grandes y longevos, no es práctico construir tablas de vida horizontales. Así que se toman datos en un momento determinado de tiempo, y la tabla se construye a partir de esta información.

**Tablas de vida verticales o tiempo-específicas**— Estas tablas se construyen cuando se conoce la edad de los organismos. Entonces, se cuentan cuántos individuos hay en cada clase de edad; posteriormente, se cuentan las muertes en cada clase de edad, y se combina la información para construir una tabla de vida.

**Tablas estacionarias basadas en la edad a la muerte**— Estas tablas se construyen con información de cadáveres, o partes de éstos. La edad en los cadáveres debe poder ser establecida claramente para que el método funcione. En [Neal \(2004\)](#), se explica el método con un ejemplo basado en el carnero de Dali *Ovis dalli*. Donde el investigador recolectó cráneos y determinó la edad de cada uno.

Por ejemplo, si recolecto 1000 mandíbulas de algún mamífero, y puedo datar estos huesos, el primer paso es asumir que estos 1000 individuos constituyen la primer clase de edad.

Luego, si el número de mandíbulas en la segunda clase de edad  $S_2$  es 600, resto el  $S_x$  anterior a esta cantidad, y así calculo  $D_1$ . Es decir,  $D_1 = 1000 - 600$ . Y así sucesivamente.

**Tablas estacionarias basadas en la estructura de edad de la población—** Si la población no cambia en tamaño (la tasa de natalidad iguala la tasa de mortalidad), y si la estructura de edad es un reflejo de la Supervivencia ( $S_x$ ): podemos asumir que la edad de los individuos puede ser datada de manera precisa, y que hemos obtenido una muestra representativa de la población (Neal, 2004). Esto quiere decir, que podemos utilizar la frecuencia en cada clase de edad, y asumir que corresponde a la supervivencia. Y que el cambio de frecuencia de una clase de edad a la siguiente se debe a la mortalidad ( $D_x$ ).

## 3.2. Curvas de supervivencia

Las tablas de vida pueden mostrar algunos detalles de las estrategias de supervivencia de los organismos. Por ejemplo, ¿tienen cuidado parental, o confían en un gran número de juveniles (o huevos, larvas, semillas) de los cuales un pequeño porcentaje de ellos llegarán a ser adultos?

Para ello, podemos utilizar directamente la columna  $S_x$  y graficarla contra la columna  $x$ . Sin embargo, si queremos comparar entre distintas especies, o contra diferentes experimentos o estudios, lo ideal es utilizar una columna normalizada como  $l_x$ . En algunos casos, para mejorar la visualización de los datos, se multiplica la columna  $l_x$  por un factor, generalmente un factor de mil, para mostrar la supervivencia por cada mil individuos.

También se puede explorar la mortalidad en cada clase de edad, siguiendo un procedimiento similar; pero, reemplazando  $l_x$  por  $q_x$ . Para ilustrar el procedimiento podemos utilizar los datos del Cuadro 3.1.1:

```
op <- par()
par( mar = c(5, 5, 4, 5) + 0.1)

plot(aqData[,1],aqData[,4]*1000,
      xlab = "Edad", ylab = "", axes = FALSE, type = "n")

axis(side = 2, at = c(0,500,1000))
lines(aqData[,1],aqData[,4]*1000, lwd = 2)
mtext(side = 2, "Supervivencia x 1000", line = 3)
```

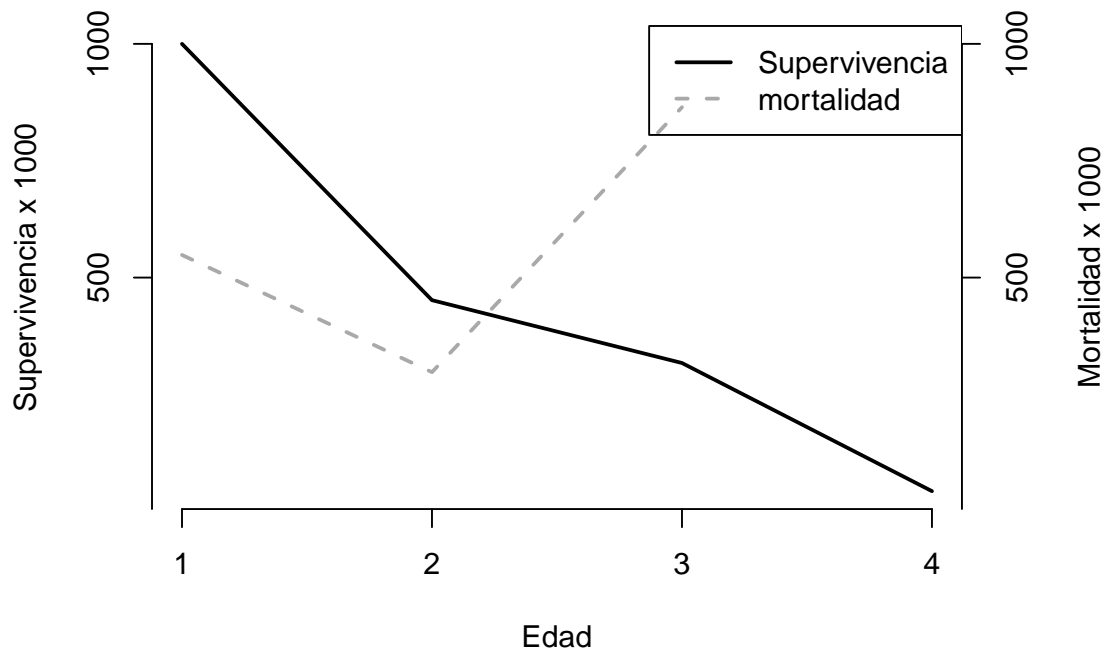


Figura 3.2.1: Supervivencia y mortalidad de *Aquilegia*

```
axis(side = 1, at = 1:4)

axis(side = 4, at = c(0,500,1000))
lines(aqData[,1],aqData[,6]*1000, lwd = 2, lty = 2, col = "darkgray")
mtext(side = 4, "Mortalidad x 1000", line = 3)

legend("topright", legend = c("Supervivencia", "mortalidad"),
      lty = c(1,2), lwd = c(2,2), col = c(1, "darkgray"))

par(op)
rm(aqData)
```

### 3.3. Análisis de Curvas de Captura

Las curvas de captura fueron desarrolladas para analizar datos en pesquerías. Su objetivo es determinar la tasa de supervivencia, o mortalidad, para una población. Este método asume que todas las clases de edad tienen una misma tasa de supervivencia.

Es una herramienta general que puede ser utilizada con tablas de vida estacionarias. En general, el análisis de curvas de captura puede ser utilizado en casos donde se tengan frecuencias de individuos por clase de edad.

El análisis de curvas de captura, también puede utilizarse con datos de tallas; siempre y cuando, exista una función que relacione las tallas con la edad. En este último caso, hay que considerar la incertidumbre que existe al convertir tallas a edades <sup>2</sup>.

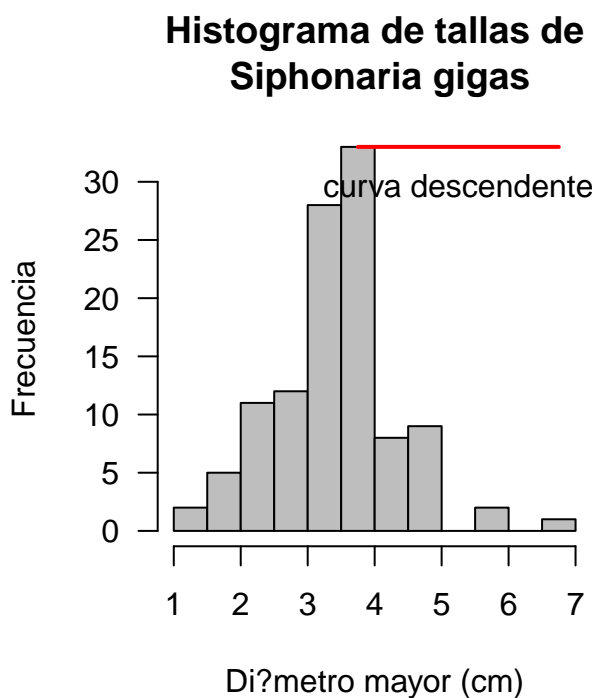


Figura 3.3.1: Histograma de tallas de *Siphonaria gigas* en el RNVS Playa Hermosa-Punta Mala. Datos de 2017-2018.

En la mayoría de los casos, tanto con datos de edades como tallas, existirán clases pobremente representadas (Figura 3.3.1). Esto se debe a que la probabilidad de captura con ese método específico varía en función de la edad o talla. También puede significar que existe una

<sup>2</sup>Una manera de hacerlo es utilizar simulaciones de Monte Carlo.

separación espacial en las diferentes edades de la especie; y por tanto, que no fueron representadas en el muestreo.

Cuando esto sucede, se utiliza la sección descendente de la curva, y se asume que todas las clases contenidas en esa sección están bien representadas. Una vez que se ha seleccionado el sub-conjunto de datos con el cual se hará la estimación, se pueden utilizar varios métodos para estimar la tasa de supervivencia (o mortalidad).

### 3.3.1. Método de Chapman y Robson 1960. Estimación de supervivencia usando todas las clases de edad

Este método se deriva de asumir que los conteos de individuos supervivientes provienen de una distribución de probabilidad multinomial<sup>3</sup>. En cada una de las clases de edad, la probabilidad de obtener un individuo de edad  $x$  tiene una distribución geométrica:  $f_x(x) = (1 - s)s^x$ . Donde  $s$  es la probabilidad de sobrevivencia que se desea estimar.

El desarrollo del estimador de  $s$ , se detalla en [Skalski et al. \(2005\)](#). Y se basa en el concepto de *máxima verosimilitud*. Su fórmula es sencilla:

$$\hat{s} = \frac{T}{n + T - 1}$$

Donde  $n$  es el tamaño de la muestra.  $T = \sum_{i=1}^n x_i$ , es decir la suma de las edades de todos los individuos en la muestra. La varianza de  $\hat{s}$ , se calcula como:

$$\text{Var}(\hat{s}) = \hat{s} \left( \hat{s} - \frac{T - 1}{n + T - 2} \right)$$

Suponer que todas las clases de edad mantienen una tasa de supervivencia común es arriesgado. Las suposiciones que se deben cumplir para aplicar este modelo con seguridad son:

1. Existe una estructura de edad estable.
2. La población es estacionaria.
3. Todos los animales tienen una misma probabilidad de selección(captura).
4. La muestra es representativa de la población.

<sup>3</sup>La distribución multinomial es una versión de la versión binomial para más de dos estados posibles de la variable.

5. El destino de todos los animales es independiente.
6. Todas las edades se estiman sin error.
7. La probabilidad de supervivencia anual es constante a través de todas las clases de edad.

### 3.3.2. Método de regresión

De manera alternativa, se puede utilizar una simple regresión lineal para estimar una tasa de supervivencia común a todas las clases de edad. Para ello, asumimos que el número esperado de individuos contados en una clase de edad  $x$  ( $S_x$ ), es igual un número de reclutas  $N_0$ , que se mantiene constante a través del tiempo; multiplicado por la probabilidad de que un individuo sea capturado en la muestra  $p$ ; multiplicado por probabilidad de haber sobrevivido hasta la clase  $x$  ( $s^x$ ). Es decir:

$$E(S_x) = N_0 p s^x$$

Si tomamos logaritmo a ambos lados de la expresión anterior, obtenemos:

$$\ln(\bar{S}_x) = \ln(N_0 p) + x \ln(s)$$

Que presenta la forma familiar de una línea recta:  $y = a + bx$ . Lo importante aquí, es reconocer que  $s = e^b$ . Así que al estimar los parámetros de la recta, podemos derivar la tasa de supervivencia  $s$ .

**Ejemplo 5** *Calcular la tasa de supervivencia, usando los datos de Aquilegia (Cuadro 3.1.1)*

```
#Definir los datos para la regresión
y <- log(Sx) #Sx, es el conteo de supervivientes de Aquilegia
x <- 1:4 # Las clases de edad

salida <- glm(formula = y~x, family = gaussian(link = "identity"))
s <- signif(
  exp(coef(salida)[2]),
  digits = 3)

sLim <- signif(
```

```
exp(confint(salida)[2,]),
digits = 3)
```

Con el código de arriba, obtenemos que  $s = 0.376$ , con un intervalo de confianza al 95 % de 0.234–0.602.

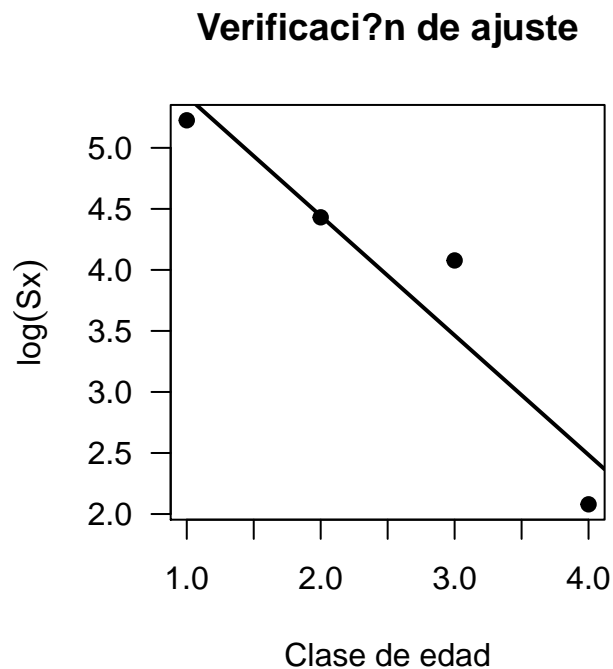


Figura 3.3.2: Verificación de ajuste del modelo a los datos de extitAquilegia. Los puntos debería aparecer alineados con la recta de mejor ajuste

### 3.3.3. Ejercicios

**Ejercicio 14** ¿Cual es el significado ecológico de  $R_0$ ?

**Ejercicio 15** Si a usted le piden hacerse cargo de determinar el éxito de un programa de reintroducción, basado en el éxito reproductivo de la especie: Enumere los pasos a seguir para determinar si la especie se reproduce exitosamente, utilizando las herramientas vistas en las tablas de vida? Asuma que ud puede muestrear una cohorte de principio a fin.

**Ejercicio 16** Calcule si la siguiente población está creciendo, se mantiene estable o está decreciendo:



```
##          x  Sx  mx
## [1,]    5  20  0.0
## [2,]   10  45  0.0
## [3,]   15  10  1.2
## [4,]   20   5  1.1
```

**Ejercicio 17** En [Neal \(2004\)](#) se presentan los datos sobre el estudio de *Ovis dalli*. Calcule la tabla de vida:

```
##          x  Sx
## [1,]    1 608
## [2,]    2 487
## [3,]    3 480
## [4,]    4 472
## [5,]    5 465
## [6,]    6 447
## [7,]    7 419
## [8,]    8 390
## [9,]    9 348
## [10,]  10 268
## [11,]  11 154
## [12,]  12  59
## [13,]  13   4
## [14,]  14   2
## [15,]  15   0
```

**Ejercicio 18** Grafique la curva de supervivencia y mortalidad del ejercicio anterior.

**Ejercicio 19** Estime una tasa de supervivencia común a todas las clases de edad de *Ovis dalli*, usando los datos del ejemplo 17. Use el método de análisis de curvas de captura por regresión.

### 3.4. Matrices

En la sección anterior, nos enfocamos en el cálculo de algunos parámetros de crecimiento poblacional utilizando tablas de vida. Las tablas de vida son útiles cuando tenemos clases de edad bien definidas, sin embargo, en algunos casos es más conveniente estructurar una población por *etapas*, y no por clases de edad. Para este caso, el uso de matrices es más apropiado.

### Modelo poblacional de la ballena asesina

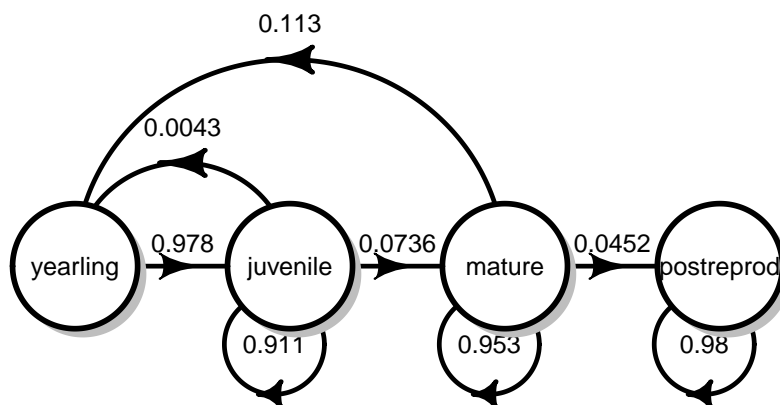


Figura 3.4.1: Un diagrama que representa gráficamente una matriz de transición

Por ejemplo, algunos insectos pueden ser fácilmente descritos por etapas: huevo, larva, pupa y adulto. Igual que algunas plantas: semilla, plántula, flor, fruto. Incluso, los modelos matriciales son útiles en animales cuyas etapas de vida están mejor diferenciadas por el comportamiento, más que por la edad; es decir, la supervivencia en cada etapa está más relacionada con el comportamiento, que con la edad del individuo.

El paquete **popbio** de R, contiene un conjunto de datos sobre la ballena asesina. En este conjunto de datos, la estructura de la población está mejor representada por sus etapas (Figura 3.4.1). Entendemos del diagrama, que las flechas nacen de la etapa inicial y apuntan hacia la etapa a la cual se hará la transición. Vemos que en algunos casos, las flechas salen desde una etapa, y apuntan a sí mismas; en este caso, se habla de permanencia ( $P$ ). Si la etapa apunta a otra de mayor edad, se habla de crecimiento ( $G$ ). Finalmente, si la etapa apunta a una de menor edad se habla de fecundidad ( $F$ ).

Las **matrices de transición** contienen la información sobre la probabilidad de pasar de un estado a otro (como en la figura 3.0.1 también). Por ejemplo, para el diagrama de la ballena asesina, la matriz asociada es:

Cuadro 3.4.1: Matriz de transición para la ballena asesina.

		Desde etapa			
		yearling	juvenile	mature	postreprod
Hasta etapa	yearling	0.0000	0.0043	0.1132	0.0000
	juvenile	0.9775	0.9111	0.0000	0.0000
	mature	0.0000	0.0736	0.9534	0.0000
	postreprod	0.0000	0.0000	0.0452	0.9804

Por convención, la matriz se lee desde las columnas hacia las filas. Es decir, si queremos encontrar la probabilidad de pasar de la etapa adulta, a la post-reproductiva, primero se ubica la columna de los adultos (*mature*), y luego se busca la fila de los post-reproductivos (*postrep*), y se lee la celda que interseca esa columna con esa fila. Para este caso es 0.0452.

### 3.4.1. Proyección de una matriz a $N_{t+1}$

Uno de los usos de las matrices de transición (también llamadas matrices poblacionales), es la proyección del tamaño de población en el tiempo. Esto es lo que el modelo de *Crecimiento Geométrico* hacía, pero con un tamaño de población global, sin estructura por etapas o edades.

Para proyectar una matriz, necesitamos entender la **multiplicación matricial**. Esta es una operación básica que se enseña en los cursos de álgebra lineal, y consiste en multiplicar los elementos de una matriz con los elementos de otra matriz o vector. Pero para ello, hay un orden específico.

Retomando la matriz de transición de la ballena asesina, pero sustituyendo los valores numéricos por símbolos, tenemos:

Cuadro 3.4.2: Matriz de transición para la ballena asesina, expresada de manera simbólica.

	yearling	juvenile	mature	postreprod
yearling		$F_{jy}$	$F_{my}$	
juvenile	$G_{yj}$	$P_j$		
mature		$G_{jm}$	$P_m$	
postreprod			$G_{mP}$	$P_P$

Vamos a llamar a esta matriz **A**. Luego, para la proyección es necesario contar con un vector que contenga el número de individuos en el año (o unidad correspondiente) previo al

que se desea proyectar. Es decir, si queremos proyectar a  $t + 1$ , debemos conocer el tamaño de población en el año  $t$ .

$$\mathbf{n}_t = \begin{pmatrix} n_y \\ n_j \\ n_m \\ n_p \end{pmatrix}$$

Luego, representamos la operación como:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A}\mathbf{n}_t$$

La expresión anterior es una forma corta de representar la multiplicación de matrices. Tanto los vectores como las matrices pueden ser representados en negrita; las matrices en mayúscula; los vectores en minúscula. Esta expresión simplifica la siguiente operación:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0 & F_{jy} & F_{my} & 0 \\ G_{yj} & P_j & 0 & 0 \\ 0 & G_{jm} & P_m & 0 \\ 0 & 0 & G_{mp} & P_p \end{pmatrix} \times \begin{pmatrix} n_y \\ n_j \\ n_m \\ n_p \end{pmatrix}$$

El resultado de esta multiplicación es un arreglo con el número de filas iguales al primer multiplicando (la matriz), y el número de columnas iguales al segundo multiplicando (el vector). Por tanto, el resultado es un nuevo vector.

El  $i$ -ésimo elemento del vector  $\mathbf{n}_{t+1}$ , se calcula como:  $\sum_{j=1}^k \mathbf{A}_{i,j} \cdot \mathbf{n}_j$ . Todo el proceso se resume a continuación:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0 \cdot n_y + F_{jy} \cdot n_j + F_{my} \cdot n_m + 0 \cdot n_p \\ G_{yj} \cdot n_y + P_j \cdot n_j + 0 \cdot n_m + 0 \cdot n_p \\ 0 \cdot n_y + G_{jm} \cdot n_j + P_m \cdot n_m + 0 \cdot n_p \\ 0 \cdot n_y + 0 \cdot n_j + G_{mp} \cdot n_m + P_p \cdot n_p \end{pmatrix} \quad (3.1)$$

**Ejemplo 6** *Hacer una proyección a  $t + 1$  con la matriz de transición de la ballena asesina*

Vamos a asumir que se realizó un censo poblacional, y que los datos de abundancia se clasificaron según las etapas de la matriz de transición (Cuadro 3.4.1). Los resultados del censo fueron:

$$\mathbf{n}_t = \begin{pmatrix} 123 \\ 87 \\ 60 \\ 64 \end{pmatrix}$$

Si sustituimos los valores de la matriz de transición, y los datos del censo en la ecuación (3.1), tenemos:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \begin{pmatrix} 0 \cdot 123 + 0.0043 \cdot 87 + 0.1132 \cdot 60 + 0 \cdot 64 \\ 0.9775 \cdot 123 + 0.9111 \cdot 87 + 0 \cdot 60 + 0 \cdot 64 \\ 0 \cdot 123 + 0.0736 \cdot 87 + 0.9534 \cdot 60 + 0 \cdot 64 \\ 0 \cdot 123 + 0 \cdot 87 + 0.0452 \cdot 60 + 0.9804 \cdot 64 \end{pmatrix}$$

El resultado es:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \begin{pmatrix} 7.17 \\ 199.5 \\ 63.6 \\ 65.5 \end{pmatrix}$$

En R:

```
library(popbio)
data(whale)

nt <- c(123, 87, 60, 64)

ntp1 <- whale%*%nt # el '%*%' representa el operador para multiplicar
                  # matrices en R

ntp1

##           [,1]
## yearling    7.17
## juvenile  199.50
## mature     63.61
## postreprod 65.46
```

```
#limpiar  
detach("package:popbio", unload = TRUE)  
rm(whale, ntp1, nt)
```

### 3.5. Otras fuentes bibliográficas

En [Neal \(2004\)](#) se da una introducción gentil a la demografía, pero los métodos de análisis son limitados a unos pocos; básicamente, se limitan a enseñar las técnicas necesarias para comprender los fundamentos detrás de cada análisis. Por otro lado, [Skalski \*et al.\* \(2005\)](#) describe detalladamente las variantes de cada técnica, con un enfoque práctico; además, presenta discusiones sobre la utilidad de cada método de análisis y sus supuestos. Como nota precautoria, en [Skalski \*et al.\* \(2005\)](#), las convenciones sobre los nombres de las columnas de las tablas de vida difieren a las expuestas en este material.

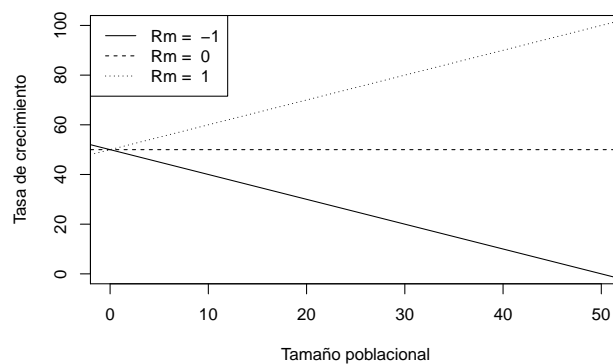
Una pequeña reseña histórica, acompañada de una introducción gentil a los modelos de matrices se da en [Neal \(2004\)](#). Mientras que los detalles matemáticos de los cálculos relacionados con los modelos de matrices se da en [Skalski \*et al.\* \(2005\)](#). También se recomienda el uso de libros de Álgebra Lineal como referencia, al estudiar modelos matriciales.

# Capítulo 4

## Soluciones a los ejercicios

### Ejercicio 1

```
plot(0,0,xlim = c(0,50),  
     ylim = c(0,100) ,  
     type = 'n',xlab = 'Tamaño poblacional',  
     ylab = "Tasa de crecimiento")  
  
val=numeric()  
  
for(Rm in c(-1,0,1)){  
  abline(50,Rm,lty=Rm+2)  
  val=append(val,Rm)  
}  
legend("topleft",lty= 1:3,legend = paste('Rm = ',val))
```



$R_m$  representa la pendiente de la recta.

### Ejercicio 5

En 3 horas existen 12 periodos de 15 minutos ( $t = 12$ ). Entonces aplicamos la ecuación (2.3):

$$100 \times 2^{12} = 409\,600 \text{ células}$$

### Ejercicio 6

Obtener  $r_m = \ln \lambda$ ; luego multiplicar  $r_{mes} = r_m \times 4$  para obtener la escala a meses. Finalmente, transformar  $\lambda_{mes} = e^{r_{mes}}$ .

### Ejercicio 8

Asumimos que  $r_m$  es cualquier constante positiva ( $r_m \in \mathbb{R}^+$ ). Entonces  $-1 \times r_m \in \mathbb{R}^-$ .

Luego, tomamos el límite:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N_0 e^{-r_m t}$$

Que equivale a:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N_0}{e^{r_m t}}$$

Vemos que el denominador de la expresión anterior es un número que crecerá infinitamente. Si reemplazamos  $e^{r_m t}$  por  $x$ , cuando  $t \rightarrow \infty \Rightarrow x \rightarrow \infty$ . Y quedamos con la expresión:

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \frac{N_0}{x} = 0$$

Porque cuando  $x \rightarrow \infty \Rightarrow x \gg N_0$ . Es decir, cuando  $x$  se vuelve infinito, es mucho más grande que  $N_0$ , por tanto, el cociente tiende a cero, cuando  $x$  tiende a infinito.

Poblacionalmente, esto significa, que si una población mantiene una tasa intrínseca negativa, por un periodo de tiempo suficientemente largo, sufrirá un evento de extinción.

### Ejercicio 11

*El tamaño de población que maximiza el crecimiento*



Reconocemos que la capacidad de carga son  $K = 100$  kg. Por tanto, la cantidad de biomasa que maximiza el crecimiento, según el *máximo rendimiento sostenible* es  $K/2 = 50$  kg.

*¿Cuánta biomasa se debe extraer en un día para mantener la tasa de crecimiento al máximo?*

Debemos utilizar unidades congruentes durante los cálculos. Así que el primer paso convertir  $r_m$  de  $s^{-1}$  a  $d^{-1}$ .

$$\frac{5 \times 10^{-6}}{s} \frac{86\,400 s}{d} = \frac{0.432}{d}$$

Ahora podemos calcular el *Máximo Rendimiento Sostenible*, reemplazando los valores apropiados en:

$$MRS = \frac{r_m K}{4} = 10.8 \text{ kg}$$

*¿A qué biomasa total se debe cosechar el tanque?*

Esta es la suma del tamaño de población al *máximo rendimiento sostenible*, más el *máximo rendimiento sostenible*:

$$\frac{K}{2} + \frac{r_m K}{4} = 60.8 \text{ kg}$$

### Ejercicio 16

```
M <- matrix(c(
  5,10,15,20,
  20,45,10,5,
  0,0,1.2, 1.1
), ncol = 3,
byrow = FALSE)

colnames(M) <- c("x", "Sx", "mx")

lf <- tablaVida(x.sup=M[, "x"], Sx=M[, "Sx"], mx=M[, "mx"])

re <- log(lf$R0)/lf$Tc
```

```

if (re > 1){
  print("Está creciendo")
} else if (re == 1){
  print("Se mantiene constante")
} else if ( re < 0 ){
  print("Está decreciendo")
}

```

```
## [1] "Está decreciendo"
```

```
rm(M)
```

### Ejercicio 17

Cuadro 4.0.1: Tabla de vida para *Ovis dalli*.

$x$	$S_x$	$D_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$e_x$
1	608	121	1.000	0.199	0.199	7.071
2	487	7	0.801	0.012	0.014	7.703
3	480	8	0.789	0.013	0.017	6.808
4	472	7	0.776	0.012	0.015	5.915
5	465	18	0.765	0.030	0.039	4.997
6	447	28	0.735	0.046	0.063	4.178
7	419	29	0.689	0.048	0.069	3.424
8	390	42	0.641	0.069	0.108	2.641
9	348	80	0.572	0.132	0.230	1.899
10	268	114	0.441	0.188	0.425	1.317
11	154	95	0.253	0.156	0.617	0.922
12	59	55	0.097	0.090	0.932	0.602
13	4	2	0.007	0.003	0.500	1.000
14	2	2	0.003	0.003	1.000	0.500
15	0	NA	0.000	NA	NA	NaN

### Ejercicio 18

```

op <- par()
par( mar = c(5, 5, 4, 5) + 0.1)

plot(lf[,1],lf[,4]*1000,
      xlab = "Edad", ylab = "", axes = FALSE, type = "n")

```

```

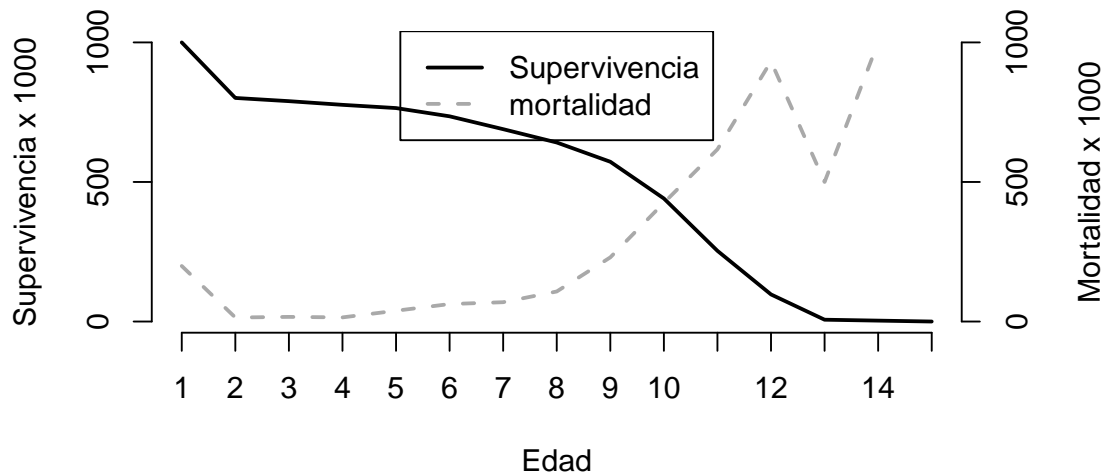
axis(side = 1, at = lf[,1])

axis(side = 2, at = c(0,500,1000))
lines(lf[,1],lf[,4]*1000, lwd = 2)
mtext(side = 2, "Supervivencia x 1000", line = 3)

axis(side = 4, at = c(0,500,1000))
lines(lf[,1],lf[,6]*1000, lwd = 2, lty = 2, col = "darkgray")
mtext(side = 4, "Mortalidad x 1000", line = 3)

legend("top", legend = c("Supervivencia", "mortalidad"),
      lty = c(1,2), lwd = c(2,2), col = c(1, "darkgray"))

```



```

par(op)# restaurar valores por defecto para plot
rm(lf)#limpiar un poco

```

Según el gráfico anterior, existe un primer pico de mortalidad en las crías de un año o menos. Posteriormente la mortalidad es muy baja hasta los ocho años, cuando empieza a incrementar. Probablemente, a partir de los ocho años, las cabras de monte empiezan a envejecer y a perder sus cualidades para sobrevivir.

# Índice alfabético

## C

- crecimiento, [7](#)
- crecimiento denso-independiente, [8](#)
- crecimiento geométrico, [8](#)

cohorte, [23](#)

## D

- dinámica de poblaciones, [5](#)

## E

- ecología de poblaciones, [5](#)

## M

- matrices de transición, [34](#)
- multiplicación matricial, [35](#)

## T

- tasa de crecimiento, [8](#)
- tasa de crecimiento neta, [24](#)
- tasa de multiplicación, [9](#)
- tasa instantánea de crecimiento, [12](#)

# Apéndice A

## Métodos numéricos para ecología de poblaciones

### A.1. Simulación de ecuaciones diferenciales

Tomaremos el ejemplo de la ecuación (2.4), para mostrar un método para encontrar el tamaño de población, sin tener que utilizar cálculo (Barrantes Campos, 2015). Este es el *método de Euler*, que se explicará mediante un ejemplo.

Una derivada implica un cambio infinitesimal de una variable en relación a otra. Por ejemplo, el cambio en el número de individuos de una población en un momento pequeñísimo de tiempo, puede representarse como la diferencia de la población, entre la duración de ese pequeño intervalo de tiempo:

$$\frac{dN}{dt} \approx \frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{N_t - N_{t-\Delta t}}{\Delta t}$$

Si sustituimos en la ecuación (2.5), tenemos:

$$\frac{N_t - N_{t-\Delta t}}{\Delta t} = r_m N$$

Arreglando la expresión anterior, podemos despejar en términos de  $N_t$ :

$$N_t = N_{t-\Delta t} + r_m N_{t-\Delta t} \Delta t$$

Hay que resaltar que esta **no** es una solución exacta; sino, una aproximación. Entre más pequeño se haga  $\Delta t$ , más se aproximará el resultado, al valor exacto dado por (2.5). En casos donde no existe una solución analítica, o simplemente, no es sencillo resolver la ecuación, siempre se puede recurrir a los métodos numéricos, para tener una idea de la solución real.

Para programar este sencillo ejemplo, necesitamos varios pasos:

- Definir un valor inicial de la población, y el valor de  $t$  en el cuál queremos conocer el tamaño de población.
- Definir el Valor de  $r_m$ .
- Establecer un criterio para guardar el valor de  $N_t$ , cada cierto lapso de tiempo. (Para no crear un objeto virtual innecesariamente grande)
- Crear un objeto para guardar el tamaño de la población, y los puntos de tiempo a los que está asociada.
- Definir el tamaño de  $\Delta t$ , y calcular el número de iteraciones necesarias hasta llegar al final del periodo de tiempo de interés.
- Crear un bucle, y ejecutar iterativamente la integración de Euler.
- Definir un criterio para detener el algoritmo.

El siguiente algoritmo generaliza todas las funciones dependientes de  $N_{t-\Delta t}$ .

$$N_t = N_{t-\Delta t} + f(N_{t-\Delta t}, \mathbf{c}) \Delta t$$

Donde  $\mathbf{c}$  son constantes.

```
euler <- function(
  fooName,
  valInic,
  tiempoParar,
  NoIter,
  guardarCada,
  ...) {
  arg <- list(...)
  fn <- get(fooName)

  #Encuentra los argumentos provistos
```

```

argName <- match.arg(names(arg), #arg provistos
formalArgs(fn), #arg existentes
several.ok = TRUE)
#Nombra la lista con los nombres de los argumentos provistos
names(arg) <- argName

deltaT <- tiempoParar/NoIter

val <- numeric()
val[1] <- valInic

valTmp <- numeric()
valTmp <- val[1]

#Completa la lista de argumentos con N[t-1]
arg[[length(arg) + 1]] <- valInic
totalArg <- length(arg)
#Escribe todos los nombres de los argumentos, para do.call
names(arg) <-
formalArgs(fn)#Encuentra los nombres de los argumentos

tiempo <- numeric()

counter <- 0
tNow <- 0
tiempo[1] <- 0

while (tNow < tiempoParar) {
  valTmp <- valTmp + do.call(fn, args = arg) * deltaT
  tNow <- tNow + deltaT
  arg[[totalArg]] <- valTmp
  counter <- counter + 1

  if (counter == guardarCada) {
    val <- append(x = val, values = valTmp)
    tiempo <- append(x = tiempo, values = tNow)
  }
}

```

```

    counter <- 0
  }
}

return(list(
  poblacion = val,
  tiempo = tiempo,
  tNow = tNow,
  arg = arg,
  Dt = deltaT
))
}

```

Por ejemplo:

```

diffG1 <- function(rm, N) N * rm
N0 <- 10

Resultados1 <- euler(fooName = "diffG1", valInic = N0, tiempoParar = 10, NoIter = 100,
  guardarCada = 10, rm = 0.22)

diffG2 <- function(rm, Kmax, N) rm * (1 - N/Kmax)

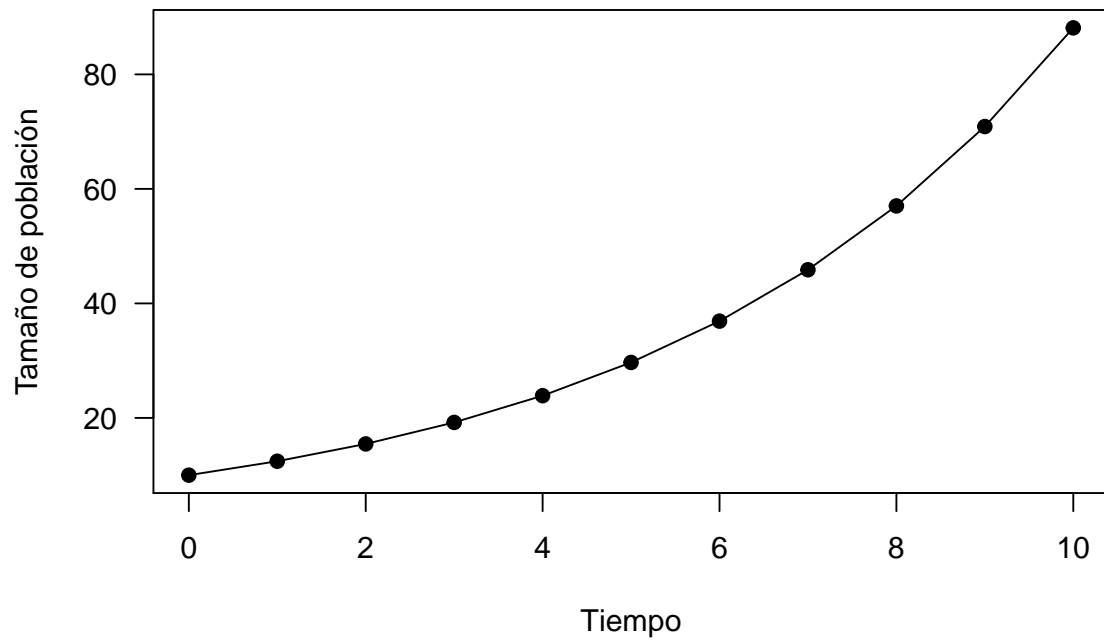
N0 <- 10

Resultados2 <- euler(fooName = "diffG2", valInic = N0, tiempoParar = 50, NoIter = 500,
  guardarCada = 50, rm = 1.92, Kmax = 60)

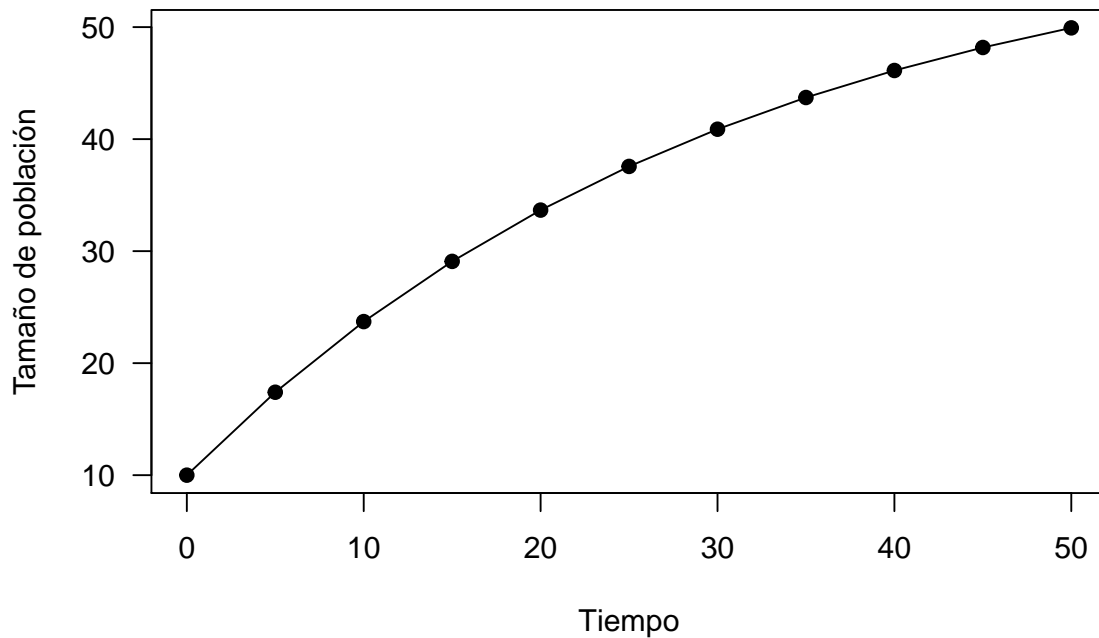
plot(Resultados1$tiempo, Resultados1$poblacion, type = "p", xlab = "Tiempo",
  ylab = "Tamaño de población", las = 1, pch = 21, bg = 1)
lines(Resultados1$tiempo, Resultados1$poblacion)

```





```
plot(Resultados2$tiempo, Resultados2$poblacion, type = "p", xlab = "Tiempo",  
      ylab = "Tamaño de población", las = 1, pch = 21, bg = 1)  
lines(Resultados2$tiempo, Resultados2$poblacion)
```

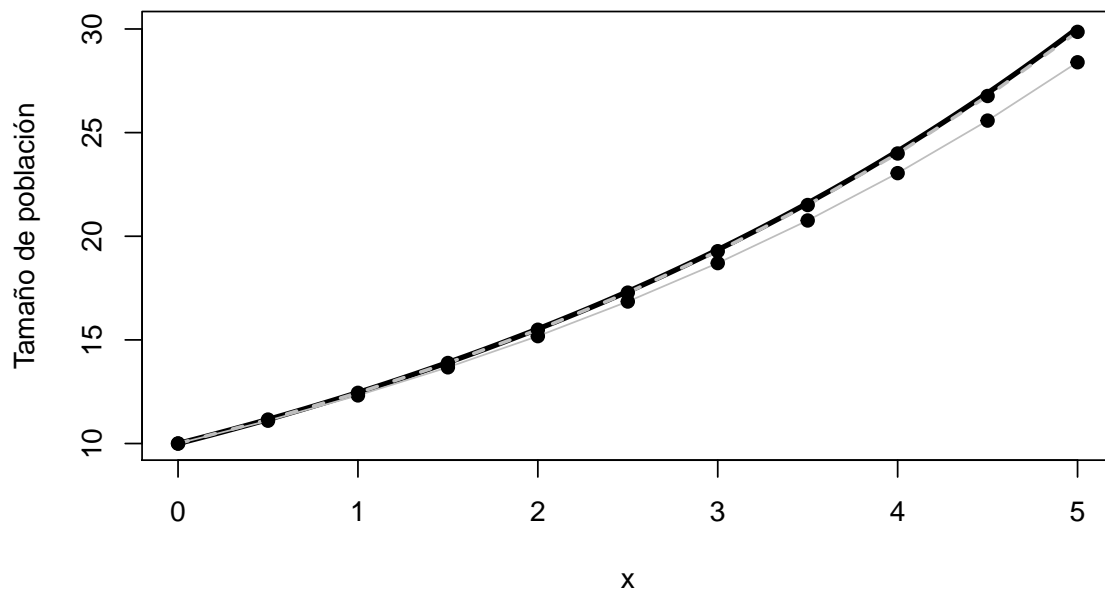
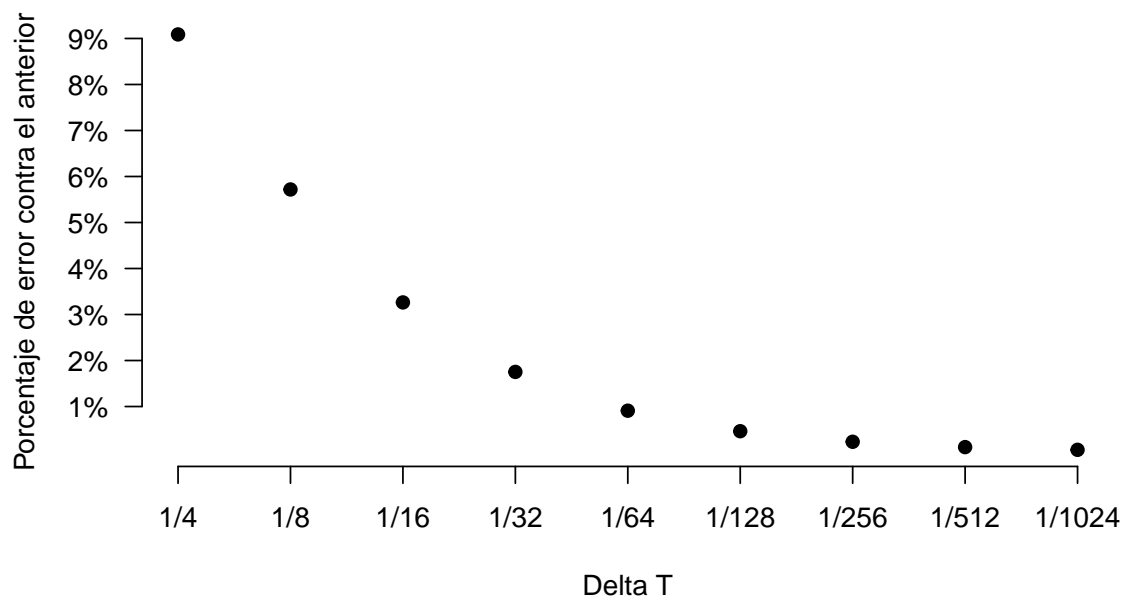


## A.2. Error en las simulaciones

Hemos mencionado que la integración de Euler es una *aproximación* a la función verdadera. Que tan bien o mal sea esta aproximación depende de la elección de  $\Delta t$ .

Por ejemplo en la figura [A.2.1](#) la línea negra representa la ecuación verdadera, la línea gris continua representa una aproximación con  $\Delta t = 1/2$ , y la línea gris discontinua representa una aproximación con  $\Delta t = 1/100$ . Observamos que la distancia de la línea con  $\Delta t = 1/100$  con la curva real es menor que la distancia de la línea con  $\Delta t = 1/2$  a la curva real. Es decir, si disminuimos el valor de  $\Delta t$  disminuimos el error de la aproximación [A.2.2](#).

En este caso, solo se calculó el error para el valor de  $N_{t=5}$ .

Figura A.2.1: Comparación del efecto del tamaño del  $\Delta t$ Figura A.2.2: Porcentaje de error para  $N$  en  $t = 5$  según el  $\Delta t$



# Apéndice B

## Tutorial de R con RStudio

### B.1. Crear un proyecto en *RStudio*

Crear un proyecto en **RStudio** para cualquier proyecto con **R**, es importante. Los proyectos organizan los documentos en una sola carpeta, y son fundamentales para el control de versión con un software como **Git**.

Abrimos **RStudio**, y ubicamos la barra de herramientas en la parte superior. El primer paso es ir a `file --> New Project`. Creamos una carpeta en una ubicación que nos permita tener derechos de administrador, e idealmente, fuera de cualquier carpeta de sincronización en línea<sup>1</sup>.

RStudio nos guiará por los siguientes pasos:

- **Crear un Proyecto:** Escogemos que sea un nuevo directorio.
- **Tipo de Proyecto:** Escogemos *nuevo proyecto*.
- **Crear:** Escogemos la carpeta, y el nombre del proyecto. **NO** marcamos *crear repositorio con Git*.

Volvemos a la barra de herramientas, en **RStudio**, y vamos a `File --> New file --> R script`. Este archivo solo soporta código en **R**, con la gran ventaja de que colorea las funciones, variables y estructuras más comunes; lo cual, hace que el código sea más legible.

**IMPORTANTE:** En el siguiente tutorial, el código en **R** se encuentra dentro de ambientes

---

<sup>1</sup>En caso de que quieran tener un respaldo en la nube, se recomienda pausar la sincronización mientras se trabaja en el proyecto

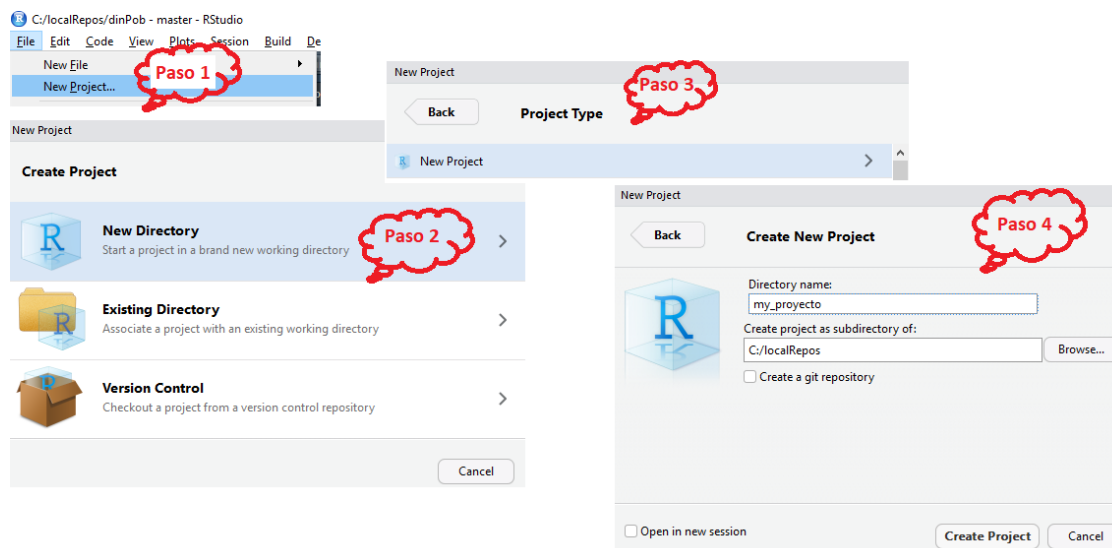


Figura B.1.1: Cómo hacer un nuevo proyecto, en RStudio.

especiales, rodeados por una caja gris. Escribe las líneas que se muestran en esa caja, y para ver el resultado en la consola de R, apreta `Ctrl + ENTER`.

## B.2. Funciones básicas en R

Ahora que hemos creado un proyecto, y tenemos un lienzo en blanco, empezamos por ver las funciones más elementales. R contiene todas las operaciones básicas como: adición, substracción, multiplicación, división, potencias, y logaritmos.

*# Tras cada línea presiona Ctrl + ENTER*

`1 + 1` *# adición*

`1-1` *# substracción*

`1*2` *# multiplicación*

`1/2` *# división*

`2^(8)` *#potencia*

`log(2)` *# logaritmo natural*

```
log10(2) #logaritmo base 10

log(x = 2, base = <n>) #logaritmo base <n>, donde <n> se
                        # reemplaza por cualquier número.
```

Notar que en el código, cualquier línea de texto precedida de # es un comentario, que no será evaluado por el computador. Agregar comentarios es muy útil, si uno va a re-utilizar parte del código en otro momento. Ayuda a mantener la claridad en lo que se está haciendo.

Continuando con las operaciones básicas, también podemos mezclar operaciones de la forma que convenga. Siempre considerando las reglas de prioridad por paréntesis. Por ejemplo, si queremos calcular el logaritmo del resultado de una función, para una base 16.

```
log( x= 1 / (1 + (5/2) ) , base = 16 )
```

Luego, como la mayoría de lenguajes de programación, podemos asignar valores a un objeto y utilizarlo después en otra operación:

```
a <- log10(4/3) # 'a' tiene el valor de la operación

b <- a^2 # Equivale a log10(4/3)^2

c <- b^2 - a

c
```

Esto quiere decir que podemos crear un objeto con el operador <-, que pueden ser datos, o resultados de otras operaciones, para incluirlo en una nueva función. Por lo que la salida de una función puede ser la entrada de la próxima.

### B.3. Estructuras de datos

R puede manejar objetos muy complejos; sin embargo, estos objetos generalmente se componen de partes muy sencillas. Revisaremos éstas partes sencillas, y luego crearemos un objeto más complejo.

#### Vectores

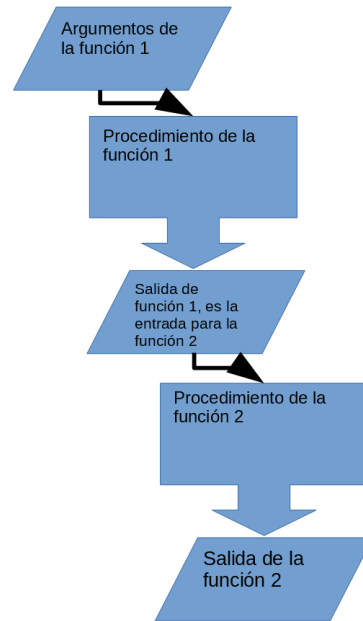


Figura B.2.1: Flujo de entradas y salidas en una función de R

Un vector en programación, es una colección de uno o más valores. Podemos pensar que un vector en R equivale a una matriz de  $n$  filas, y solo una columna.

```
vect1 <- c(1,2,3,4,5,6,7,8,9,0) #es una concatenación de
# números, que se crea con la función 'c(...)'

vect2 <- rnorm(10) # son diez números al azar obtenidas
# de una distribución normal estándar
```

Los elementos de un vector pueden ser llamados utilizando un sub-índice. Éste inicia en 1, hasta  $n$ . Donde  $n$  es la cantidad de elementos en un vector.

```
vect1[3]
```

También es posible llamar varios elementos a la vez, si el subíndice del vector es otro vector.

```
vect1[c(3,4,5)]

vect1[3:5]
# 3:5 crea una secuencia de enteros, que incrementa en 1 a la vez.

vect1[rep(5,times=10)] # rep, es una función que repite un
```



*#número un determinado número de veces.*

Los vectores pueden ser datos en un archivo externo, o resultado de funciones u operaciones. A diferencia de otros lenguajes **R**, maneja vectores de una forma más intuitiva.

```
vec3 <- vec1 + vec2 # es un nuevo vector basado en la adición de los dos primeros.
```

## Matrices

Las matrices son un arreglo de datos en dos dimensiones, es decir, filas y columnas. Por convención, cuando decimos que una matriz es de tamaño  $f \times c$ , nos referimos a que tiene  $f$  filas, y  $c$  columnas. Las filas siempre se nombran primero que las columnas.

```
(m1 <- matrix(1:9, ncol=3, byrow = T) )
```

```
(m2 <- matrix(1:9, ncol=3, byrow = F) )
```

Los elementos de una matriz se llaman por la combinación de filas y columnas a la que corresponde. Del ejemplo anterior, si quisiéramos obtener el elemento central de la matriz `m1`, lo llamamos así `m1 [2, 2]`.

Si quisiéramos llamar toda la primer columna, entonces escribimos `m1 [, 1]`. O la primer y tercer fila `m1 [c(1, 3), ]`.

Las operaciones con matrices suelen ser más delicadas y existen operadores específicos para ellas.

## Marco de datos o Data frames

Esta estructura es similar a una matriz, con la diferencia, que algunas de sus columnas pueden contener *factores*, y no solo valores numéricos. Estas son las estructuras con las que representamos un diseño experimental, por ejemplo:

```
##   Var1 Var2      z
## 1   T1    a -0.506
## 2   T2    a  0.726
## 3   T1    b -2.513
## 4   T2    b  1.469
## 5   T1    c  0.677
## 6   T2    c  0.163
```

## Arreglos o arrays

Estos son matrices de 3 o más dimensiones. Por ejemplo, si tenemos una serie de fotografías con la misma resolución, en el mismo lugar, podemos representar los píxeles como una matriz  $f \times c$ , y el tiempo como una dimensión adicional. Si ponemos en rápida sucesión las matrices, tendremos un video o película.

```
array(1:(6*2), dim=c(2,3,2))
```

### Listas

Las listas son colecciones de cualquiera de los objetos anteriores (y otros que no hemos visto).

```
l1 <- list(
  vector = vect1,
  matriz = m1
)
```

Podemos llamar a los elementos de una lista, de dos formas: si conocemos el orden de los elementos de la lista, entonces, escribimos el índice dentro de dos pares de corchetes rectos: `l1[[1]]`, para llamar el vector y `l1[[2]]`, para llamar la matriz. Si conocemos los nombres de los elementos de la lista, usamos la siguiente forma: `l1$vector`, para el vector; y `l1$matriz`, para la matriz.

Una vez dentro del objeto de la lista, podemos llamar sus elementos de manera tradicional. Por ejemplo, `l1$matriz[2,2]`, para llamar el elemento central de la matriz *dentro de la lista*.

## B.4. Funciones

Las funciones se representan por un nombre, seguido de un paréntesis redondo. Todo lo que esté dentro de ese paréntesis son sus argumentos. Para finalizar la función, cerramos con un paréntesis redondo derecho:

```
funcion(argumento1 = valor1, argumento2 = valor 2)
```

Nosotros podemos crear nuestras propias funciones en R. El procedimiento es sencillo:

1. Llamamos a la función con un nombre, y declaramos que se trata de una función

2. Nombramos los argumentos de la función. Podemos asignar valores por defecto. Los argumentos deben ir entre paréntesis redondos.
3. Escribimos el cuerpo de la función entre paréntesis tipo llave {}. El cuerpo de la función debe terminar con *un solo* objeto que será retornado como salida del proceso.

Por ejemplo, si queremos hacer nuestra propia función para calcular un promedio. Primero debemos entender la fórmula subyacente:

$$\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n X_i$$

Es decir, sumamos todos los elementos de un vector de valores, y lo dividimos por el *tamaño*<sup>2</sup> del vector. Entonces, nuestro argumento será un vector, y nuestra salida, un valor único con el promedio.

```
promedio <- function(vectorX){

  sumaX <- sum(vectorX)

  n <- length(vectorX) #length(), es una función que calcula
                        # el tamaño del vector.
  valor <- sumaX / n

  return(valor)

}

# Ahora probamos la función, tomando el promedio de un
# vector de números normales con media igual a cero
# Esperamos, que nuestro promedio sea un valor cercano
# a cero.

valores <- rnorm(100)

(promedio(valores))

## [1] -0.0468
```

<sup>2</sup>El tamaño del vector, se refiere al total de elementos que lo conforman



# Apéndice C

## Asignaciones

### C.1. Tarea 01: ¡Hola mundo con *Rmarkdown*!

**Objetivo:** Verificar que el estudiante ha instalado, y maneja el ambiente de trabajo que se utilizará durante el curso.

Primero revisa los enlaces provistos en el [wiki](#).

#### Actividades

- Haz un nuevo proyecto en **RStudio**, que se llame *Tarea01*. Ver pasos en sección [B.1](#).
- En la consola de **R**, escribe `install.packages(rmarkdown)`, con todas las dependencias. O instala el paquete desde **RStudio** como se mostró en el [wiki](#).
- En **RStudio** File--> New File --> R Markdown.
- Crea una sección principal que se llame *Información profesional*.
- Luego, crea una sección secundaria que se llame *Intereses*. Usa bullets para nombrar algunos intereses profesionales.
- Luego, crea una sección secundaria llamada *Experiencia Laboral*, si aplica. Nombra algunos trabajos relacionados con el curso de Ecología de Poblaciones.
- Crea una sección principal que se llame *Integración con R*
- Consigue algunos datos interesantes en Internet. Deben ser datos para graficar, por tanto deben tener dos columnas, y varias filas. Puedes ir a [Wolfram Alpha](#). Guarda los datos como un texto delimitado por comas (. csv).

- En **R** o **RStudio** corre el comando `?read.table`. Para correr un comando en **RStudio** presiona `Cntrl + R`.
- Crea un “*chunk*” de código. Esto se hace en **RStudio**, busca un botón en la barra especial de *rmarkdown* que diga `insert`, luego escoge **R**.
- Lee la tabla y asígnala a un objeto:

```
datos <- read.table(<ruta_de_archivo_en_comillas>,  
                  header = TRUE,  
                  sep = ",")
```

- Grafica los datos en un nuevo “*chunk*”. Usa el método que prefieras. Hay mucho material de cómo hacer gráficos en **R**. Por ahora, un gráfico básico es suficiente.
- Ahora, haz otra sección llamada *Bibliografía*. En un párrafo escribe una mini-revisión de algún tema que domines y del que dispongas referencias bibliográficas. Usa los mecanismos de citas de *rmarkdown*
  - Cita en texto con `@citationKey`
  - Cita en paréntesis con `[@citationKey]`

---

**Importante:** Para que las citas funcionen, debes agregar unas opciones en la *cabecera* del documento (*YAML header*):

```
bibliography: <tu_archivo_bib>.bib  
csl: apa.csl
```

El archivo `apa.csl` se puede encontrar en google. Es un archivo de estilo APA, para dar formato a la bibliografía. Revisa [el repositorio de CSL de Zotero](#), en busca de las revistas disponibles.

- 
- Por último, corre el documento con el botón `knit`. Envía el documento `.Rmd` y el `.pdf` al profesor (`dawidh15@gmail.com`).

## C.2. Tarea 02: Ejercicios de crecimiento

Se recomienda hacer primero todo en papel, y luego pasarlo en limpio usando *Rmarkdown*. Uno de los aspectos más sobresalientes de LaTeX es el aspecto de las ecuaciones. Los cálculos realizados en este ejercicio son una buena excusa para investigar un poco sobre el tema. Se recomienda este [link](#)

### C.2.1. Instrucciones

Resuelva el siguiente ejercicio de crecimiento exponencial

En un laboratorio se cultiva una especie presa para un programa de re-introducción de una especie de pez. En el laboratorio, se inició un proyecto de mejora en la producción de la presa, y se ha diseñado un experimento para aumentar el valor nutricional de las presas.

Se cuenta con un presupuesto de  $2 \times 10^6$  CRC para la producción de animales presa en el proyecto. Además, el diseño experimental requiere de 40 recipientes acondicionados con diferentes tratamientos. Las presas crecen con una tasa de crecimiento intrínseco de  $r_m = 0.098 \text{ d}^{-1}$ . Además, el inóculo inicial es de 1000 individuos por recipiente. Si se sabe que el costo de mantenimiento por organismo-día es de 0.5 CRC/(ind d):

*¿Cuántos organismos por recipiente se pueden cultivar sin sobrepasar el dinero disponible?  
¿Cuánto tiempo, en días, se necesitan para alcanzar esa cantidad?*

*Tips:*

- Este es un problema de mínimos. Primero hay que buscar la función a minimizar. Luego, uno encuentra el valor apropiado del parámetro de interés cuando la función se minimiza.
- Para minimizar una diferencia, use el valor absoluto de la diferencia:  $|x - y|$ .
- Use la función `optim` o `optimize`. Una vez que tenga la función que desea minimizar escrita en R use este código:

```
out <- optim(par = 0, fn = <nombre_de_funcion_para_minimizar>,
  control = list(reltol=0.01),
  method = "Brent",
  lower = <numero>,
  upper = <numero>)
```

- Antes se recomienda buscar la ayuda de la función en la consola de **R**, al escribir `?optim`. Revise los ejemplos, y lea detalladamente la ayuda.

## C.3. Tarea 03: Colabora en el trabajo grupal

### C.3.1. Objetivo general

Aprender la mecánica de las herramientas modernas de colaboración científica.

### C.3.2. Instrucciones

Los pasos detallados para completar esta tarea se encuentran en el [Tutorial de Git y GitHub](#), y en la [Guía para hacer un Pull Request](#).

1. Haz un *Fork* del repositorio [grup2018](#).
2. Crea un nuevo proyecto en **RStudio**, usando control de versión.
3. Crea una nueva rama en **Git**, que se llame `ra1`.
4. Añade tu nombre en la sección correspondiente del archivo `informe.Rmd`.
5. Haz un commit que diga *nombre añadido*.
6. Haz un *Push* del archivo a tu repositorio.
7. Ve a **GitHub** y crea un nuevo *Pull Request*.

### C.3.3. Problemas

Es posible que **Git** no te deje subir tus cambios, o hacer un *Pull Request*. Si ves un mensaje de error que diga que estás atrás con los cambios de la rama principal, y que primero debes hacer un *Pull*, significa que otro estudiante mandó sus cambios primero, y que éstos fueron incorporados por el profesor.

Entonces debes actualizarte con la última versión del `informe.Rmd`, siguiendo [estos pasos](#).



## C.4. Tarea 04: Ejercicios con tablas de vida

### C.4.1. Objetivo general

Valorar la importancia de las tablas de vida, para el manejo de recursos naturales.

### C.4.2. Instrucciones

*Lea el problema y aplique las tablas de vida para resolver la pregunta*

Asuma que usted es parte de un grupo consultor que ha desarrollado un plan de manejo para un área que protege el ciclo reproductivo de una población de cabra de monte, como base alimenticia de grandes depredadores.

Después de un muestreo intensivo, se obtiene una distribución de frecuencias por edad para las hembras. Tras corregir las frecuencias en cada talla, se utiliza el método de tablas estacionarias basadas en la estructura de edad de la población, para construir las clases de edad y supervivientes. También se obtuvo un promedio de las crías hembra sobrevivientes en cada clase de edad por hembra.

Los datos obtenidos son los siguientes:

##		x	Sx	mx
##	[1,]	1	205	0.00
##	[2,]	2	96	0.00
##	[3,]	3	94	1.01
##	[4,]	4	89	1.01
##	[5,]	5	79	1.01
##	[6,]	6	68	1.01
##	[7,]	7	55	1.01
##	[8,]	8	43	1.01
##	[9,]	9	32	1.01
##	[10,]	10	22	1.01
##	[11,]	11	15	1.01
##	[12,]	12	10	1.01
##	[13,]	13	6	0.00

Los administradores del área protegida están de acuerdo, en que se considera que el plan de manejo es efectivo, si la población de cabras aumenta o se mantiene constante. Ellos le han

solicitado que usted haga esta evaluación, y les brinde los resultados.

¿Es el plan de manejo efectivo?

### **C.4.3. Presentación**

- Presente la tarea en un archivo **R Markdown**, usando la plantilla de abajo.
- Complete las secciones del código que se solicitan.
- Corra el código y verifique que funcione, y que los resultados tienen sentido.
- De su respuesta a los administradores del área protegida.

Envíe solo el archivo `.Rmd` al profesor.

**Descargue la plantilla para la tarea [aquí](#)**

**C.5. Tarea 05****C.6. Tarea 06**

## C.7. Trabajo individual

### C.7.1. Objetivo general

Valorar la importancia de la estructura de trabajo del curso; al exponer al estudiante a las múltiples aplicaciones que se desarrollan en la plataforma de trabajo que se ha adoptado durante el semestre.

### C.7.2. Instrucciones

El estudiante buscará un paquete en R relacionado con el tema de ecología de poblaciones o similar. No se permite el paquete **popbio**; porque ya se está utilizando en el curso.

Una vez seleccionado el paquete, el estudiante elaborará un documento **R Markdown**, con las siguientes secciones:

1. Introducción: ¿Qué hace el paquete? *Máximo 3 párrafos.*
2. Desarrolladores: ¿Quién o quienes desarrollaron el paquete, y qué experiencia tienen? *Máximo 3 párrafos*
3. Hacer un ejemplo con las funciones y datos del paquete. *Máximo 2 hojas por ambos lados.*

La mayoría de paquetes vienen con datos de prueba y tutoriales. El estudiante puede escoger una de las características principales del paquete y desarrollarla en el documento.

La idea es utilizar “*chunks*” para demostrar el uso del paquete a los compañeros.

### C.7.3. Exposición

El estudiante hará una breve exposición sobre sus resultados, a partir del 28 de mayo. La exposición tendrá una duración máxima de diez minutos. El estudiante puede hacer una presentación tradicional, o una sesión en vivo del uso del paquete.

### C.7.4. Sugerencias

- rMark

- Rcapture
- rDistance
- vegan

Existen muchos paquetes relacionados con el Ambiente y la Ecología en la página de [CRAN Taks View](#)

## C.8. Trabajo grupal

### C.8.1. Objetivo general

Aplicar los conocimientos del curso en una simulación de un proyecto colaborativo, utilizando las herramientas de trabajo vistas en el curso (**R**, **R Markdown**, **Git** y **GitHub**), para que el estudiante se familiarice con las nuevas tendencias de *Open Science*.

### C.8.2. Objetivos específicos

1. Sintetizar el aprendizaje en un informe científico de la investigación, usando las herramientas de trabajo vistas en clase.
2. Valorar la importancia la justificación del procedimiento de análisis para escoger el método de toma de datos.
3. Aplicar los conocimientos teóricos del curso mediante una proyección sobre la probabilidad de extinción local de las poblaciones que vamos a muestrear.
4. Entender la importancia de verificar si nuestros resultados cumplen las suposiciones de nuestro procedimiento de análisis en la discusión del informe.

### C.8.3. Justificación

La ciencia tiene principios fundamentales muy estrictos. Uno de ellos es la repetibilidad y/o reproducibilidad de los hechos con los cuales se fundamentan las hipótesis o las teorías. Los trabajos en ecología presentan problemas de repetibilidad y reproducibilidad *en el campo*, pero de hecho, sí podemos corroborar los resultados y el cumplimiento de supuestos de los análisis de otras personas. Incluso, podemos mejorar el trabajo de otros en colaboración, siempre y cuando, tengamos acceso a cierta información de estos estudios.

Muchos investigadores e instituciones, como editoriales científicas, entienden que para la ciencia es necesario un mejor flujo de información ([British Ecological Society, 2014](#); [Croucher et al., 2017](#)). El éxito de algunas iniciativas de colaboración y *Open Science*, radica en este principio. Por ejemplo, los investigadores que desarrollan análisis bioestadísticos se han beneficiado de divulgar sus procedimientos al público; ya que, investigadores similares colaboran con ellos y constantemente mejoran los análisis, corrigen errores, o sugieren nuevas alter-

nativas o métodos. Y esto solo ha ocasionado el beneficio de los numerosos usuarios de sus paquetes, y de la calidad de los análisis y por ende, las decisiones basadas en resultados.

Es importante que los estudiantes de esta licenciatura conozcan estas nuevas tendencias, y las herramientas que las han hecho posibles. Por ello, montaremos una simulación de un trabajo colaborativo en el campo de la Ecología de Poblaciones Silvestres.

#### C.8.4. Definiciones

**mortalidad:** Se refiere a la cantidad de individuos que mueren de una clase de edad o talla a la siguiente.

**supervivencia:** Es lo opuesto a la *mortalidad*. Es la cantidad de individuos que sobrevive de una talla a la siguiente.

**fecundidad:** La cantidad de huevos que produce cada individuo de *Siphonaria* spp. o de *Strombus* spp.

**Matrices de transición:** Es una matriz que contiene elementos de mortalidad o supervivencia y fecundidad, Se utiliza para hacer proyecciones del tamaño de una población.

**fecha de cumplimiento:** Es la fecha en la que una meta *ya debe haberse concretado*.

**HEAD.** Es un término de **Git** que se refiere a la versión más reciente de un documento que usa control de versión.

#### C.8.5. Metas

**Meta 1, (7 %). Fecha de cumplimiento 19 de abril:** Generar una revisión bibliográfica sobre temas relacionados con la ecología poblacional de *Siphonaria gigas* (o similares), y de *Strombus galeatus* (o *S. gigas*). Los estudios incluidos deben contener información sobre:

- Crecimiento: talla de los animales en relación al tiempo.
- Mortalidad: estimaciones numéricas o datos de mortalidad
- Supervivencia: estimaciones numéricas o datos de supervivencia
- Matrices de transición: todo lo relacionado con este tema.
- Análisis de viabilidad de poblaciones: todo lo relacionado con este tema.

Durante la revisión bibliográfica es importante utilizar estos puntos como criterios de aceptación para un artículo. Si no contiene información sobre estos criterios, entonces no vale la pena incluirlo en la revisión.

Si el estudiante no está familiarizado con las herramientas de búsqueda bibliográfica y bases de datos suscritas por la Universidad Nacional, es su responsabilidad informarse con la bibliotecaria de la Unidad Académica.

**Meta 2, (7 %). Fecha de cumplimiento 3 de mayo:** Definir el procedimiento de análisis. Se basarán en la teoría, en las investigaciones individuales, y en una búsqueda general en línea, para escoger un procedimiento de análisis que permita **calcular la probabilidad de extinción de las poblaciones de interés a cinco años.**

**Meta 3, (5 %). Fecha de cumplimiento 10 de mayo:** Diseño de muestreo. Solo hay tiempo para un sitio por población. Por tanto, el diseño de muestreo se refiere al establecimiento de las variables que se deben medir en el campo, a los formularios de campo, al procedimiento para tomar los datos y al diseño de la base de datos (*se recomienda* una base de **LibreOffice Base**).

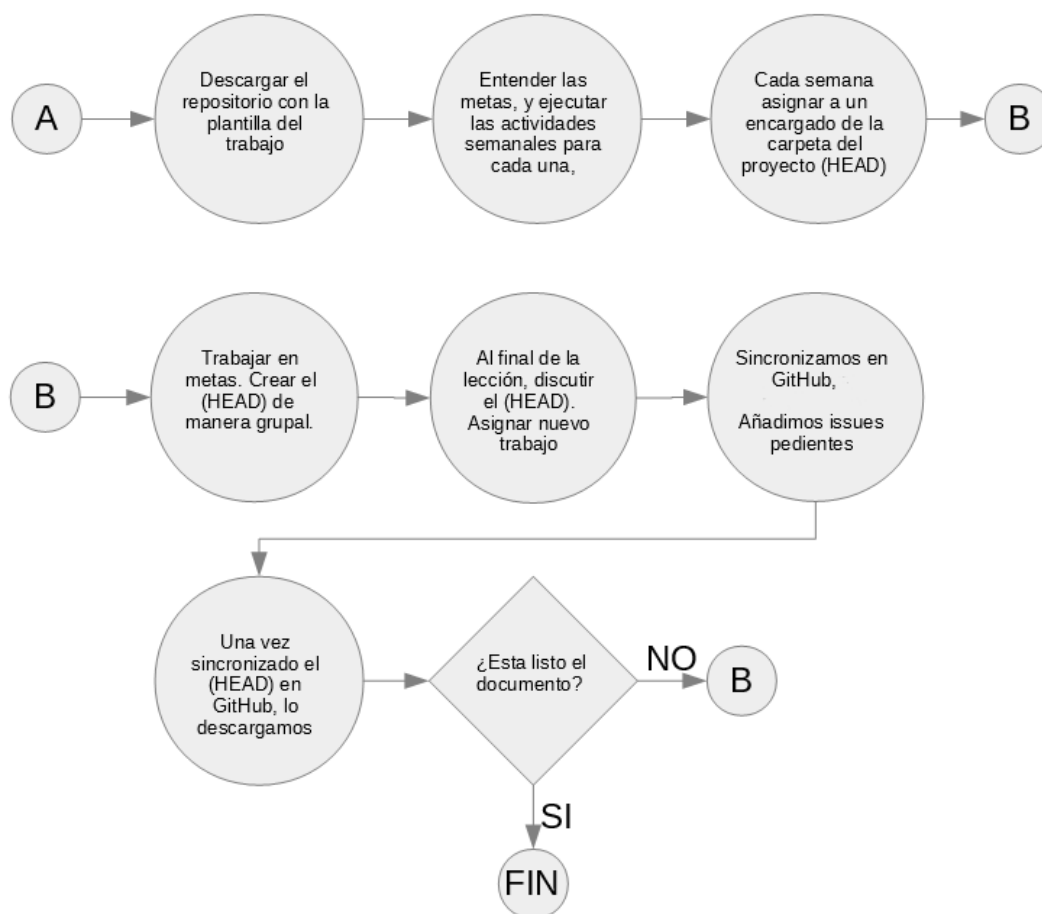
**Meta 4, (3 %). Fecha de cumplimiento 24 de mayo:** Almacenamiento y control de calidad de datos. Esto se hará durante la gira, y la semana que sigue. Se debe comparar los formularios con los datos digitales en búsqueda de errores.

**Meta 5, (3 %). Fecha de cumplimiento 31 de mayo:** Análisis de datos. Utilizar el procedimiento de análisis y aplicarlo a los datos de campo. Idealmente, el análisis ya debería estar montado y probado en el documento principal. Por tanto, solo habría que reemplazar los datos de prueba con los reales.

**Meta 6. Fecha de cumplimiento 14 de junio:** Entrega del informe final. La discusión implica comparar los datos de entrada con los requisitos y supuestos del modelo, para analizar si la salida del procedimiento de análisis es válida o no. Esa fecha el informe *debe* ser entregado, para que el profesor lo revise. No se aceptan prórrogas. **El informe debe ser entregado, para hacer efectivo el porcentaje obtenido en cada una de las metas anteriores en la nota final.** Es decir, si el informe final no se entrega en esa fecha, se pierde todo el 25 % del valor.



### C.8.6. Flujo semanal de trabajo



Para mantener el orden en el progreso del trabajo, se sugiere la siguiente metodología:

Primero, cada estudiante debe empezar por recopilar información sobre los géneros y especies mencionadas. Deben aplicar la lista de criterios para ver si la información es útil o no. El estudiante debería crear un archivo **R Markdown** con anotaciones sobre la información relevante del documento, e incorporar la información bibliográfica de cada documento revisado a un archivo `.bib`.

Luego, para iniciar la elaboración del informe grupal, el profesor debe haberles enseñado el uso de **Git**, y **GitHub**. En clase se explicará como crear y sincronizar una carpeta de trabajo en colaboración. El profesor será el “*editor*” del trabajo, es decir, él manejará la carpeta maestra, y cada estudiante es un colaborador.

Cada semana, los estudiantes asignarán a una persona encargada de manejar el *HEAD* (es decir, la versión más reciente del documento). Después de la sesión teórica, se discutirán

las incorporaciones y cambios del *HEAD* con respecto a la versión del *editor*. Si se aprueban los cambios en esa sesión, el estudiante enviará una propuesta de cambios al editor ( en lenguaje de **Git**, esta propuesta se conoce como un *Pull Request*). El editor acepta la propuesta, y la sube al documento maestro. Posteriormente, todos los estudiantes se sincronizan con el documento maestro.

Si el editor no acepta los cambios, siempre aceptará el *HEAD* en el documento maestro, pero añadirá una serie de tareas y correcciones que los estudiantes deberán incorporar durante la semana.

Estos pasos se repiten semanalmente, hasta finalizar el documento.

# Bibliografía

- Barrantes Campos, H. 2015. Introducción a las ecuaciones diferenciales. EUNED, San José, Costa Rica, 2 edición., 328 págs.
- Berryman, A. A. y P. Kindlmann. 2008. Population systems: a general introduction. Springer, 2 edición., 222 págs.
- British Ecological Society. 2014. A Guide to Data Management in Ecology and Evolution. British Ecological Society, London, UK, 1–36 págs. URL <http://www.britishecologicalsociety.org/publications/journals/>.
- Croucher, M., L. Graham, T. James, A. Krystalli y F. Michonneau. 2017. A guide to reproducible code in ecology and evolution. British Ecological Society, London, UK, 1–42 págs.
- Grafton, R. Q., J. Kirkley, T. Kompas y D. Squires. 2006. The Economics of Fishing and Fisheries Economics. *En* Economics for Fisheries Management, cap. 1. Ashgate, págs. 1–23.
- Illman, A. M., A. H. Scragg y S. W. Shales. 2000. Increase in Chlorella strains calorific values when grown in low nitrogen medium. *Enzyme and Microbial Technology* 27(8): 631–635. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0141022900002660>.
- Larkin, P. 1977. An epitaph for the concept of Maximum Sustained Yield. *Transactions of the American Fisheries Society* 106(1): 1–11.
- Neal, D. 2004. Introduction to population biology. Cambridge, Cambridge, UK, 393 págs.
- Skalski, J. R., K. E. Ryding y J. Millspaugh. 2005. Wildlife demography: analysis of sex, age, and count data. Elsevier, 656 págs.