Ecología de poblaciones silvestres

David Martínez Cascante

2018-01-13

Índice general

Capítulo 1

Introducción

- Qué es ecologia de poblaciones

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.

- Aplicaciones de la ecología de poblaciones

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 *Biogeografía 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.

- Herramientas necesarias

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.

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 decendencia*, para poder absorber a 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, las cuales estudiaremos en esta sección.

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 con respecto al tiempo u otras variables.

En general, el objetivo de los modelos de crecimiento, es obtener una función del tamaño de la población 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 de N del año 0 ($t = 0$) al año 1 ($t = 1$). Entonces, podemos simplemente restar $N_1 - N_0$ para encontrar dicho crecimiento, al que llamaremos ΔN. 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 Δt, 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 (natalidad e inmigración) menos las *salidas* de la población (mortalidad y emigración):

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = E - S$$

Si dividimos la ecuación anterior por N obtenemos la tasa de crecimiento *per cápita*.

$$\frac{\frac{\Delta N}{\Delta t}}{N} = \frac{E - S}{N}$$

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 llamamos a la tasa de crecimiento per cápita R_m, entonces podemos arreglar la ecuación anterior de una forma más conocida:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = R_m N \tag{2.1}$$

Sin embargo, la ecuación (2.1) aún no está en función del tiempo, que es el objetivo que se busca. Primero empecemos por predecir N_1 en función de 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:

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

Es decir, el tamaño de población en el año 1, es igual al tamaño de población en el año 0, más el producto de la tasa de crecimiento per cápita por el tamaño de población en el año 0. 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 $N_2 = N_1\lambda$ utilizando la relación anterior. Como $N_1 = N_0\lambda$, sustituimos en la primer expresión para acabar con $N_2 = N_0\lambda\lambda = N_0\lambda^2$. Si proseguimos de esta manera, concluimos que:

$$N_t = N_0 \lambda^t \tag{2.3}$$

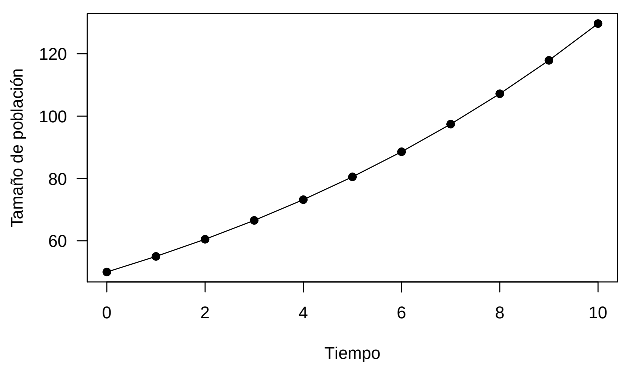
Con lo que finalmente se logra el objetivo de tener una función del tamaño poblacional en relación al tiempo.

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)
```

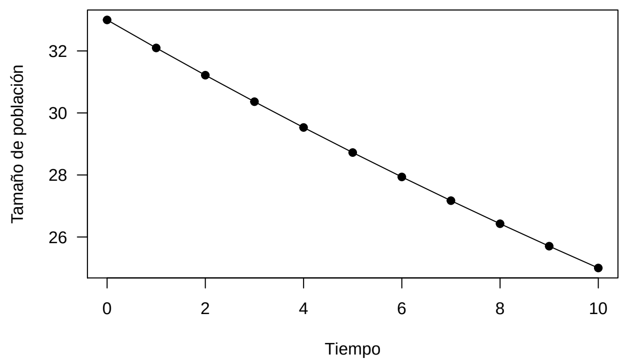


Ejemplo 2 *¿Cuál es el λ de una población que cuenta con 33 individuos en el año 0 ($t = 0$), y que tras 10 años cuenta con 25 individuos? Grafique la curva de crecimiento.*

Al despejar la ecuación (2.3) para λ 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 λ, 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 metodo 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 ejericio****.*

Ejercicio 4 *Si inoculo una población de bacterias en un medio de cultivo con suficiente espacio y nutrientes, con un estimado de 1×10^6 individuos, y tras tres horas, se estima una población de 3.5×10^6 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 intervalos infinitamente pequeños. Esto quiere decir que la ecuación (2.3) se escribe en su forma continua:

$$\frac{dN}{dt} = r_m N \tag{2.4}$$

La ecuación (2.4) es una *ecuación diferencial de primer orden*[1]. 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):

$$N_t = N_0 e^{r_m t} \tag{2.5}$$

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).

[1] 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. 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:

$$\int \frac{dN}{N} = r_m t + c$$
$$\ln N = r_m t + c$$

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 kJ g⁻¹ (energía por gramo). Si la tasa intrínseca es de 0.99 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 $N_0 = 1\mu\mathrm{g}$ 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:

$$N = \frac{1\mathrm{g}}{29\cancel{\mathrm{kJ}}} \times 5000\cancel{\mathrm{kJ}} = 172{,}4138\mathrm{g}$$

Luego, despejamos t de la ecuación (2.5):

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

Se hacen las sustituciones correspondientes: $r_m = 0{,}99$, $N_0 = 1 \times 10^{-6}\,\mathrm{g}$, $N = 172.414\,\mathrm{g}$, 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 λ de semanas a meses (1 mes = 4 semanas). Utilice la relación de $\lambda = e^{r_m}$.*

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

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

Obtenga el límite:

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

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. Matrices

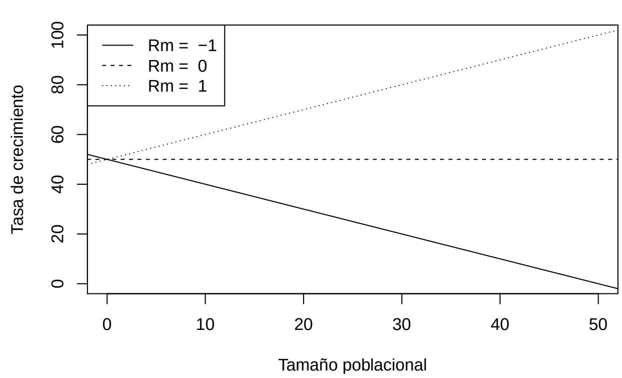
COMADRE COMADRE DATA Ojo a la guia de usuario

Capítulo 3

Soluciones a los ejercicios

Ejercicio 1

```r
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:

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

Que equivale a:

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

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

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

Porque cuando $x \to \infty \Rightarrow x \gg N_0$. 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.

Índice alfabético

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. 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 terminos 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 Δt, 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 Δt, y calcular el número de iteraciones necesarias hasta llegar al final del periodo de tiempo de interés.
- Crear un bucle, y ejecutar iteractivamente la integración de Euler.
- Definir un criterio para detener el algoritmo.

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

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

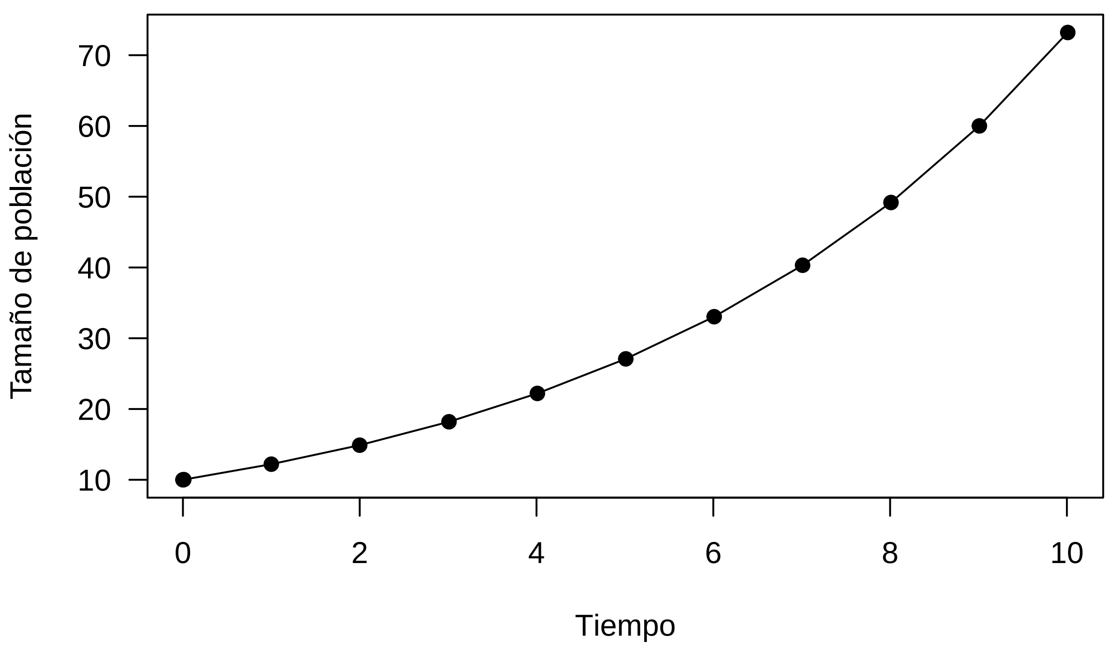
Donde **c** son constantes.

```
euler <- function(fooName, valInic, tiempoParar, deltaT,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
```

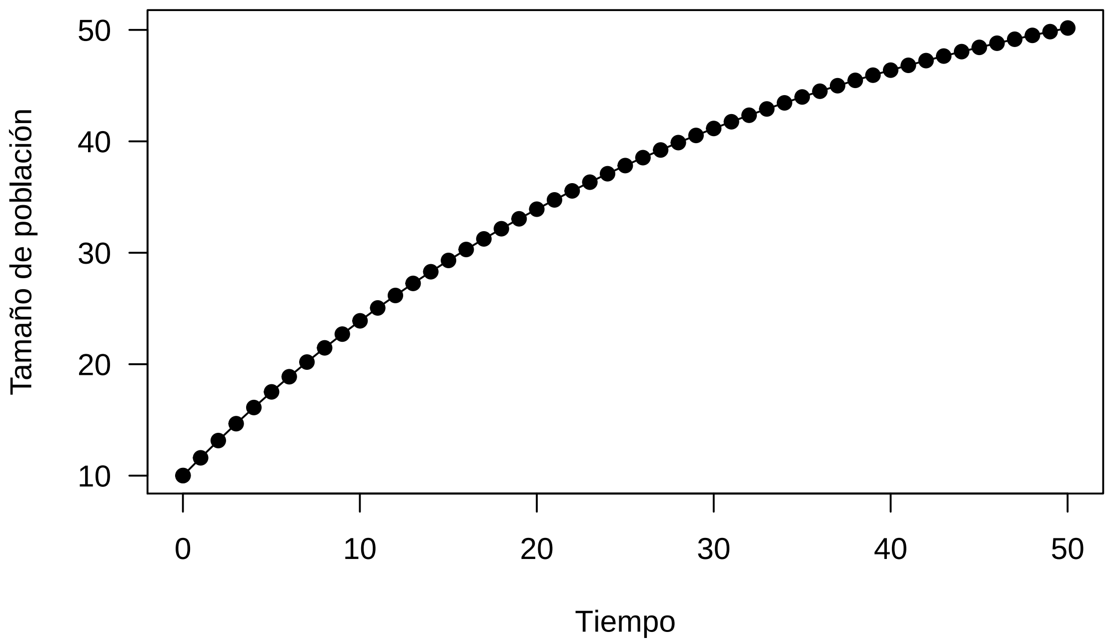
```
  val <- numeric()
  val[1] <- valInic

  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 nomres de los argumentos, para do.call
  names(arg) <- formalArgs(fn)#Encuetra los nombres de los argumentos

  tiempo <- numeric()

  tNow <- 0
  tiempo[1] <- 0

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

    if( tNow%%guardarCada <=deltaT ){
      val <- append(x = val,values = valTmp)
      tiempo <- append(x = tiempo, values = tNow)
      arg[[totalArg]] <- valTmp
    }
  }

  return( list(
    poblacion = val,
    tiempo = tiempo,
    tNow = tNow,
    arg = arg
  ) )

}
```

Por ejemplo

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

Resultados1 <- euler(fooName = "diffG1", valInic = N0, tiempoParar = 10, deltaT = 1/10
    guardarCada = 1, rm = 0.22)

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

N0 <- 10

Resultados2 <- euler(fooName = "diffG2", valInic = N0, tiempoParar = 50, deltaT = 1/10
    guardarCada = 1, 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)
```



Bibliografía

Grafton, R. Q., Kirkley, J., Kompas, T., and Squires, D. (2006). The Economics of Fishing and Fisheries Economics. In *Economics for Fisheries Management*, chapter 1, pages 1–23. Ashgate.

Illman, A. M., Scragg, A. H., and Shales, S. W. (2000). Increase in Chlorella strains calorific values when grown in low nitrogen medium. *Enzyme and Microbial Technology*, 27(8):631–635.