

Crecimiento poblacional por Lucía Rodríguez Planes

1. Dinámica de poblaciones no estructuradas de 18 a 20

Basado en Watts et al. (2015). Establishment and growth of the peregrine falcon breeding population within the mid-Atlantic Coastal Plain. J Rapt Res 49: 359-66.

La población de halcón peregrino *Falco peregrinus* que habitó históricamente el este de Estados Unidos, sufrió una precipitada disminución debido a los efectos sobre la reproducción que causó la contaminación por DDT. La bioacumulación del DDT en los tejidos grasos de los organismos que componen la cadena trófica, llega a las aves rapaces (predadores tope) en grandes concentraciones. Uno de los efectos probados del DDT es la delgadez de los huevos de las aves rapaces, que los hace frágiles y conduce a la mortalidad de los pichones. La población histórica que ocupaba los Montes Apalaches consistía en 350 parejas reproductivas. Durante la década de 1950 la población comenzó a disminuir y para el inicio de la década de 1960 se la creyó extinta en el área.

Hacia el 1975 se desarrolló una estrategia de recuperación de la población del halcón peregrino en los Montes Apalaches. Debido a que no existían individuos reproductivos en la zona, se programó la liberación de individuos criados en cautividad. Para ello se utilizaron individuos de subespecies nativas (*F. p. anatum*) y no nativas (*F. p. cassini*, *brookei*, *pealei*, *peregrinus*, *tundrius*, *macropus*).

El programa de recuperación consistió en la liberación de 307 individuos entre 1975 y 1985 a un promedio de 30 individuos por año, en la planicie costera del Atlántico medio, al este de los Montes Apalaches. Esta zona no ha tenido población reproductora histórica, pero sí abundantes presas, baja presión de depredación y poco disturbio humano. Además, se construyeron torres para anidar previo al inicio de las liberaciones. Se esperaba que el establecimiento de una población en este lugar permita la recuperación de la población del oeste. Hacia 1979 se registró el primer territorio establecido por una pareja reproductora, y en 1980 se detectaron las primeras 2 nidadas exitosas.

A partir de 1985 se interrumpió la liberación de individuos. Se monitoreó la población costera, y su expansión hacia el este, con el objetivo de repoblar los Montes Apalaches. Se trabajará aquí con información poblacional provista para la población costera.

Ideas a trabajar en el trabajo práctico:

La experiencia cuenta que el programa de reintroducción funcionó. ¿Cómo podemos estar seguros mirando los datos del trabajo? ¿Se desprende de esos datos que se logró establecer una población auto sostenible? ¿Y que sea fuente de individuos hacia el oeste? Vamos a analizar los cambios en los números de individuos a la luz de los modelos de crecimiento que ya estudiamos en clase. Si pueden representarse adecuadamente por alguno de estos modelos, podemos proyectarlos en el tiempo y podremos saber qué esperar de la población en el futuro.

- 1) De acuerdo con las características de la especie que ya conocen, ¿qué variables elegirían ustedes para medir si el programa de reintroducción fue exitoso? Completen su respuesta en el recuadro:

- 2) Vuelvan a la Tabla 1 del texto.

¿Qué resume la tabla? Evalúen el contenido de cada columna. Estas son las *variables* que consideraron relevantes los autores. Asegúrense de entender qué significa cada una. ¿Por qué piensan que habrán considerado todas esas, y no otras, variables? Respondan en el recuadro:

- 3) Si queremos ver cómo se comportó cada variable en el tiempo podemos explorar estos datos con unos gráficos. Vamos a hacerlos en lenguaje R:

Abrimos RStudio y abrimos el archivo “peregrino.R”. Este archivo es un *script*. Es decir que contiene instrucciones que puede ejecutar R. Cada instrucción está precedida por una línea encabezada por un signo #. R es incapaz de leer lo que se escribe a continuación de ese símbolo. Eso nos va a permitir ir comentando cada línea y sección del código, y ayudarnos a entender qué le estamos pidiendo que haga.

El código está separado en secciones cuyo nombre está en el medio de una larga fila de signos #. Estas secciones son *para empezar*, *explorar los datos*, *analizar los datos*, y siguen... Ejecuten los comandos que son para empezar. Son 5 instrucciones. Fíjense si comprenden la explicación que precede a cada una antes de ejecutarla, y qué ocurre cuando la ejecutan. ¿Cambia algo en alguno de los paneles de RStudio? ¿Con cuál instrucción?

Ahora pasamos a la siguiente sección: *explorar los datos*. Hay 5 grupos de instrucciones. Identifíquenlos. Seleccionen cada grupo (desde un # hasta el siguiente) y ejecuten apretando Ctrl+Enter. Van a obtener gráficos. ¿En qué panel aparecen? Pueden moverse entre ellos con las flechitas.

Una vez que obtengan un gráfico hagan click sobre el botón *Export* y elijan la opción que corresponde a copiar al portapapeles. Una vez copiado el gráfico, péguenlo dentro de la tabla a continuación. Peguen los cuatro gráficos.

--	--

Las líneas verticales separan las fases del programa de reintroducción: liberaciones sin eventos reproductivos (1975-1979), establecimiento de la población (1980-1985) y consolidación de la población (1986 a 2007).

- 4) Estamos de acuerdo en que las métricas indican crecimiento de la población. Si queremos ver la tasa o velocidad de cambio de un año al siguiente los valores absolutos pueden resultar confusos. Para poder analizar el cambio relativo en la abundancia de un año debemos estudiar el logaritmo de la abundancia. ¿Por qué? ¿Qué ocurre con una población que crece a tasa constante cuando estudiamos el logaritmo del cambio? ¿Qué vemos cuando estudiamos en cambio el logaritmo de una población que crece con algún tipo de densodependencia? Respondan en el siguiente cuadro:

--

- 5) Vamos a graficar entonces el logaritmo de la abundancia de la población de peregrinos en el tiempo. La función *log* calcula por defecto el logaritmo natural (con base *e*) del valor que se coloque dentro del paréntesis. En este caso, dentro del paréntesis indicamos que queremos que se calcule el logaritmo natural a cada uno de los valores que componen la serie (o vector) de abundancia en el tiempo, y que a esa serie de valores se le asigne un nombre. Repetimos el proceso para las cuatro variables de abundancia posibles, y volvemos a hacer los gráficos. Ejecuten el código que corresponde a cada gráfico, y al obtenerlo, copien y peguen en la siguiente tabla:

¿Cómo es la tasa de cambio en la etapa de establecimiento? ¿y en la de consolidación? ¿Es igual en todas las métricas?

- 6) Si queremos conocer el factor de cambio de la población de un tiempo al siguiente podemos formalmente calcular la relación entre valores de abundancia consecutivos. ¿Cómo se llama ese parámetro de crecimiento y cómo se define matemáticamente? Completen sus respuestas en el recuadro:

--

- 7) Vamos a definir *lambda* para cada una de las métricas de crecimiento. Para eso matemáticamente necesitamos hacer una simple cuenta que surge de la fórmula que completaron en el cuadro anterior, ¿cuáles? En el código esa cuenta se ve usando los corchetes. Vamos a volver a mirar gráficamente cómo se comporta *lambda* para cada métrica, según dos aspectos: en función del tiempo (para ver si la tasa de crecimiento varía en el tiempo) y en función de la abundancia (para ver si la tasa de crecimiento varía según la densidad). Ejecuten las porciones de código correspondientes. Obtendrán un gráfico para cada métrica y cada aspecto. Péguenlos en las tablas a continuación:

λ vs tiempo

λ vs densidad

- 8) Reflexionen sobre los gráficos obtenidos en el punto anterior. Presten especial atención a las diferentes escalas en los gráficos y a las zonas que definen las líneas rojas: las líneas verticales separan las etapas de establecimiento y consolidación, y la línea horizontal señala el valor de *lambda* (sobre el eje y) que iguala a 1. ¿Qué significa un valor de tasa de crecimiento discreta igual a 1? ¿Mayor a 1? ¿Qué tasa de crecimiento esperaban en el período de establecimiento=liberaciones? ¿Qué tasa de crecimiento esperan en la etapa de consolidación=autonomía? ¿Todas las métricas muestran lo mismo? Miren la variabilidad que muestran los puntos en cada etapa. ¿Es igual en todas las métricas? ¿Cuáles son más variables y cuáles menos? Escriban sus reflexiones en el cuadro a continuación:

- 9) Vamos a analizar el tipo de crecimiento que lleva la población. Los autores proponen un modelo de crecimiento densoindependiente, ya que los sustratos para nidificar no resultarían limitantes. Dibujen o describan en el espacio a continuación cómo se comporta la tasa de crecimiento en función de la densidad de una población que crece en forma densoindependiente, y una con algún tipo de densodependencia.

- 10) Comparen los gráficos que hicieron en el recuadro anterior con los que obtuvieron en cada métrica del punto 8. ¿Crece la población como proponen los autores? ¿Ocurre lo mismo en las dos etapas? Completen el recuadro con sus respuestas:

- 11) Vamos a probar el ajuste del crecimiento al modelo de crecimiento geométrico, por etapas. Para ello vamos a evaluar la relación entre la tasa de crecimiento y la abundancia bajo un modelo lineal. Ejecuten el código correspondiente que les va a devolver un resumen estadístico. Revisen el valor de los parámetros (¿cuáles son los parámetros en una regresión lineal?) y del ajuste (¿cómo se mide el ajuste en una regresión lineal?). Completen a continuación los valores obtenidos para cada métrica y cada etapa. Agreguen los gráficos con el ajuste dibujado.

	territorios	nidos activos	nidos exitosos	juveniles
--	-------------	---------------	----------------	-----------

durante liberaciones				
sin liberaciones				
gráfico				

- 12) Revisen los gráficos y valores de los parámetros anteriores: ¿hay crecimiento a tasa constante? ¿o varía con la densidad? ¿en qué etapas? ¿es diferente para cada métrica? ¿qué tipo de crecimiento exhibe una población cuya tasa de crecimiento es constante en el valor 1? Completen a continuación sus reflexiones:

- 13) Casi llegando al final, revisen los gráficos obtenidos y sus propias reflexiones, y vuelvan a la pregunta inicial del trabajo práctico. ¿Cuáles de las evidencias analizadas acompañan el resultado del programa de reintroducción? (“exitoso y permitiendo que la población se expanda hacia el oeste”). ¿Hay evidencias que sostienen lo contrario? Expliquen sus argumentos a continuación.

- 14) Vamos a completar un ejercicio que nos va a permitir comparar diferentes modelos de crecimiento. Para esto tienen escrito un código que fabrica series de abundancias en el tiempo según los modelos de crecimiento geométrico, logístico discreto, de Beverton-Holt y de Ricker. Ejecuten el código correspondiente siguiendo las instrucciones y completen a continuación cómo se comporta cada uno según los parámetros que están puestos. ¿Cuántas series de crecimiento se ven? ¿Qué pasa cuando no graficamos al crecimiento geométrico? Copien y peguen ambos gráficos:

--	--

- 15) Por último, modifiquen los parámetros en el último código de forma tal de que la abundancia inicial de la población (N_0) sea mayor a la capacidad de carga (K). ¿Qué ocurre con cada serie de crecimiento?

--

2. Dinámica de poblaciones estructuradas por edades de 20 a 22

Cambios en la dinámica poblacional de *Sus scrofa* bajo diferente disponibilidad de recursos

Basado en "Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers". Bieber & Ruf. Journal of Applied Ecology 42:1203-1213 (2005).

El jabalí *Sus scrofa* es un mamífero originario de Europa que se encuentra actualmente en la lista de las 100 especies invasoras más dañinas del mundo de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Su expansión a través del mundo ha conducido a la implementación de diferentes estrategias de control que minimicen los daños producidos a cultivos, plantas, aves y otros organismos nativos que consumen, y la dispersión de patógenos que comparten con los cerdos domésticos.

En Alemania y Europa del este, la alimentación del jabalí se basa en las semillas de árboles caducos como el haya y el roble. La producción anual de semillas depende de las condiciones ambientales de cada año: años favorables pueden tener una producción de semillas en 80 a 100% de los árboles, años menos favorables en 25 a 50% de los árboles, y en años desfavorables pueden no producir semillas. La dinámica de la población de jabalíes podría variar de acuerdo con estos recursos que existen de a pulsos. Adicionalmente, la suplementación en la alimentación provocada por la actividad agrícola y por las estaciones de alimento que buscan desviar a los jabalíes y reducir el impacto sobre los cultivos, podrían favorecer el aumento en la tasa de crecimiento poblacional del jabalí.

Una de las estrategias de control del jabalí es la caza con estaciones de cebo, que consiste generalmente en cereales enterrados u ofrecidos en algún recipiente. El cereal más utilizado es el maíz, que se ofrece remojado en agua o directamente en el choclo. La suplementación con maíz puede operar transformando un escenario de baja disponibilidad de alimento a uno de mayor disponibilidad de alimento.

Debido a la dificultad de encuentro de los individuos más jóvenes y también a tradiciones de los cazadores, los individuos cazados suelen pertenecer a la categoría de mayor tamaño y edad. Es decir que la remoción de individuos ocurre casi exclusivamente en un segmento de la población.

¿Es posible lograr el control de la población de jabalíes removiendo únicamente ejemplares adultos? ¿Esta respuesta es diferente si tomamos en cuenta la disponibilidad de alimento?

Para estudiar la dinámica poblacional de una población estructurada por edades utilizaremos matrices de Leslie propuestas en el trabajo de Bieber & Ruf. Estos autores utilizaron tasas vitales publicadas en la literatura en tres escenarios diferentes de condiciones ambientales: un escenario bueno donde existe abundancia de alimento, un escenario intermedio y un escenario malo, cada uno asociado a los eventos de producción de semillas. Definieron 3 categorías de edad, los juveniles de 1 año, los juveniles de 2 años (*yearlings*), y los adultos propiamente dichos. Como la reproducción en estos animales depende en gran medida del peso, puede ocurrir que individuos de 1 año sean reproductivos si alcanzaron el peso suficiente. Evaluaremos la tasa de crecimiento poblacional, la estructura de edades estable y el valor reproductivo de cada edad para cada escenario, y analizaremos potenciales problemas que pueda traer aumentar la oferta de alimento para el manejo de la población.

- 1) Los autores del trabajo proponen un modelo de crecimiento para la población de jabalíes. Identifiquen el modelo y su expresión matemática en el texto y escríbanlos en el recuadro:

- 2) La matriz de transición propuesta en el trabajo se estructura según edades y contiene ciertas tasas vitales. Revisen en el texto cuáles son esas tasas y a partir de qué datos de campo se construyen.

- 3) Completen las matrices de transición usando la tabla que corresponde:

Escenario malo		

intermedio		

bueno		

- 4) Vamos a estudiar matemáticamente las propiedades de cada matriz. Para eso vamos a aprovechar las capacidades del lenguaje R. Abran el *script* que se llama “jabalíes.R” en RStudio y sigan sus instrucciones. ¿Cómo está construida la ecuación de crecimiento? ¿Es equivalente a lo que escribieron en el punto 1?
- 5) En las matrices de abundancia por edad en el tiempo (n_1 , n_2 y n_3) disponemos de la información de número de individuos para cada edad en el tiempo, y la suma de individuos totales (sin considerar la estructura en edades) a cada tiempo. Ejecuten esa parte del código y peguen las salidas a continuación:

Escenario malo	intermedio	bueno

--	--	--

- 6) Debido al cambio de la abundancia en el tiempo perdemos de vista si efectivamente las relaciones de abundancia entre las edades se mantienen o no constantes. Para eso definimos la proporción de individuos en cada edad y graficamos. Vuelquen los gráficos a continuación:

--	--	--

- 7) Revisen los gráficos de los puntos 5 y 6 en cada escenario por separado. ¿Qué ocurre con las diferentes clases de edad en el tiempo? ¿Y si fueran diferentes las cantidades iniciales? Identifiquen en el código dónde habría que insertar la modificación para probar. Miren los 3 escenarios, ¿en los 3 se refleja el tipo de crecimiento que elegimos modelar? Escriban sus respuestas y reflexiones a continuación.

--

- 8) Para conocer la tasa de crecimiento es necesario que echemos mano de los conocimientos que tenemos sobre álgebra de matrices: si proyectamos la población en el tiempo, es decir, si multiplicamos muchas veces el vector de abundancia poblacional por la matriz, los valores de abundancia obtenidos podrían también conseguirse si encontramos un único número que resuma el proceso de multiplicar por la matriz. Ese valor resumen existe siempre para las matrices de Leslie y en álgebra matricial se lo llama autovalor dominante de la matriz. Este valor es la tasa de crecimiento de la población. Para calcularla sólo tenemos que aplicar el código correspondiente. Escriban a continuación los autovalores obtenidos para cada escenario. ¿Qué significan los valores obtenidos? ¿Tienen sentido a la luz de los gráficos?

--	--	--

- 9) Vamos a calcular la estructura estable de edades y el valor reproductivo por edades. Ejecuten el código que corresponde a los gráficos y péguenlos a continuación.

Estructura estable de edades	Valor reproductivo respecto a la primera edad	Valor reproductivo proporcional

--	--	--

- 10) Miren las proporciones que representa cada clase de edad en la población en estado estacionario. ¿Habían tenido alguna pista de estos valores en alguno de los gráficos que hicieron? Revisenlos. ¿Cuánto tiempo le lleva a la población alcanzar esos valores? ¿Sería diferente el tiempo si modificamos las abundancias iniciales? La estructura estable de edades w , ¿depende de los valores iniciales de abundancia por edad?

--

- 11) Observen con atención los valores reproductivos obtenidos para cada clase de edad: ¿Qué quieren decir esos números? ¿Qué diferencia existe entre las dos formas de calcular el valor reproductivo? ¿Es redundante la información?

--

- 12) Completen el siguiente cuadro para cada escenario. Allí podremos comparar las tasas vitales (supervivencia y fecundidad), el valor reproductivo y la proporción que corresponde a la estructura estable de edades de cada edad de la población, para cada uno de los 3 escenarios.

	1				2				3			
	p	f	V	W	p	f	V	W	p	f	V	W
1 año												
2 años												
adultos												

- 13) Hasta ahora identificamos las clases de edad más abundantes y las más relevantes en términos de valor reproductivo en escenario con diferente disponibilidad de recursos. Si quisiésemos saber cuál tasa vital representará un mayor cambio en el λ deberíamos realizar un análisis de sensibilidad (para comparar tasas en las mismas unidades entre sí) o de elasticidad (cambios relativos al máximo posible, sin importar las unidades). Es muy sencillo implementar estos análisis en R. Ejecuten la porción de código correspondiente

y copien a continuación las matrices obtenidas en la consola: las matrices de sensibilidad (bajo el nombre S...) y de elasticidad (elas...).

	Escenario malo			intermedio			bueno		
sensibilidad									
elasticidad									

- 14) Miren detenidamente los valores de sensibilidad obtenidos, a la vista de las matrices originales A1, A2 y A3 (que completaron en el punto 3). ¿Qué significa un valor en una determinada posición de la matriz? ¿Por qué tienen valor de sensibilidad casillas que originalmente valían 0? ¿Es correcto ese resultado? ¿Cómo debería interpretarse?

- 15) Ahora miren la matriz de elasticidad. ¿En qué se diferencia de la de sensibilidad? ¿Cuál es la tasa vital más elástica?

- 16) ¿Hay una edad que se vea afectada en mayor medida por la caza? ¿Qué problemas encuentran relacionados con la estrategia de caza con cebos y la respuesta de la población a la suplementación alimentaria?