“Análisis del Efecto Allee en la Dinámica de Poblaciones”

V. Irigoyen
Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del IPN
Biología Matemática
Dr. Moisés Santillán Zerón
07 de Noviembre de 2022

Resumen

El efecto Allee es un fenómeno que afecta la dinámica de poblaciones, puede manifestarse de forma intrínseca a la especie, como cantidad de individuos o aptitudes, o de manera demográfica. Se estudió el efecto Allee en un modelo logístico normalizado con el fin de entender como afectan los distintos factores en el crecimiento poblacional. Se encuentra que el crecimiento en la cantidad de individuos esta relacionado directamente al efecto allee y si la cantidad de individuos ésta por debajo del punto crítico A la población no crece sino al contrario tiende a la extinción, por arriba del factor A (cantidad mínima de individuos para su crecimiento) la población crece hasta estabilizarse en la capacidad de carga k y si la población es mayor a k tiende a decrecer hasta el punto estable k. Además se pueden observar al menos 3 tipos de efecto allee: nulo, débil y fuerte.

Introducción

Desde hace cientos de años los humanos se han esforzado por poder entender las poblaciones, tanto la propia, así como aquellas que lo rodean y con las cuales comparten su entorno. El estudio de las poblaciones se puede analizar desde dos principales perspectivas, la demográfica y la dinámica poblacional, la cual es la que a este artículo compete. Tiene el fin de estudiar la composición de una población de la misma especie por ejemplo el número de individuos, su ciclo de vida y características particulares así como sus variaciones a lo largo del tiempo. Dentro de la rama de la biología matemática con más de 200 años de historia, la dinámica poblacional ha sido una rama de estudio esencial para poder analizar y predecir el futuro de las especies mediante el análisis de distintos parámetros como la supervivencia, el éxito reproductor, índice de natalidad y mortalidad o la distribución de dicha población, e incluso su relación con otras especies y el entorno; gracias a ello se pueden conocer los puntos críticos de alguna especie y poder actuar de acuerdo a ello.

Debido a la complejidad del tema una manera apta para poder analizar la dinámica de poblaciones es mediante herramientas como los modelos matemáticos donde pueden modelarse mediante sistemas no lineales de ecuaciones diferenciales[1]. Los antecedentes del análisis de dinámica de poblaciones se considera que fueron los trabajos propuestos por Malthus, conocido como el modelo de crecimiento Malthusiano, él menciona que si las condiciones son constantes una población crecerá o disminuirá de forma exponencial. La ecuación diferencial y la solución que caracteriza dicho modelo es:

$$\dot{N} = rN \qquad N(t) = N_0 e^{rt} \tag{1}$$

Donde r representa el factor de crecimiento cuando $r > 0$ y el factor de decaimiento cuando $r < 0$.
El modelo Malthusiano formó las bases para los modelos y teorías predictivas posteriores tanto de poblaciones individuales como ejemplo los modelos de Benjamin Gompertz (quién refinó

el modelo exponencial Malthusiano como un modelo de mortalidad), el de Pierre François Verhulst (modelo de crecimiento logístico) y modelos generalizados; así como para los modelos de varias poblaciones como los modelos de depredador-presa de Lotka-Volterra y de Arditi-Ginzburg. [7]
Para modelar los fenómenos poblacionales se consideran varios aspectos como lo es la natalidad y mortalidad que conforman el factor de crecimiento poblacional, así como la migración, la relación inter-especies y la relación con el entorno. Un modelado sencillo para una especie puede incluir sólo el factor de crecimiento, por ejemplo el modelo Malthusiano (ecuación 1). En el modelo logístico por su parte también se requiere de una constante k que es la capacidad de carga lo que representa la máxima cantidad de individuos que es capaz de soportar el entorno, en este caso el máximo de la tasa de crecimiento se obtiene cuando la cantidad de individuos es la mitad de la capacidad de carga y a partir de ahí la tasa disminuye. La ecuación diferencial representativa de este modelo es la siguiente. [2]

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) \tag{2}$$

Si bien los modelos sencillos pueden contener solo la tasa de crecimiento y en el caso del modelo logístico la capacidad de carga, existen otros fenómenos que se pueden considerar a la hora de modelar la dinámica de poblaciones, un fenómeo conocido es el observado en los años 30's por Warder Clyde Allee, quién demostró que los peces dorados tienen una mayor tasa de crecimiento cuando hay más individuos en el tanque. En la ecología se tienen varias definiciones de lo que es el efecto Allee pero concuerdan que es un fenómeno en el que el crecimiento poblacional de las especies depende también de un punto crítico en el número de individuos. En la biología moderna se consideran dos manifestaciones: el exhibido por una población donde existe una asociación positiva a un elemento de aptitud (supervivencia, fecundidad, tamaño de población, etc.) y el demográfico donde hay una asociación positiva entre el crecimiento de la población per-cápita y el tamaño de la población [3].
Conociendo entonces un poco de los modelos poblacionales y el efecto Allee se plantea realizar un modelo explicatorio basado en un análisis de población logístico con efecto Allee, para entender más a fondo como es que se relacionan los distintos elementos del modelo y sus implicaciones poblacionales, en este modelo se supone un manifiesto de Allee intrínseco, asociado a un mínimo poblacional.

Metodología

El análisis del modelo logístico con efecto Allee puede ser representado por medio de la ecuación (3):

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)\left(\frac{N}{A} - 1\right) \tag{3}$$

En dicha ecuación r representa la constante de la tasa de crecimiento, N es el número de individuos, k es la capacidad de carga o cantidad máxima de individuos que el entorno puede contener, y A es la constante relativa al efecto Allee, en este caso el punto crítico poblacional.
El modelo tal como se muestra es un tanto complejo de analizar debido a la cantidad de parámetros variables, por lo cual se plantea un modelo explicativo en el cual se normalizan los elementos, la variable dependiente y la variable independiente. De manera que el modelo a analizar se ve de la forma:

$$\frac{dx}{dt'} = x(1 - x)\left(\frac{x}{\alpha} - 1\right) \tag{4}$$

x representa la relación entre el número de individuos (N) y la capacidad de carga (k) $x = N/k$.
α representa la relación entre la constante de efecto Allee (A) y la capacidad de carga (k), $\alpha = A/k$.
Y t' representa la relación temporal del factor de crecimiento r y el tiempo (rt).
A partir de (4) se realizó el análisis de estados

estacionarios, así como el análisis de estabilidad de los mismos. Finalmente se construyó el modelo poblacional en un programa que opera con lenguaje python para poder analizar y discutir mediante análisis gráficos los rasgos generales el modelo logístico con efecto Allee y con ello analizar y predecir la dinámica de una especie o población.

Resultados y Discusiones

Para el análisis del modelo se tienen varios supuestos, ya que se está analizando dinámica de poblaciones:

1. Las constantes k y A tienen valores mayores a 0, con unidades de cantidad de individuos.
2. r es un factor de crecimiento positivo unidades t^{-1}.
3. $A > k$ ya que k es la cantidad de individuos máxima que soporta el entorno y A es el factor de efecto Allee, lo que implica que:
4. $0 < \alpha < 1$
5. $x > 0$ relación positiva N/k

A partir de la ecuación (4) y con el análisis pertinente, además de los supuestos se identifican que los estados estacionarios para dicho modelo son 3:

- $x^* = 0$
- $x^* = \alpha$
- $x^* = 1$

Al realizar el análisis de estabilidad mediante la derivación de (4) de los puntos estacionarios se encuentra que:

- $x^* = 0$ es un punto estable.
- $x^* = \alpha$ es un punto inestable.
- $x^* = 1$ punto estable.

Esto indica que en una gráfica de tiempo vs x la asíntota α es repulsora de trayectorias, mientras que 0 y 1 son atractores; lo que implica que si x es mayor a 1 las trayectorias descienden hasta estabilizarse en 1, si $x > \alpha$ y menor a 1 las trayectorias crecen y se estabilizan en 1, mientras que si $x < \alpha$ las trayectorias disminuyen de forma asintóticamente estable en 0. Las figuras 1, 2 y 3 reflejan dicho comportamiento. Al modelar la función logística con efecto Allee es más sencillo realizarlo mediante un programa computacional en el cuál se de una solución con métodos numéricos en lugar de usar la solución analítica. De esta manera se modela para distintos valores de x y α. En la gráfica 1 se modeló para un valor de α 3 órdenes menor a 1 y con distintos valores iniciales x_0.

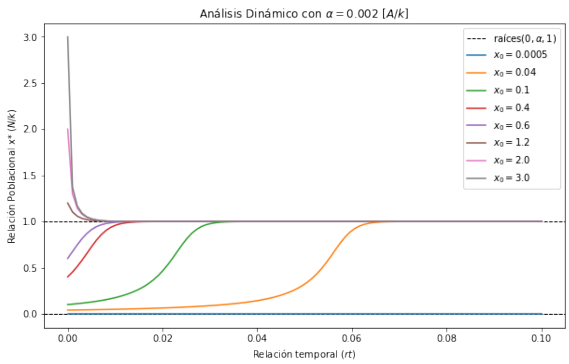


Figura 1: Análisis de estabilidad para un valor de $\alpha = 0.002$

Es evidente que al tener un valor tan pequeño de α en este caso de 0.002, el comportamiento simula un modelo logístico sin efecto allee, se recordará que $\alpha = A/k$ lo que implica que k es alrededor de 500 veces mayor al valor de A, por lo cual las curvas sigmoidales características de dicho tipo de modelo son evidentes para $x_0 = 0.04$ y $x_0 = 0.1$. Se observa además, que en un periodo corto de tiempo con un rango de relación temporal (rt) 10 veces menor a 1, la estabilidad se logra. Se puede comprobar además la estabilidad de los estados estacionarios en 1 y 0, sobre todo en 1, pues si la relación de individuos es $x > 1$

la gráfica desciende hasta estabilizarse de forma asintótica a 1, de manera similar cuando $x > \alpha$ la relación poblacional se estabiliza en 1 pero de forma creciente. El análisis de valores de $x < \alpha$ es menos perceptible en ésta gráfica debido a los valores usados, sin embargo en las gráficas posteriores se vuelve más evidente a medida que α crece.

En la figura 2 se modeló para un $\alpha = 0.1$ lo que implica que la relación entre k y A es 10 a 1. Al igual que en el caso anterior se pueden ver muy definidos los estados estacionarios del modelo pues para casos de $x > 1$ la función decae al punto en que la población es exactamente igual a la capacidad de carga $N = k$ ó $x = 1$, si bien el decaimiento es menos pronunciado, es evidente y logra estabilizarse en una relación temporal rt cercana a 0.5 donde el factor de crecimiento r es dos veces más pequeño que el tiempo analizado.

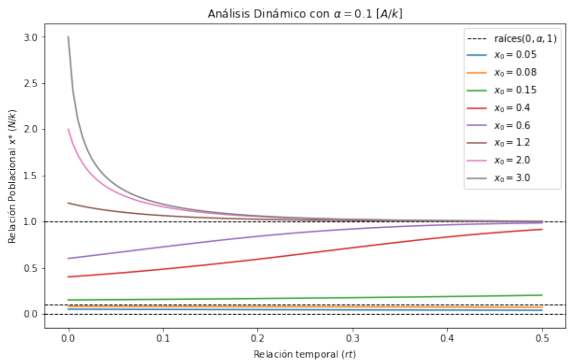


Figura 2: Análisis de estabilidad para un valor de $\alpha = 0.1$

Cuando el valor x_0 es solo un poco más grande que el valor de α la función pareciera que crece de una forma lineal muy lenta pero aún así la trayectoria se repele del estado α, un comportamiento similar pero ahora en forma de decaimiento al estado 0 sucede al ser x_0 unas unidades menor a α, lo que reitera los estados estacionarios estables en 0 y 1 e inestable en α.
El último caso analizado fue para un valor de α más cercano a 1, en este caso de 0.7, lo que representa que k y A se encuentran casi al mismo orden de magnitud siendo A solamente alrededor de 1.4 veces menor a k, el comportamiento es exactamente igual a los dos casos anteriores, validando nuevamente el análisis de estabilidad para los estados estacionarios siendo α un estado repulsor, del cual las trayectorias se alejan, mientras que en los estados estacionarios 0 y 1 las trayectorias buscan acercarse, de forma creciente o decreciente, el tiempo en que las trayectorias logran llegar a la estabilidad es mayor que en los casos anteriores, pues se empieza a ver estabilidad en relación rt mayor a 1.5.

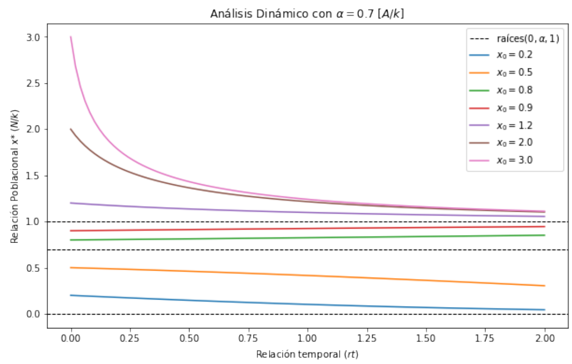
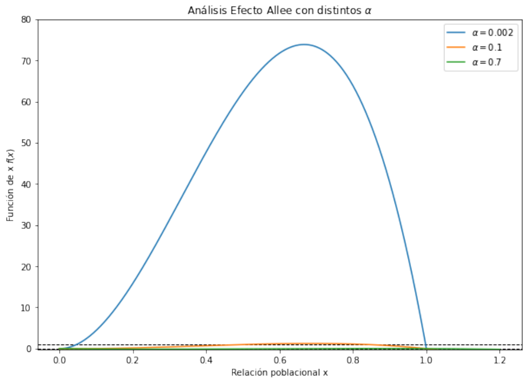
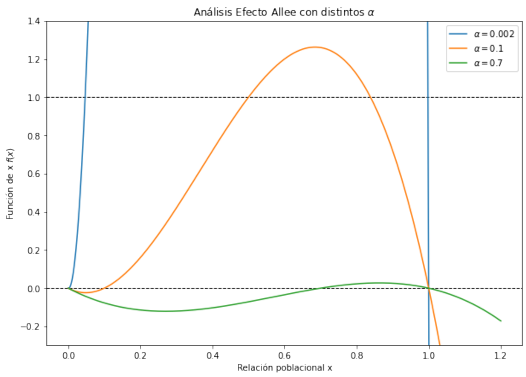


Figura 3: Análisis de estabilidad para un valor de $\alpha = 0.7$

Para los casos mostrados en las 3 figuras anteriores se reitera el comportamiento de la dinámica poblacional de un modelo logístico con efecto Allee, mientras mayor sea el valor de α el efecto está más presente y a medida que su valor crece el tiempo en que las trayectorias logran llegar a la estabilidad en 0 ó 1 es mayor, el comportamiento es un poco más lento y el decrecimiento de población cuando $N > k$ es menos abrupto. Es evidente entonces que si hay efecto Allee presente, la población crecerá siempre que la cantidad de individuos sea mayor al punto crítico A hasta estabilizarse en la población igual a la capacidad de carga; y la población decrece y estaría destinada a extinguirse cuando la cantidad de individuos es menor a la mínima necesaria (A). Si el valor de A es tan pequeño que sea alrededor de 100 o más veces menor a k el comportamiento es el caso particular para un modelo logístico sin efecto Allee, a medida que el valor de A aumenta el efecto allee en la población aumentará. En la figura 4 se analizó el modelo logístico con efecto allee a partir de la ecuación diferencial (4) donde se modificaron los valores de α de acuerdo a lo analizado.



(a) Modelo efecto Allee



(b) Modelo con acercamiento

Figura 4: Efecto Allee en modelo logístico a distintos valores α

En la figura 4 (a) se observa que la trayectoria azul correspondiente a $\alpha = 0.002$ no hay un efecto allee perceptible que sea el punto crítico de población, al hacer un acercamiento a la gráfica (figura 4(b)) se observa que la trayectoria azul parece partir de 0 en el eje x. Sin embargo, para $\alpha = 0.1$ y $\alpha = 0.7$ el efecto allee es más notorio, siendo la curva naranja una representación de un efecto allee débil a simple vista y la trayectoria verde un efecto fuerte. La cantidad de individuos mínima necesaria en el caso de la trayectoria verde correspondiente a $\alpha = 0.7$ es más grande que en los demás casos, lo que implica que para que la especie subsista se necesita de un grupo mayor, lo cual es útil para representar especies o poblaciones que trabajan en grupo para cazar o para defenderse.
Otro aspecto que se encontró en el análisis de las gráficas en la figura 4 es que a medida que α aumenta, la amplitud en la función $f(x)$ disminuye, es decir, disminuye la tasa de crecimiento, esto ésta íntimamente relacionado con el hecho de que si el punto crítico es mayor, el mínimo de individuos para coexistir aumenta. provocando que la tasa de crecimiento disminuya pues los intereses son más de sobre vivencia que de reproducción.

Conclusiones

Un modelo con efecto allee como lo es el logístico es muy útil para análisis de dinámica de poblaciones, puede ayudar entre otras cosas para entender la extinción de las especies debido a fenómenos que van más allá de la relación de nacimientos y decesos,incluyendo factores demográficos o de aptitudes de la misma especie. Es un modelo para una sola especie generalizado, donde a valores poco significativos de A respecto a k se logra ver el comportamiento del modelo sin efecto allee y a mayor valor habrá relaciones positivas más débiles o fuertes a los factores manifestantes de allee. Se prueba que el efecto allee requiere de un mínimo poblacional para la subsistencia de la especie pues si queda por debajo la población tiende a decrecer e incluso extinguirse; mientras que si lo supera crece hasta un punto estable que es la capacidad de carga, esto en teoría pues también puede haber sobrepoblación que requerirán de otro tipo de modelos.
A pesar de ser un buen modelo es un modelo sencillo al cual se puede agregar más factores como un análisis de μ como constante de decaimiento poblacional o incluso involucrar más

de una especie, el análisis matemático puede ser más complejo, pero se pueden obtener relaciones interesantes de los factores involucrados, tema que puede ser abordado en trabajos posteriores.

Referencias

[1] Cyrus Chu, C. Y. (2001). Population Dynamics: Theory of Nonstable Populations. International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences, 11771–11773. doi:10.1016/b0-08-043076-7/02110-0

[2] Vandermeer, J. (2010). How Populations Grow: The Exponential and Logistic Equations. Nature Education Knowledge. https://go.nature.com/3DNXvtx

[3] Drake, J. M. & Kramer, A. M. (2011). Allee Effects. Nature Education Knowledge https://go.nature.com/3NJqdAs

[4] Stucchi, L., Pastor, J. M., García, J. & Galeano, J. (2020, 24 julio). A General Model of Population Dynamics Accounting for Multiple Kinds of Interaction. Hindawi.https://www.hindawi.com/journals/complexity/2020/7961327/

[5] Population Dynamics. hhmi Biointeractive. Recuperado 3 de noviembre de 2022, de https://media.hhmi.org/biointeractive/click/populationdynamics/#/

[6] Wikipedia contributors. (2022a, octubre 18). Allee effect. Wikipedia. https://en.wikipedia.org/wiki/Allee_effect

[7] Wikipedia contributors. (2022b, octubre 30). Population dynamics. Wikipedia. https://en.wikipedia.org/wiki/Population_dynamics

Apéndice A: Programa de Análisis de Efecto Allee

https://github.com/VanessaIri/Proyecto-3-BM/blob/main/BM_Proyecto_3.ipynb