

Diana Bautista Espinosa
Biología Matemática
Maestría en Ingeniería y Física Biomédicas

DESCRIPCIÓN DE LA DINÁMICA POBLACIONAL MEDIANTE UN MODELO DEL EFECTO ALLEE NORMALIZADO

Introducción

El modelaje matemático del crecimiento de poblaciones tiene el fin de explicar y predecir el comportamiento de poblaciones y situaciones ecológicas. Sin embargo, la dinámica poblacional es muy compleja, ya que además de las condiciones intrínsecas de un individuo también deben considerarse los estímulos exteriores.

Uno de los modelos más sencillos es el de crecimiento exponencial, el cual considera a un microorganismo que inicia su reproducción, duplicándose consecutivamente cada individuo. De esta manera se presentaría un crecimiento exponencial que seguiría infinitamente. Desafortunadamente, este modelo solo podría predecir correctamente el comportamiento de una población por un tiempo muy finito, pues los nutrientes y el espacio demográfico no son ilimitados.

Tal limitación de recursos provoca una competencia intraespecífica, es decir, el desempeño de los individuos en la población depende de cuántos individuos hay en ella, más comúnmente conocido como dependencia de la densidad (Vandermeer, 2010). De esta manera se podría predecir es que la tasa de aumento intrínseca efectiva cambia a medida que se modifica la densidad de la población, lo cual es dependiente de la capacidad de carga. En la búsqueda de añadir este factor, se desarrolló la ecuación logística que describe el crecimiento logístico de la población donde se considera la disponibilidad de recursos como una tasa variable o constante (Sakanoue, 2007). Para muchos organismos más pequeños, como bacterias, ciliados, varios organismos ameboides, diatomeas y otros, esta ecuación describe razonablemente bien el crecimiento de la población. En cambio, para organismos más grandes generalmente se piensa que es demasiado simple (Vandermeer, 2010).

Nuevamente el modelo logístico desprecia factores importantes de la dinámica de poblaciones. Entre estos factores se encuentra que la competencia intraespecífica disminuye con el tamaño de la población (Drake y Kramer, 2011), lo cual es caracterizado en los efectos Allee. Tales efectos ocurren en poblaciones pequeñas o dispersas donde la aptitud de un individuo disminuye a medida que el tamaño o la densidad de la población también disminuyen (Sun, 2016). Este comportamiento es de crítica relevancia pues es probable que el efecto Allee aumente el riesgo de extinción de las poblaciones de baja densidad (Sun, 2016).

Las dos manifestaciones de estos efectos son los componentes y efectos Allee demográficos. Los efectos de los componentes Allee son exhibidos por una población en la que existe una asociación positiva entre el tamaño de la población y algún componente de aptitud como la viabilidad, supervivencia juvenil, y fecundidad (Drake y Kramer, 2011). En cambio, los efectos Allee demográficos ocurren cuando estos efectos Allee componentes producen una asociación positiva entre el crecimiento de la población per cápita y el tamaño de la población (Drake y Kramer, 2011).

Una problemática de modelar tales efectos es que, al ser explicativo y no predictivo, normalmente no se tienen valores específicos de la tasa intrínseca de aumento, capacidad de carga y el punto crítico de la población. Por ello, se presenta en el presente trabajo una versión normalizada de tal ecuación, para permitir la descripción de situaciones ecológicas donde tales valores no pueden ser calculados con facilidad.

Metodología

Normalización de la ecuación

Primero debe considerarse la ya establecida ecuación del efecto Allee:

$$\dot{N} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \left(\frac{N}{A} - 1\right)$$

Donde:

\dot{N} = tasa de aumento de la población

N = tamaño de la población

r = tasa intrínseca de aumento

K = capacidad de carga

A = punto crítico

Para normalizar tal ecuación, se transformó \dot{N} como una variable adimensional, donde:

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

Obteniendo así:

$$\frac{dx}{dt} = rx(1-x) \left(\frac{x}{\alpha}\right) \quad \left\{0 < \infty = \frac{A}{K} < 1\right\}$$

De igual manera, el tiempo se convierte en una variable adimensional, considerando que:

$$\frac{1}{r} [=] \text{ tiempo}$$

Por lo tanto:

$$t' = rt$$

Obteniendo así la ecuación normalizada:

$$x' = x(1 - x) \left(\frac{x}{\alpha} - 1 \right) \quad \left\{ \alpha = \frac{A}{K} \right\} \quad \{0 < \infty < 1\}$$

La ecuación normalizada fue programada utilizando Julia 1.8.1 con utilizando la paquetería de DifferentialEquations.

Análisis de estados estacionarios

Posteriormente, es necesario realizar el análisis de estados estacionarios:

$$x' = x(1 - x) \left(\frac{x}{\alpha} - 1 \right)$$

Como los estados estacionarios son raíces de $x(1 - x) \left(\frac{x}{\alpha} - 1 \right)$:

$$x(1 - x) \left(\frac{x}{\alpha} - 1 \right) = 0$$

Por lo tanto:

$$x = 0$$

$$(1 - x) = 0$$

$$\left(\frac{x}{\alpha} - 1 \right) = 0$$

Entonces los tres estados estacionarios son:

$$x = 1$$

$$x = \alpha$$

$$x = 0$$

Análisis de estabilidad

A continuación, se analiza la estabilidad de tales estados estacionarios:

$$\frac{d}{dx} = x(1-x) \left(\frac{x}{\alpha} - 1 \right)$$

$$\frac{d}{dx} = (x - x^2) \left(\frac{x}{\alpha} - 1 \right)$$

$$\frac{d}{dx} = \left(\frac{x^2}{\alpha} - x \right) - \left(\frac{x^3}{\alpha} - x^2 \right)$$

$$\frac{d}{dx} = \frac{x^2}{\alpha} - x - \frac{x^3}{\alpha} + x^2$$

$$\frac{d}{dx} = \frac{d}{dx} \frac{x^2}{\alpha} - \frac{d}{dx} x - \frac{d}{dx} \frac{x^3}{\alpha} + \frac{d}{dx} x^2$$

$$\frac{d}{dx} = \frac{1}{\alpha} 2x - 1 - \frac{1}{\alpha} 3x^2 + 2x$$

$$\frac{d}{dx} = \frac{2x}{\alpha} - 1 - \frac{3x^2}{\alpha} + 2x$$

Sustituyendo en tal ecuación cada estado estacionario:

Cuando $x = 0$: -1

Cuando $x = \alpha$:

$$\frac{d}{dx} = \frac{2\alpha}{\alpha} - 1 - \frac{3\alpha^2}{\alpha} + 2\alpha$$

$$\frac{d}{dx} = 2 - 1 - 3\alpha + 2\alpha$$

$$\frac{d}{dx} = 1 - \alpha$$

Cuando $x = 1$:

$$\frac{d}{dx} = \frac{2}{\alpha} - 1 - \frac{3}{\alpha} + 2$$

$$\frac{d}{dx} = \frac{2}{\alpha} - \frac{3}{\alpha} + 1$$

$$\frac{d}{dx} = -\frac{1}{\alpha} + 1$$

En conclusión, recordando que los estados estacionarios con valores mayores a cero son inestables y menores a cero son estables:

Cuando $x = 0$: $-1 \Rightarrow$ estable

Cuando $x = \alpha$: $1 - \alpha \Rightarrow$ inestable

Cuando $x = 1$: $-\frac{1}{\alpha} + 1 \Rightarrow$ estable

Resultados

La gráfica arrojada en Julia se observa en la Figura 1, donde para simular las condiciones necesarias del efecto Allee se inicia con una población pequeña de 10 individuos. Conforme pasa el tiempo, se puede ver una caída drástica de individuos.

En la gráfica se comparan los diferentes α de 0.25, 0.5, 0.65, y 0.9 que es la relación entre el punto crítico y la capacidad de carga. En el caso de los α de 0.5, 0.65, y 0.9 aproximadamente al tiempo 5 la población desaparece; en cambio, el α de 0.25 hasta el tiempo 10 no llega a cero a partir del aproximadamente tiempo 1.

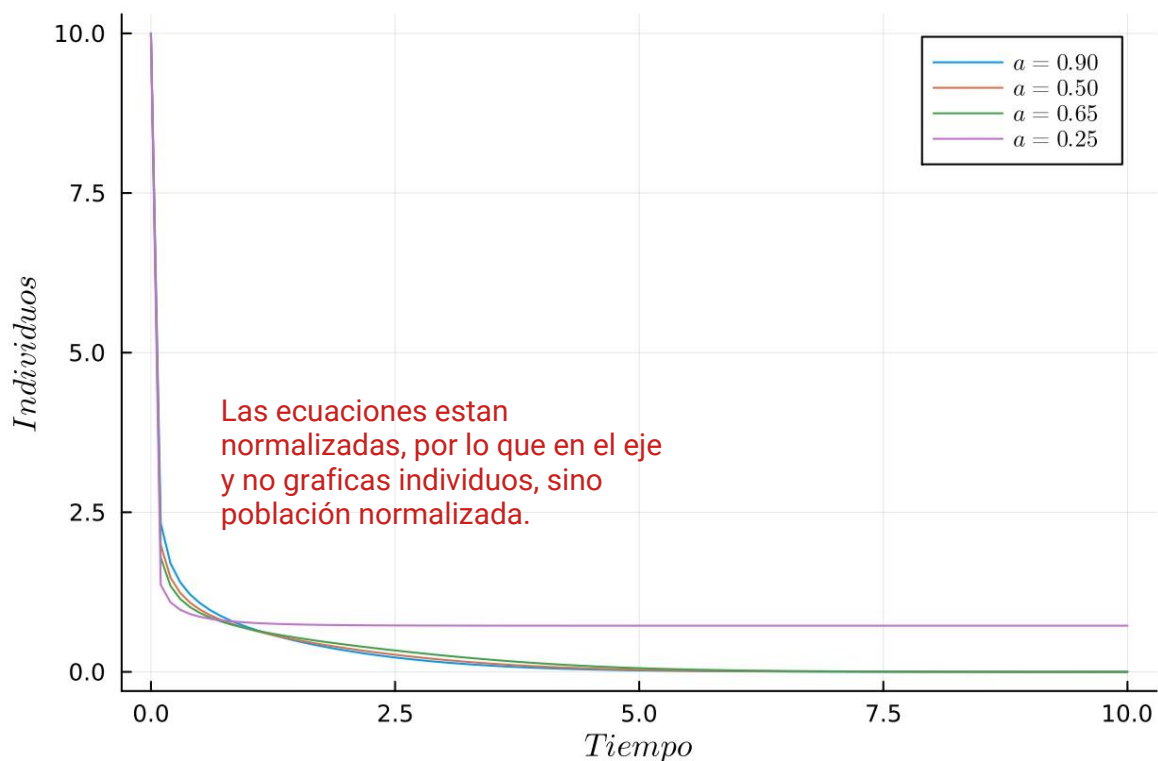


Figura 1. Gráfica de la cantidad de individuos durante un tiempo normalizado.

No entiendo cómo con condiciones iniciales mayores que 1 la población se extingue. Debería de converger a 1. Sólo aquellas condiciones iniciales menores que α son las que deberían de llevar a la extinción.

Discusión

El efecto Allee se presenta normalmente en poblaciones pequeñas, pues es una asociación positiva entre la aptitud individual promedio absoluta y el tamaño de la población durante un intervalo finito (Drake y Kramer, 2011). Por lo tanto, la población de estudio en el presente trabajo inicia con 10 individuos. Al observar la Fig. 1 se puede ver un patrón general donde de manera casi inmediata la población reduce drásticamente a valores aproximados a 0.

Recordando la ecuación de los efectos Allee, los valores α corresponden a la relación entre el punto crítico y la capacidad de carga, es decir, entre el número de individuos mínimo para que la población persista y el tamaño máximo de población para que puede ser sostenida por un ambiente específico según los recursos disponibles (Chapman y Byron, 2018). El efecto de este valor en una población se puede observar en la Fig. 1 donde se comparan valores α de 0.25, 0.5, 0.65, y 0.9. En el caso de los valores mayores a 0.5, se puede observar una tendencia muy similar entre sí, pues aproximadamente al tiempo 5 la población desaparece manteniéndose en 0 individuos; por otro lado, un valor menor de 0.25 nunca llega a 0 hasta el tiempo de estudio 10. Esto se explica al considerar la definición de valores α , un valor menor significa que la capacidad de carga es mayor y la población podría persistir en ese ambiente con suficientes nutrientes. En un valor mayor, la población mínima necesaria se aproxima a la capacidad de carga, es decir, hay menos nutrientes en el ecosistema y mayor competencia intraespecífica. Por lo tanto, la población tiene menor posibilidad de sobrevivir, y al llegar a un valor menor a su punto crítico, la población eventualmente se extinguirá. Al considerar este comportamiento se puede deducir que la población de estudio presenta un efecto Allee fuerte, que como lo explica Sun (2016), implica una fuerte inducción de densidad crítica por debajo de la cual la tasa de crecimiento per cápita es negativa y tiende a ocurrir la extinción.

De esta manera, se observa una reproducción exitosa del modelo con el comportamiento esperado por los efectos Allee en una población pequeña.

Conclusión

La ecuación normalizada del efecto Allee exitosamente reproduce el comportamiento esperado en una población pequeña por un tiempo finito, lo cual permite la explicación de situaciones ecológicas donde no se tiene conocimiento de valores específicos de la tasa intrínseca de aumento, capacidad de carga y el punto crítico de la población. Tal aporte contribuye a estudios de la conservación de especies, donde el efecto Allee tiene fuerte influencia en las especies en peligro de extinción.

Bibliografía

1. Drake, J. M. & Kramer, A. M. (2011). Allee Effects. *Nature Education Knowledge* 3(10):2.
2. Chapman, E. J., & Byron, C. J. (2018). The flexible application of carrying capacity in ecology. *Global Ecology and Conservation*, 13, e00365.
3. Sakanoue, S. (2007). Extended logistic model for growth of single-species populations. *Ecological Modelling*, 205(1-2), 159–168.
4. Sun, GQ. (2016). Mathematical modeling of population dynamics with Allee effect. *Nonlinear Dyn* 85, 1–12.
5. Vandermeer, J. (2010). How Populations Grow: The Exponential and Logistic Equations. *Nature Education Knowledge* 3(10):15.