1 Abril 2015

Modelos de crecimiento de poblaciones

BIBLIOGRAFIA

Gotelli (1998), capítulos 1 y 2
Begon (2006), capítulo 5
Krebs (2009), capítulo 8
Pianka (1982), capítulo 5

1 Abril 2015

TEMAS DE HOY

Modelos matemáticos de crecimiento independiente de la densidad (crecimiento ilimitado)

- Densoindependiente (tasas vitales no dependen de la abundancia poblacional)
- Determinístico vs Estocástico
- Discreto (ec. en diferencia) vs Continuo (ec. diferenciales)
- Geométrico-Exponencial

TEMAS DE LA PROXIMA CLASE

Modelos matemáticos de crecimiento dependiente de la densidad poblacional o logístico (crecimiento limitado)

- Competencia intraespecífica
- Capacidad de carga
- Determinístico vs Estocástico
- Discreto vs Continuo
- Densodependencia inversa y directa (efecto Allee)
- Con y sin retardo en el tiempo

Clases previas

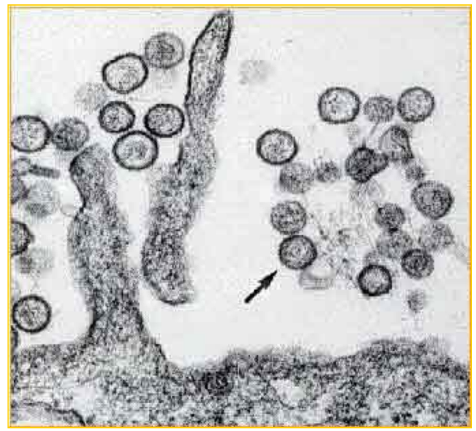
Refrescando la memoria...

- La población como unidad de estudio
- Métodos de estimación de la abundancia
- Ciclo de vida-estrategia reproductiva

FLORACIÓN MASIVA DE LA CAÑA COLIHUE

La producción sincrónica de flores y semillas, abarcando grandes extensiones, es un evento cíclico y natural que tiene profundas implicancias para el bosque, fauna y las personas que habitan su entorno.

Chusquea



Virus _ Bunyaviridae

Reservorio_ Roedores

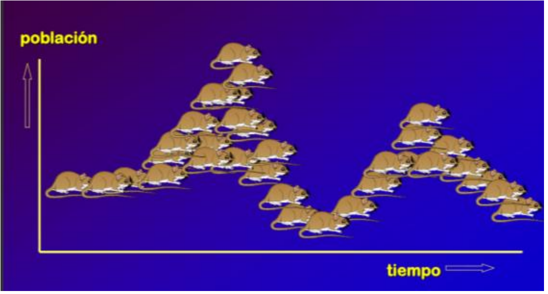
Oligoryzomys longicaudatus

Abrothrix olivaceus
Phyllotis darwini

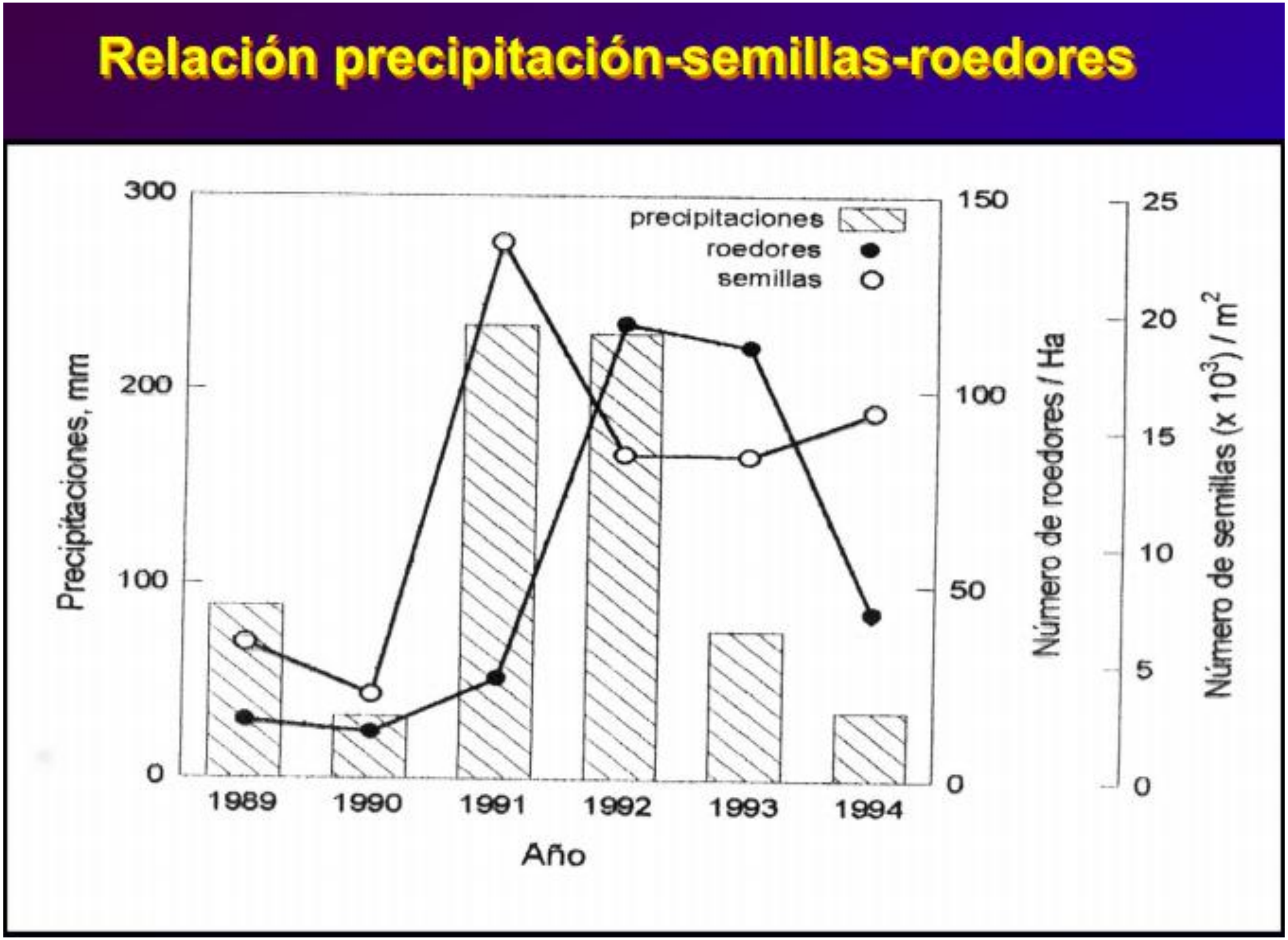
El roedor elimina el virus a través de la orina, saliva y excretas.

Transmisión por aerosolización de excretas de roedores

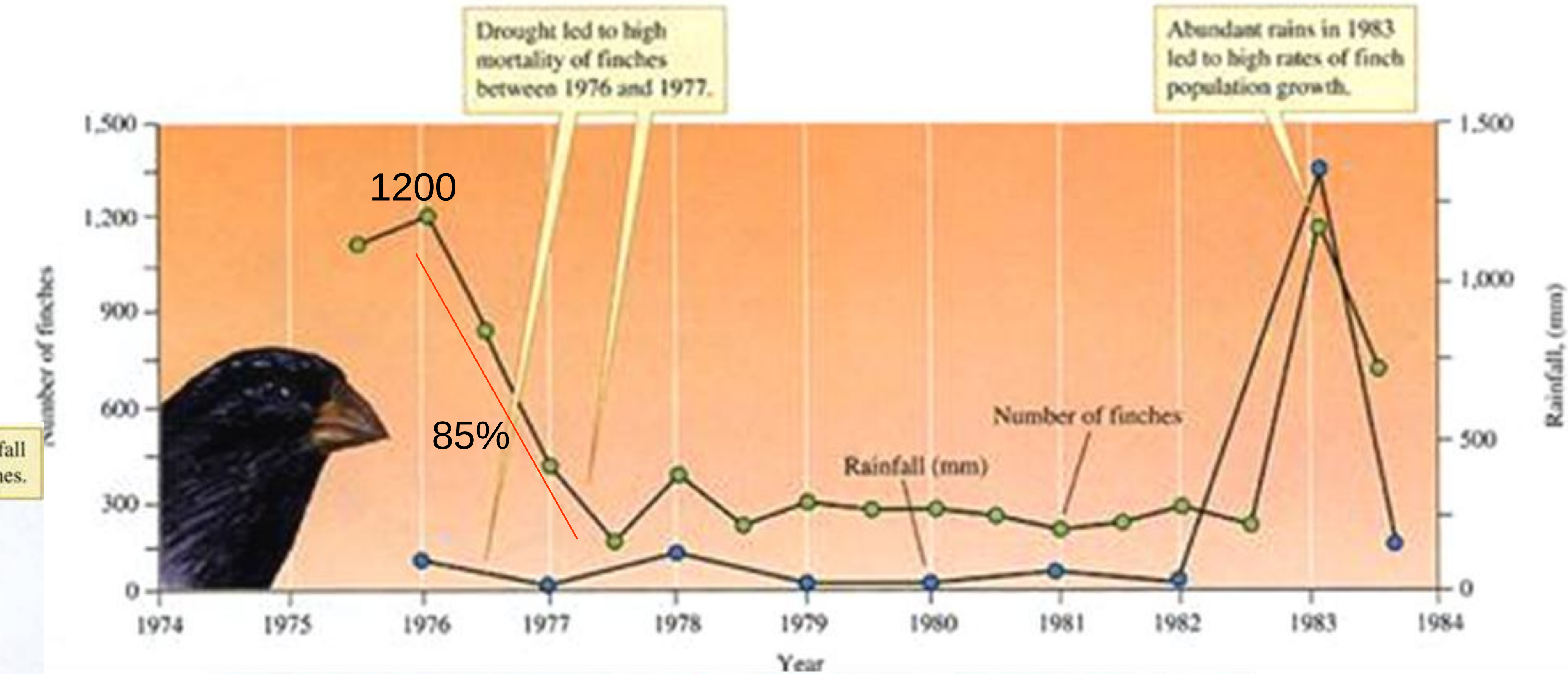
Alerta Epidemiológica. Síndrome Pulmonar por Hantavirus.(SPH).17 de octubre 2013. OPS.



Densidades normales: 10-114 indiv/ha
Densidades época de floración de la caña: 1000 ind/ha



El Niño induce a lluvias periódicas y sequias que influencian la dinámica de plantas y aves en las islas Galápagos .



(a) (b)

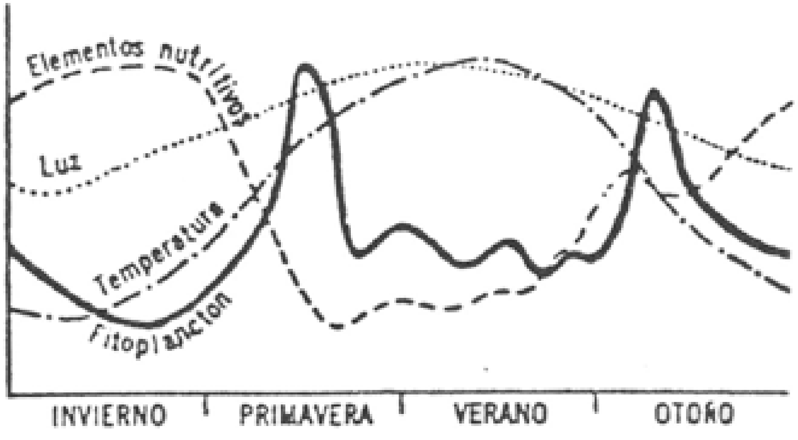
(Boag y Grant, 1984)

_ Dinámica poblacional de diatomeas y zooplancton en un lago.
Aumenta y disminuye con ciclos anuales respondiendo a cambios en la radiación lumínica, nutrientes, competencia y predación.

Diatomeas

Copépodos

Floración de primavera



Aproximaciones al estudio de la dinámica poblacional

-Estudio de poblaciones naturales y en laboratorio
- Uso de modelos matemáticos de crecimiento poblacional.

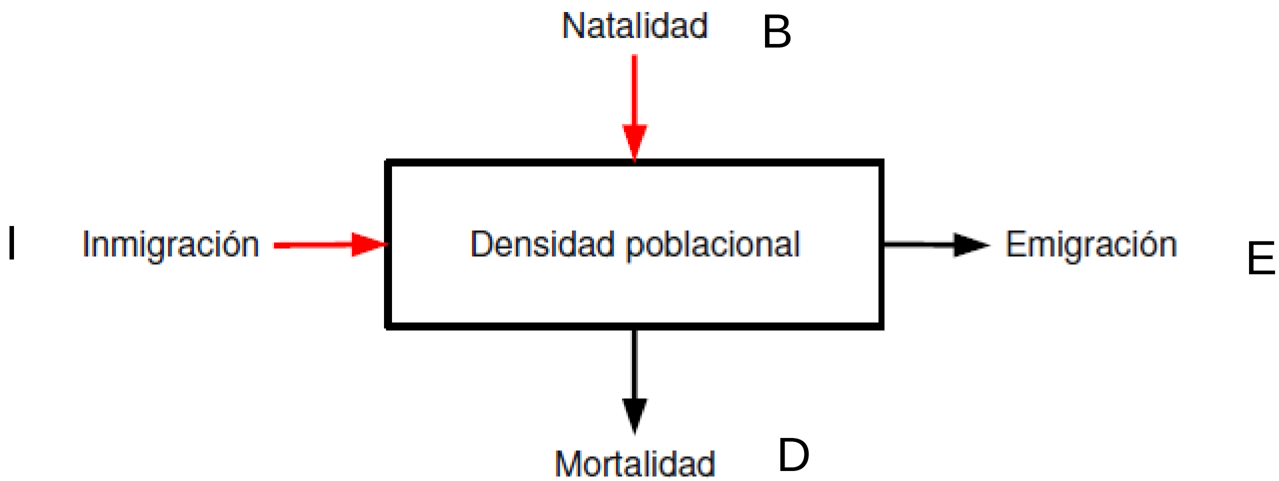
¿Qué son los modelos matemáticos?

Representaciones de la realidad. Actúan como un mapa simplificando la realidad.
Con algunos parámetros describo propiedades comunes importantes de diferentes sistemas.
proporcionan una descripción cuantitativa del sistema.
Formas de formular reglas generales en ecología.
Ofrecen un lenguaje común.
Ofrecen estándares de comportamiento o ideales.
Brindan una visión iluminadora sobre el mundo real.
Supuestos de un modelo.

_ Un modelo describe “adecuadamente”….

Modelos Discretos y Continuos según la variable tiempo.
Modelos Determinísticos y Estocásticos según se consideren procesos al azar.

Crecimiento poblacional



Ecuación demográfica fundamental

$$\text{Densidad}_{t+1} = \text{Densidad}_{t} + \text{Natalidad} - \text{Mortalidad} + \text{Inmigración} - \text{Emigración}$$

$$Nt+1 = Nt + B - D + I – E$$

$$Nt+1 - Nt = B - D + I – E$$

$Nt+1 - Nt = B – D$ = *reclutamiento neto de individuos a la población entre t y t+1*

Población cerrada

Modelos de crecimiento geométrico discreto

$$N_{t+1} = N_t + B - D$$

$$\frac{N_{t+1}}{N_t} = 1 + \frac{B}{N_t} - \frac{D}{N_t} = 1 + b - d$$

Indice de crecimiento de una población = C = tasa específica de crecimiento

C = índice de natalidad – índice de mortalidad = b- d

Si C es + la población crece
Si C es – la población decrece

Calcular C para una población en crecimiento

N = 10 000
Nacen 1500 al año
Mueren 500 al año

1500/10 000 – 500/10 000 =C = 0.1 , es decir la población incrementó 10% por individuo por año

C*N = 0.1 + 10 000 = 1000 = en qué número de individuos creció la población.

Nt+1 = 10000 + 1000= 11 0000
Nt+1 = Nt + C * Nt

Nt+1 = Nt * (1 +C) = Nt * λ

Tasa de crecimiento finita

Modelos de crecimiento geométrico discreto

$$N_{t+1} = N_t + B - D$$

$$\frac{N_{t+1}}{N_t} = 1 + \frac{B}{N_t} - \frac{D}{N_t} = 1 + b - d$$

$$N_{t+1} = \lambda N_t$$

λ: tasa de crecimiento geométrica. Tasa finita de crecimiento, de reproducción neta fundamental.
Mide el cambio proporcional del tamaño de la población entre t. $\lambda = N_{t+1} / N_t$
No. de descendientes que deja en promedio un individuo durante un intervalo de tiempo t

¿Después de 2 años, cuál será el N?

$$N_1 = \lambda N_0$$

$$N_2 = \lambda N_1 = \lambda \lambda N_0 = \lambda^2 N_0$$

Y generalizando tenemos:

$$N_t = \lambda^t N_0$$

N_0: Tamaño inicial de la población (tiempo 0)

$$R = \lambda$$

Begon et al.

Pulsos reproductivos discretos
Tasa finita para cualquier tiempo t

Modelo de crecimiento geométrico discreto que es operativo a cualquier intervalo de tiempo.

¿Qué supuestos hicimos?

λ = R = tasa de reproducción neta fundamental. Opera a cualquier intervalo de tiempo entres dos censos, que no necesariamente en una generación.

Ro = tasa básica de reproducción o neta de reproducción
Factor multiplicador del tamaño original de la población en un nuevo tamaño.
Opera sobre intervalos que separa dos generaciones.

Ambas refieren al número medio de descendientes producidos por un indiv. en el transcurso de su vida. Operan sobre intervalos de tiempos discretos.
Tasa finita

¿Cómo se relacionan?

$$\boxed{\begin{array}{l} NT=No*Ro \\ Nt=No*R^{t} \end{array}} \rightarrow NT= No*R^{T}$$

$$NT=No*Ro= No*R^{T}$$

$$Ro= R^{T}$$

$$LnRo = TLnR$$

$LnRo/T= LnR= r$ = tasa intrínseca de crecimiento natural

Modelos de crecimiento exponencial continuo

$$
\begin{aligned}
dN/dt &= B - D \\
&= bN - dN \\
&= (b - d)\,N, \quad \text{donde } (b - d) = r
\end{aligned}
$$

Tasas instantáneas = b y d

Tasa de cambio

$$\frac{dN}{dt} = r\,N$$

Thomas Robert Malthus (1766-1834)

Parámetro Malthusiano

r : tasa intrínseca [= exponencial] de incremento per cápita

Integrando obtenemos:

$$N_t = N_0\, e^{rt}$$

$$1/N * dN/dt = r$$

Tasa instantánea

e= 2.718

¿Cuáles son sus unidades?

Relación entre modelo discreto y continuo

¿Cómo se relaciona Ro con r?

NT = No * Ro

NT / No = Ro

$$N_t = N_0\, e^{rt}$$

$$N_T = N_0\, e^{rT}$$

NT / No $= e^{rT}$

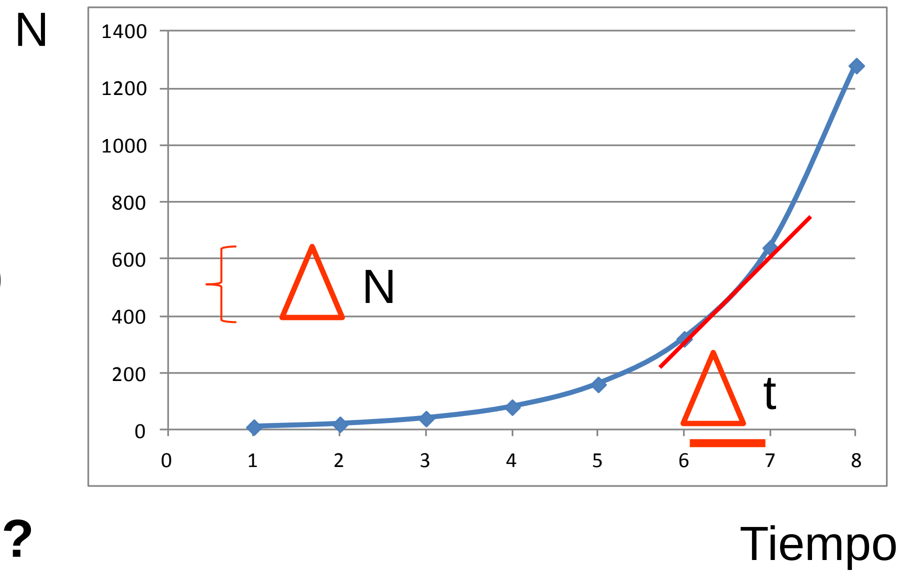
T = tiempo generacional
t = T = Tiempo que tarda en transcurrir una generación

Ro $= e^{rT}$

Ln Ro / T = r

A partir de datos poblacionales a través del tiempo

t	t1	t2	t3	t4	t5	t6	t7	t8
N	10	20	40	80	160	320	640	1280



¿Qué puedo obtener de estos datos?

R = Nt/Nt-1

r= ln R

= ln Ro/T

R0= R^T

Nt2/Nt1= 2

Nt3/Nt2= 2

Nt/Nt-1= 2

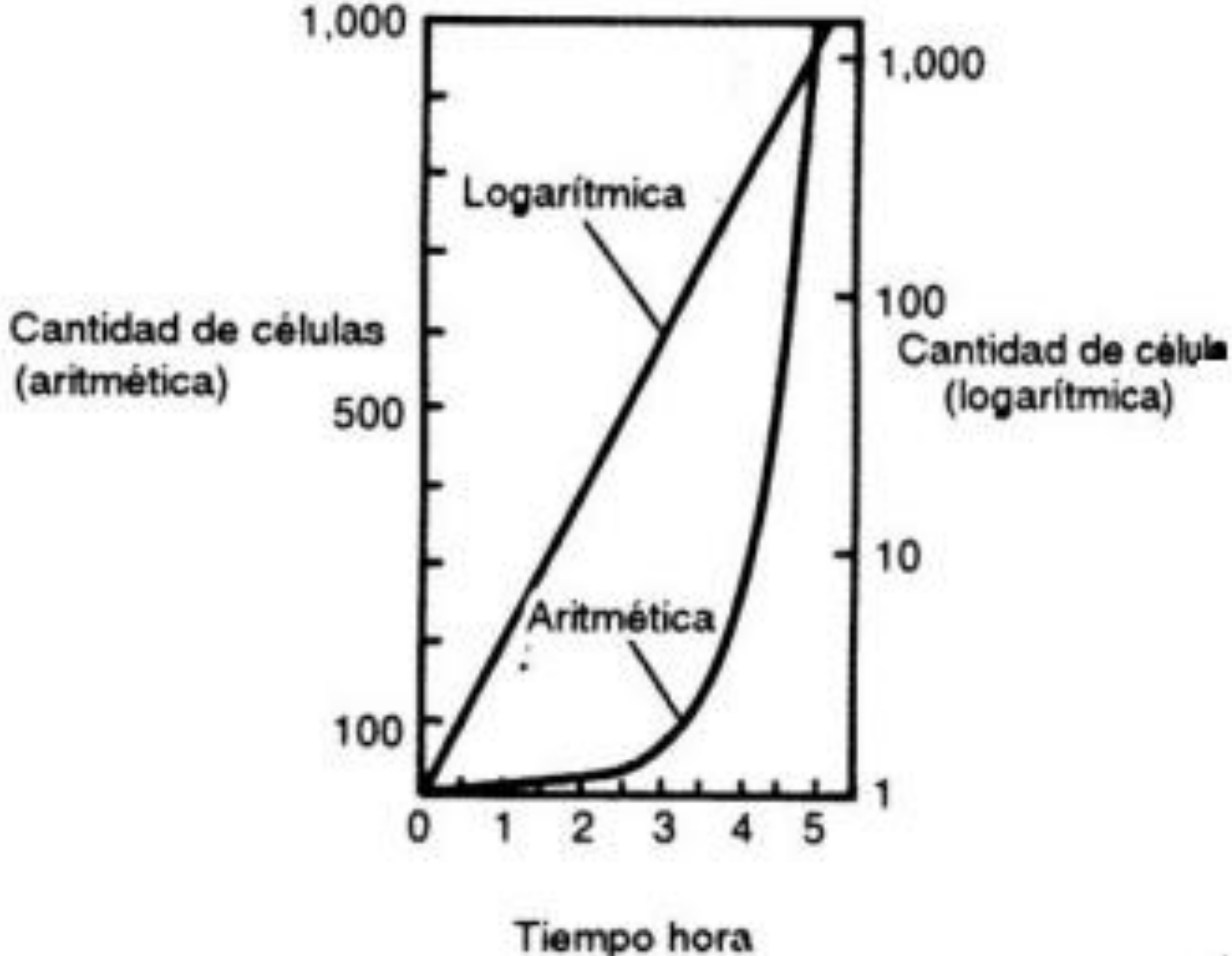
0,693

Si T = 1

R0 = 2

Tasas constantes a pesar de los cambios en N:
Tasas densoindependientes

R=λ = tasa finita de crecimiento.


1,000
500
100
Cantidad de células
(aritmética)
Logarítmica
Aritmética
1,000
100
10
1
Cantidad de célula
(logarítmica)
0
1
2
3
4
5
Tiempo hora

Number at some initial time *0* times λ raised to the power *t*

$$N_t = N_0\lambda^t$$

Number at some time *t*

Number of time intervals, in hours, days, years, etc.

Average number of offspring left by an individual during one time interval

lambda=(1+b-d)=N(t+1)/N(t) es la *tasa de cambio en un período finito de tiempo o tasa finita de cambio per cápita.*

r=(b-d) es la *tasa instantánea de crecimiento per cápita o tasa intrínseca de crecimiento o parámetro Malthusiano.*

This form of the equation for exponential population growth expresses the rate of population change as the product of *r* and *N*.

Rate of population change…

…equals the per capita rate of increase times number of individuals.

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Change in number

Change in time

Number of individuals

Per capita rate of increase

This form of the equation for exponential population growth calculates population size.

The number at time *t*…

…equals the initial number times *e* raised to the power *rt*

$$N_t = N_0e^{rt}$$

Number of time intervals in hours, days, years, etc.

Base of the natural logarithms

Per capita rate of increase, in offspring per time interval

Podemos predecir el N bajo una dinámica denso independiente

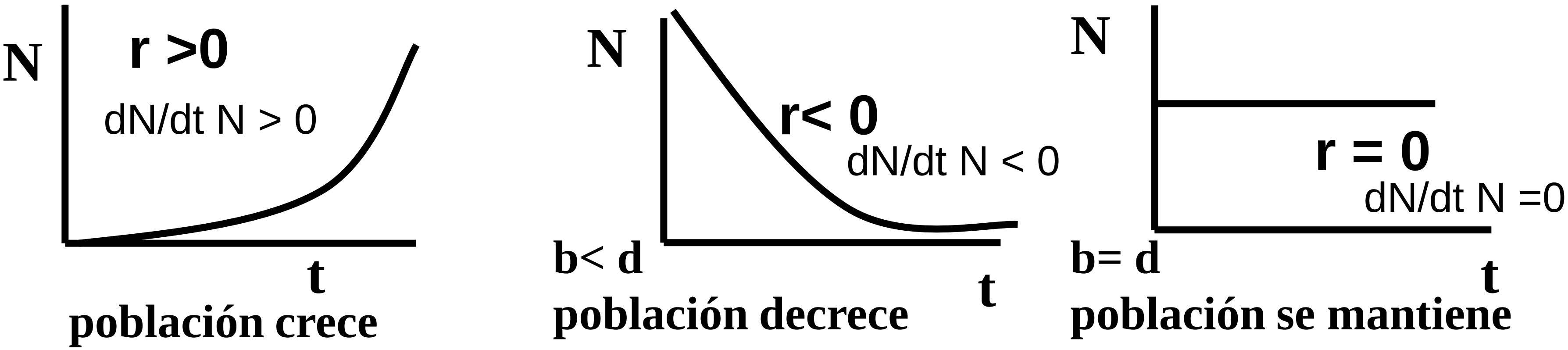
¿Qué valores pueden tomar cada una de estas tasa?

$Nt = N_o \text{ x } e^{rt}$ $dN/dt = r N$; $dN/dt * 1/N = r$ Tiempo es continuo

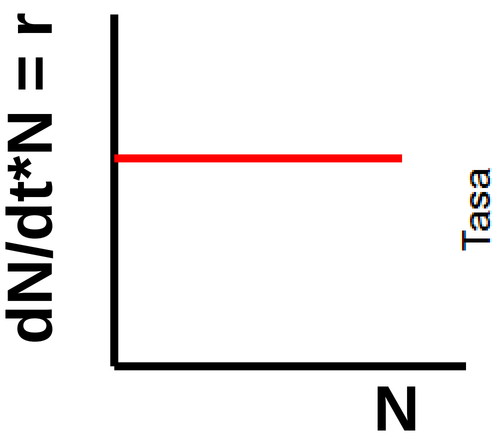
Tasa de cambio de la población

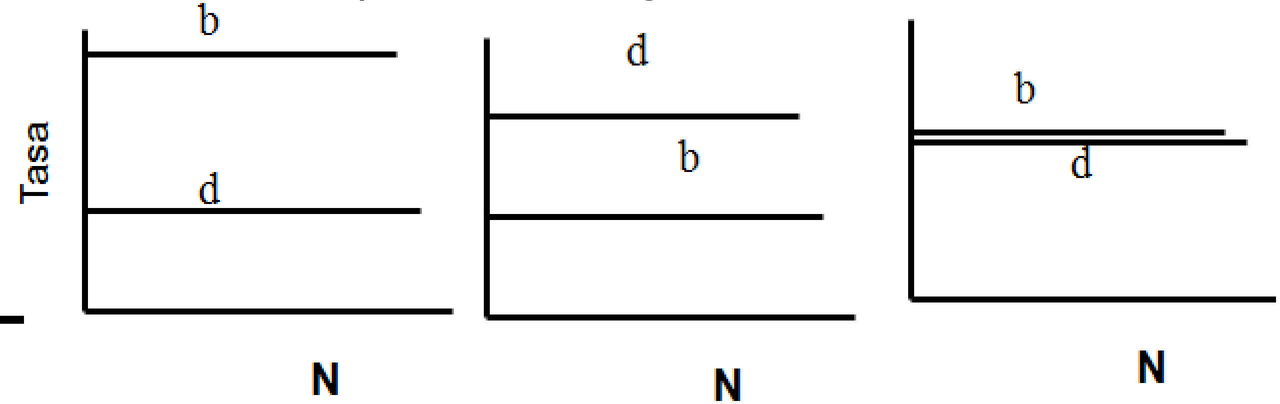
¿Qué valores toma r = (b-d) = tasa instantánea x individuo?

Tasa intrínseca de crecimiento poblacional (instantánea y por individuo)



r puede ser negativo?

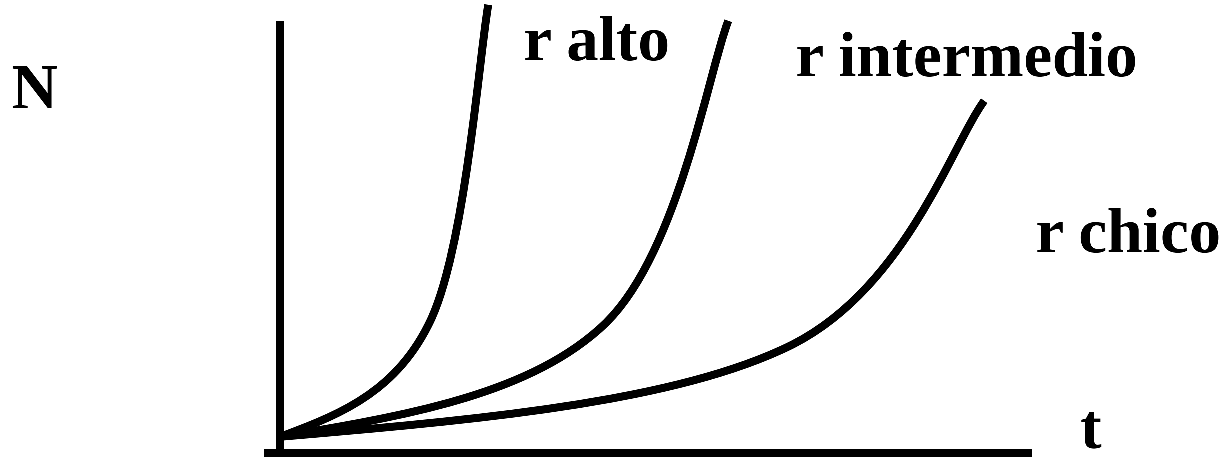


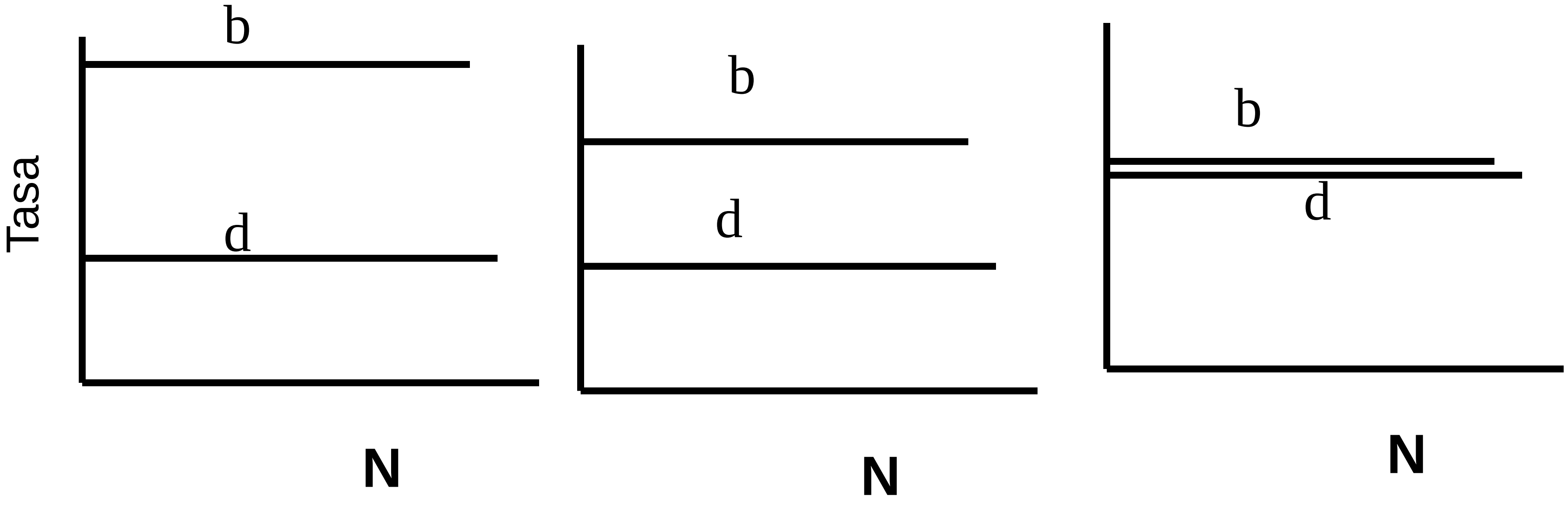


Tasa de crecimiento poblacional es independiente del tamaño poblacional.

¿Cómo cambia el crecimiento poblacional con r?

$$Nt = N0 \times e^{rt}$$





MODELOS DENSOINDEPENDIENTES

Geométrico	Exponencial
$N_{t+1} = \lambda N_t$ $\quad$ $N_{t+1}/N_t = \lambda$	$dN/dt = N(b-d) = rN$

¿Alguna analogía entre las ecuaciones?

$$N_t = \lambda^t N_o \qquad\qquad N_t = N_o e^{rt}$$

$\lambda = e^r$ $\qquad$ $\ln \lambda = r$ $\qquad$ $\lambda = r+1$

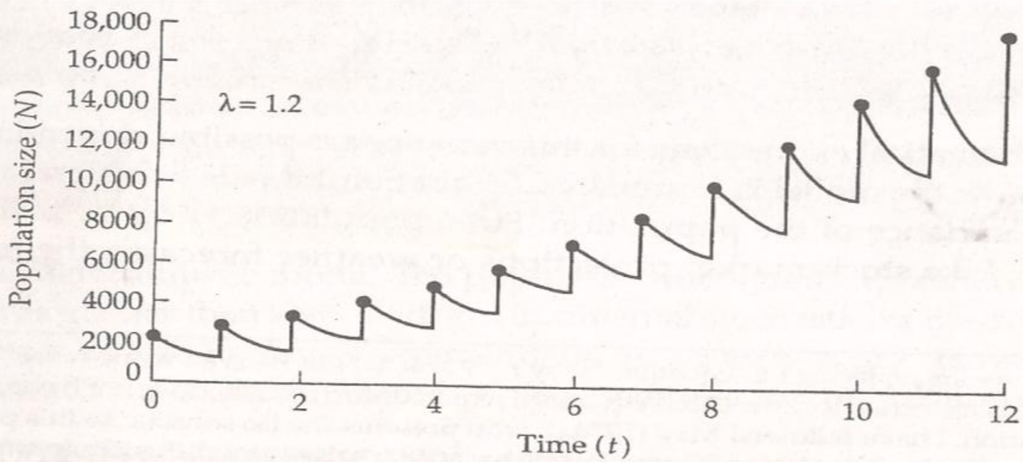
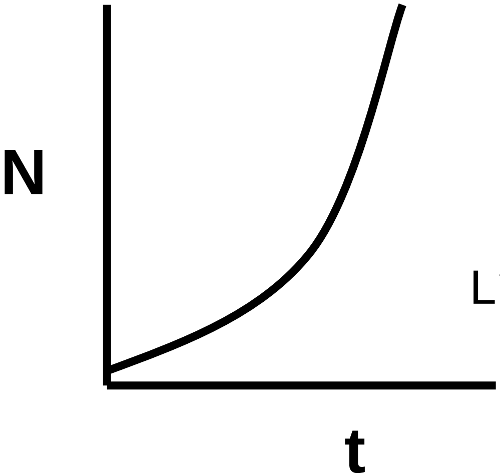


Figure 1.2 Discrete population growth. In this example, births are pulsed at the beginning of the year, and deaths occur continuously.

¿Por qué cada año los dientes son mas grandes?



Variación continuo
(cualquier instante)

λ = constante = 1.2 = (1+0.2). ¿En qué porcentaje crece la población?

Ln 1.2 = 0.2 $\quad$ ----------→ 20%

Supuestos de los modelos

• No hay variabilidad en los parámetros del modelo.
(sin incertidumbre en su predicción *, sin fluctuaciones al azar*).

• La población crece y decrece exponencialmente por periodos indefinidos. *Tasa de natalidad (b) y mortalidad (d) constantes (recursos ilimitados)*
• Población cerrada (Nt+1-Nt = B-D).

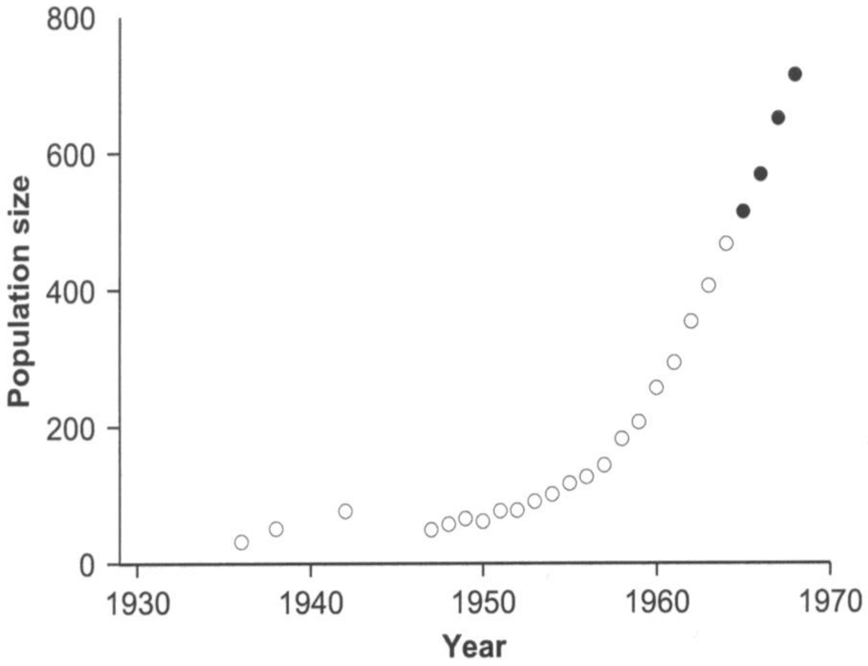
• Todos los individuos son iguales. Sin estructura genética (no hay cambios evolutivos). Sin estructura de edades.
•Todos contribuyen de la misma manera al crecimiento poblacional.
b y d son las mismas para todos los individuos. Todos tienen las misma fecundidad y probabilidad de sobrevivir.

• En el continuo no hay tiempo de retardo. Cambios instantáneos.

¿Qué poblaciones podrían seguir estos modelos de crecimiento denso independiente?

- En cultivos de laboratorio o insectario, si los recursos son ilimitados.
- En poblaciones recientemente establecidas, especialmente si existen pocos predadores.
- Especies invasoras, plagas, organismos r-seleccionados;
- Poblaciones que se están recuperando de catástrofes.
- Poblaciones reintroducidas en sus habitats de origen.
- En población humana, bajo ciertas condiciones.
- Poblaciones de mamíferos marinos bajo explotación humana decrecen exponencialmente.
- Ciertas enfermedades infecciosas. Virus de la influenza.
- Virus mixomatosis de los conejos.

Buey almizclero ("muskox") en la Isla Nunivak luego de haber sido reintroducido desde Groenlandia en 1936

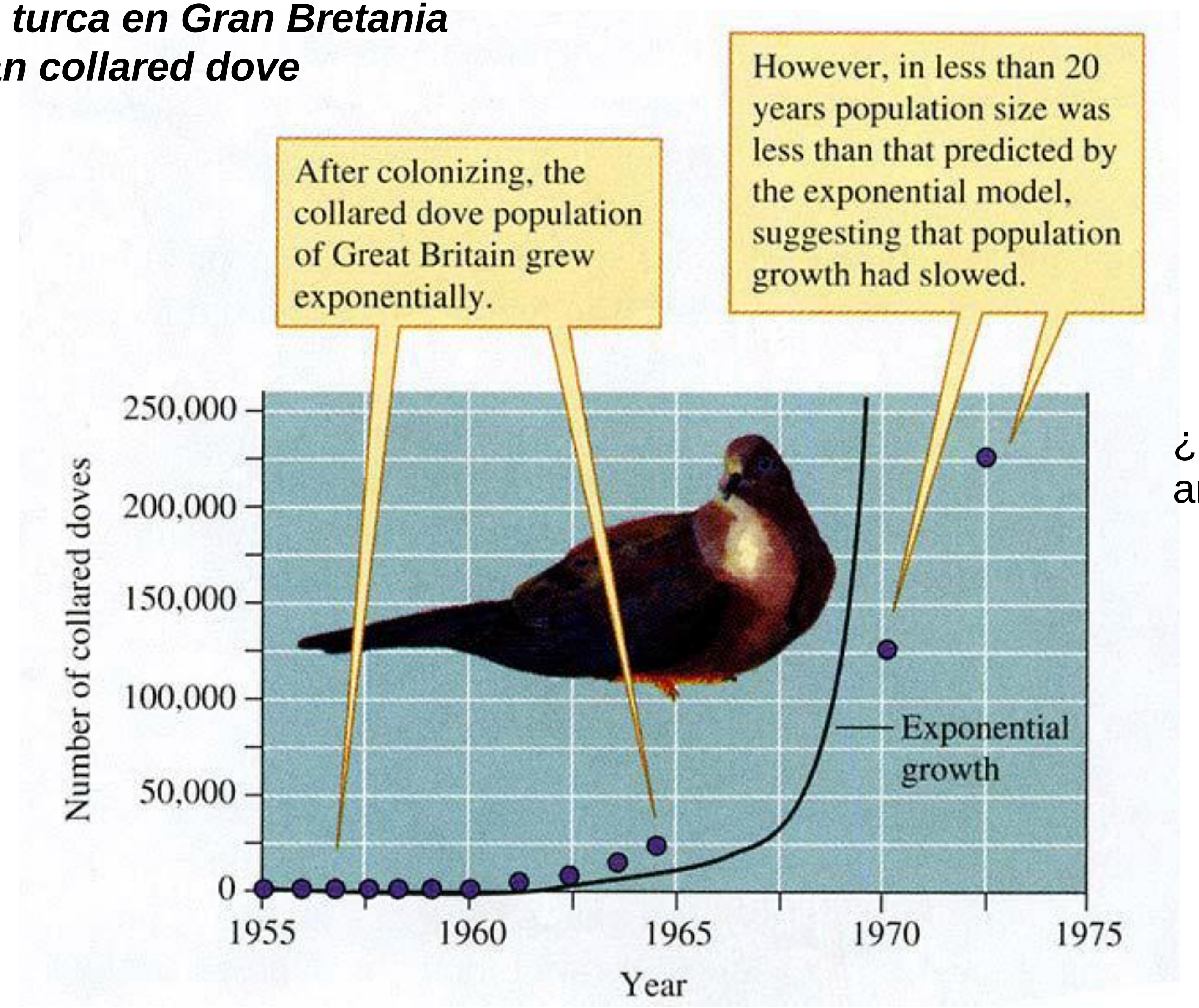


$$Nt=No*R^t$$

Parámetros del modelo
Variable dependiente
Variable independiente

Condiciones para el crecimiento exponencial

Paloma turca en Gran Bretania
Eurasian collared dove



¿Limitación ambiental?

¿El crecimiento exponencial puede continuar indefinidamente?

TIEMPO DE DUPLICACION CONSTANTE

$$Nt = No\ e^{rt}$$

Si la población duplicó su tamaño, Nt duplicación = 2 No

Sustituimos en la ec.

$$2No = No\ e^{rt}$$

Dividimos por No

$$2 = e^{rt}$$

$$Ln\ 2 = Ln\ e^{rt}$$

$$Ln\ 2 = r\ t\ Ln\ e$$

$$Ln\ 2 / r = \text{t de duplicación}$$

Cuanto mayor sea r menor será el tiempo de duplicación del tamaño de la población.

El tiempo de duplicación del tamaño de la población es una constante independiente si la población es pequeña o grande.

Igual razonamiento pero utilizando un Modelo de crecimiento geométrico discreto

$$N_t = \lambda^t N_0 = 2 N_0$$

$$\lambda^t = 2$$

$$t \ln(\lambda) = \ln(2)$$

$$t = \ln(2) / \ln(\lambda)$$

Relación entre estimaciones de r y el tiempo de duplicación

Table 1.1 Estimates of *r* and doubling times for different organisms.

Species	Common name	r [individuals / (individual • day)]	Doubling time
T phage	Virus	300.0	3.3 minutes
Escherichia coli	Bacterium	58.7	17 minutes
Paramecium caudatum	Protozoan	1.59	10.5 hours
Hydra	Hydra	0.34	2 days
Tribolium castaneum	Flour beetle	0.101	6.9 days
Rattus norvegicus	Brown rat	0.0148	46.8 days
Bos taurus	Domestic cow	0.001	1.9 years
Avicennia marina	Mangrove	0.00055	3.5 years
Nothofagus fusca	Southern beech	0.000075	25.3 years

From Fenchel (1974).

¿Dónde espera mayor tiempo de duplicación?

Estos valores de r, a qué tipos de especies o taxones corresponden?

Bacterias y protozoos. Reproducción asexual, altas tasas de crecimiento. Organismos más grandes (primates). Reproducción tardía y tiempo generacional largo y por ende bajos valores de r.

Recordemos el supuesto más importante del modelo
Tasas constantes ------------→ recursos ilimitados

….. Pero esto ocurre en la naturaleza?

Entonces por qué este modelo es una piedra fundamental en la biología poblacional?

Modelo denso indpendiente

recrea un escenario en el cual todos los individuos de una población pueden expresar su capacidad para crecer y reproducirse, es decir su potencial biótico, ya que el alimento siempre será abundante.

Capacidad innata máxima de crecimiento poblacional (r max)

"*La tasa máxima de crecimiento obtenida bajo cualquier combinación particular de temperatura, humedad, calidad de alimento, etc., cuando la cantidad de alimento, espacio, y otros organismos de la misma especie son mantenidos en un óptimo, y otras especies se excluyen completamente del experimento*" (Andrewartha y Birch, 1954).

Modelo denso independiente reconoce la naturaleza multiplicativa del proceso de crecimiento y el feedback que le da a la población para incrementar en una tasa acelerada.

Factores que influyen sobre el potencial biótico o de reproducción

La edad de la primera reproducción
La frecuencia en que ocurre la reproducción
El número promedio de crías q se producen cada vez
La duración del periodo reproductivo a lo largo de la vida del organismo
El índice de mortalidad de los individuos en condiciones ideales

I. La siguiente tabla muestra valores de $r_{máx}$ (el r máximo) calculados para distintas especies, y su tiempo generacional (extraído de Ecología Evolutiva - E.R. Pianka; 1982).

taxón	especie	$r_{máx}$ (per capita por día)	T (tiempo genera-cional, en días)
protozoo	*Paramecium aurelia*	1.24	0.33 - 0.50
protozoo	*P. caudatum*	0.94	0.10 - 0.50
insecto	*Tribolium confusum*	0.120	80
insecto	*Ptinus tectus*	0.057	102
insecto	*Mezium affine*	0.022	183
mamífero	*Rattus norvegicus*	0.015	150
mamífero	*Microtus aggrestis*	0.013	171
mamífero	*Canis domesticus*	0.009	1000

Relación inversa entre r max y T

MODELOS DETERMINISTICOS Y ESTOCASTICOS

Modelo determinístico:

$$N0 \xrightarrow[r]{} N\,t$$

No hay incertidumbre.
Los datos que alimentan el modelo son completamente conocidos y determinados.

¿Qué diferencia un modelo determinístico de un estocástico?

Mundo real: complejo y con incertidumbre!!!

Modelo estocástico o probabilístico:

Analizable en términos probabilísticos.

no se conoce el resultado esperado, sino su probabilidad

$$N0 \xrightarrow[r]{} N\,t \quad \begin{matrix} + \\ - \end{matrix}$$

¿Cómo se manifiesta la estocasticidad en una población?

Factor estocástico o al azar
Propiedades estadísticas

Serie temporal de las tasas de crecimiento del buey almizclero en la isla de Nunivak

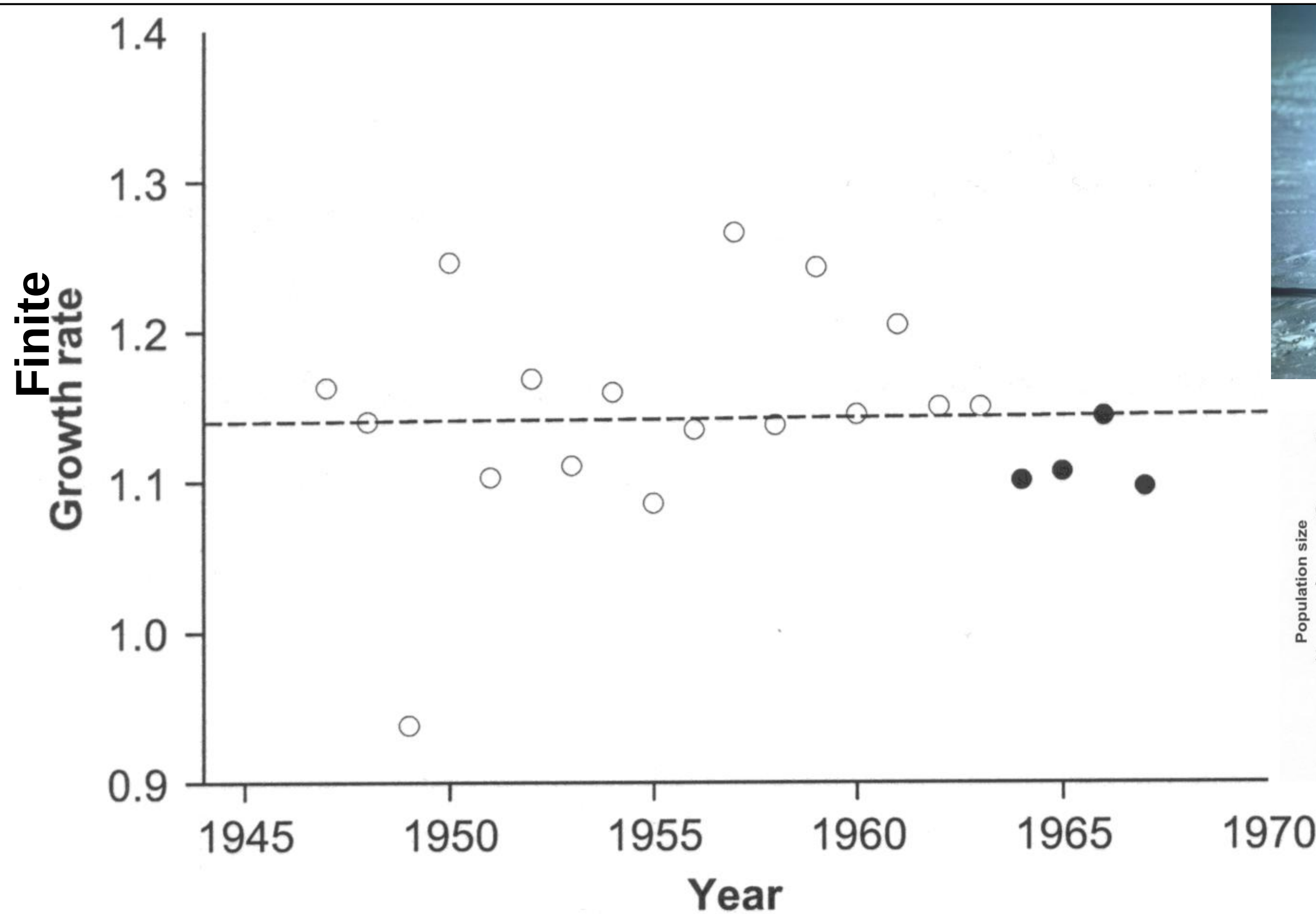
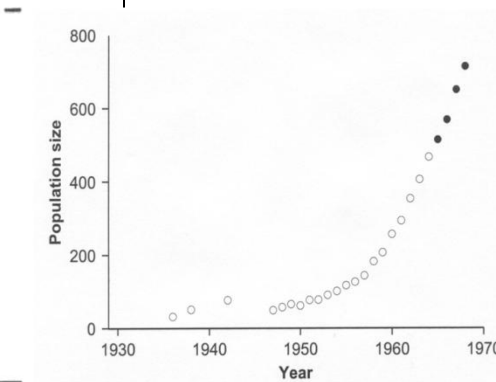


Figure 1.4. Growth rates of the Muskox population on Nunivak Island



$N_{t+1} = N_t * R$

$N_{t+1} / N_t = R$

λ varía entre 0,94 y 1,27 en años diferentes.

El proceso de crecimiento es multiplicativo…------>Media geométrica

¿Cuán confiable es nuestra predicción?

Trayectorias poblacionales del buey almizclero en la Isla Nunivak
Predecidas por un modelo estocástico y observadas (círculos negros).

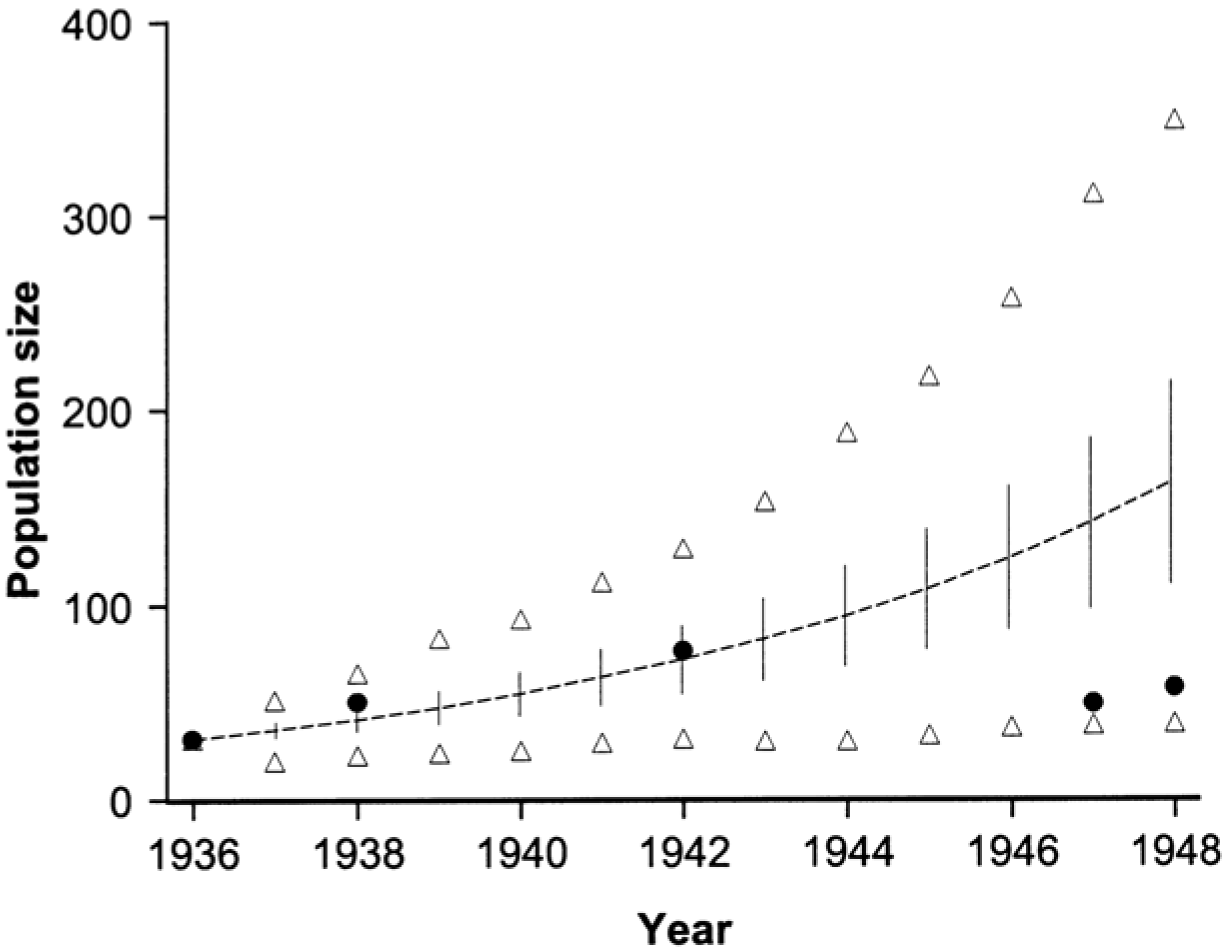


Figure 2.6. The size of the Nunivak Island Muskox population, based on 1,000 replications.

$N_{t+1} = N_t * R_t$

Estocasticidad ambiental

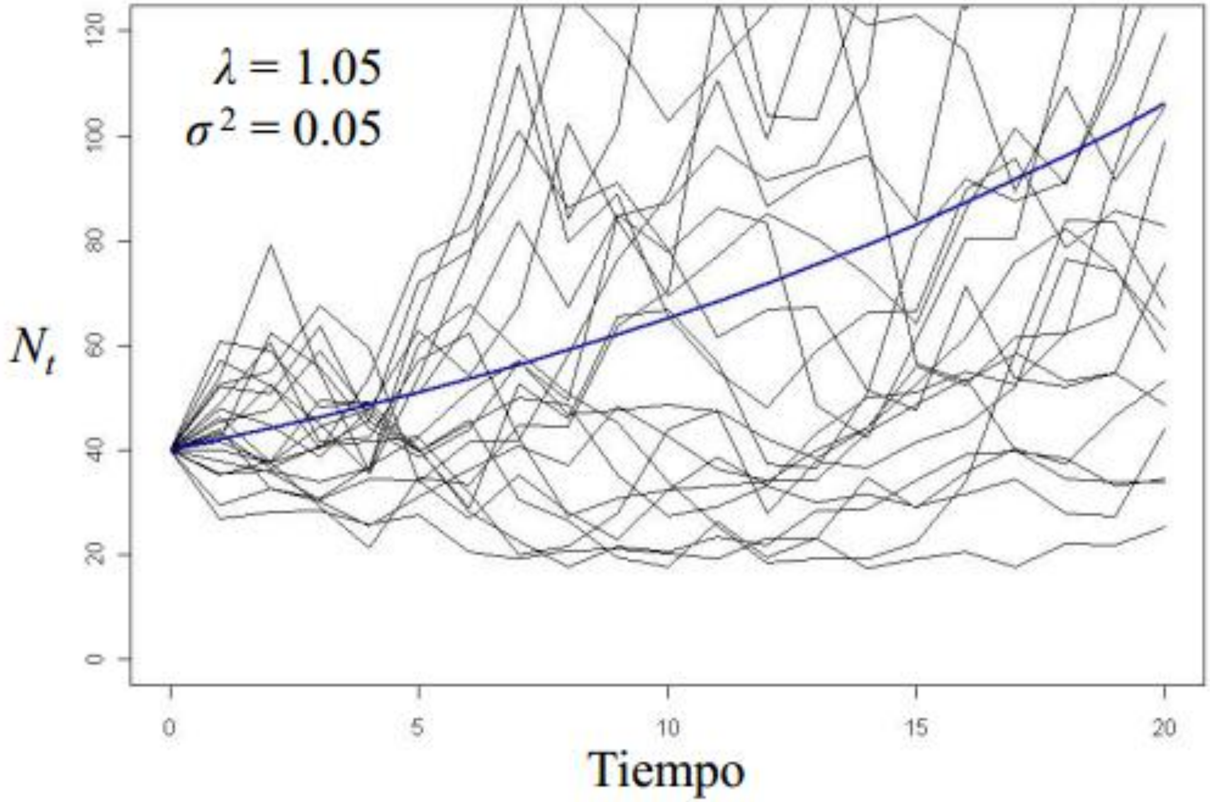
Los modelos estocásticos nos permiten <u>cuantificar e incluir la</u> <u>incertidumbre</u> en las predicciones cuando se hacen evaluaciones o recomendaciones para conservación.

MODELO ESTOCASTICO

Ambiente varía al azar

$$N_{t+1} = \lambda_t \, N_t$$

[Tasa de crecimiento anual variable]



Estimar Media y Varianza

Cuantificar la incertidumbre
(variabilidad estocástica)

Selecciono al azar R en cd paso de tiempo

variación impredecible

Los modelos que usan procesos al azar tienen propiedades estadísticas.

Los modelos estocásticos aplicados a Biología de la Conservación proporcionan información valiosa para explorar y comparar la respuesta de una población ante diferentes grados de variabilidad ambiental, simulando diferentes escenarios .

¿Pueden las poblaciones crecer infinitamente?
¿Por cuánto tiempo?¿Por qué?

Interacciones entre organismos

efecto que se ejercen los individuos entre sí

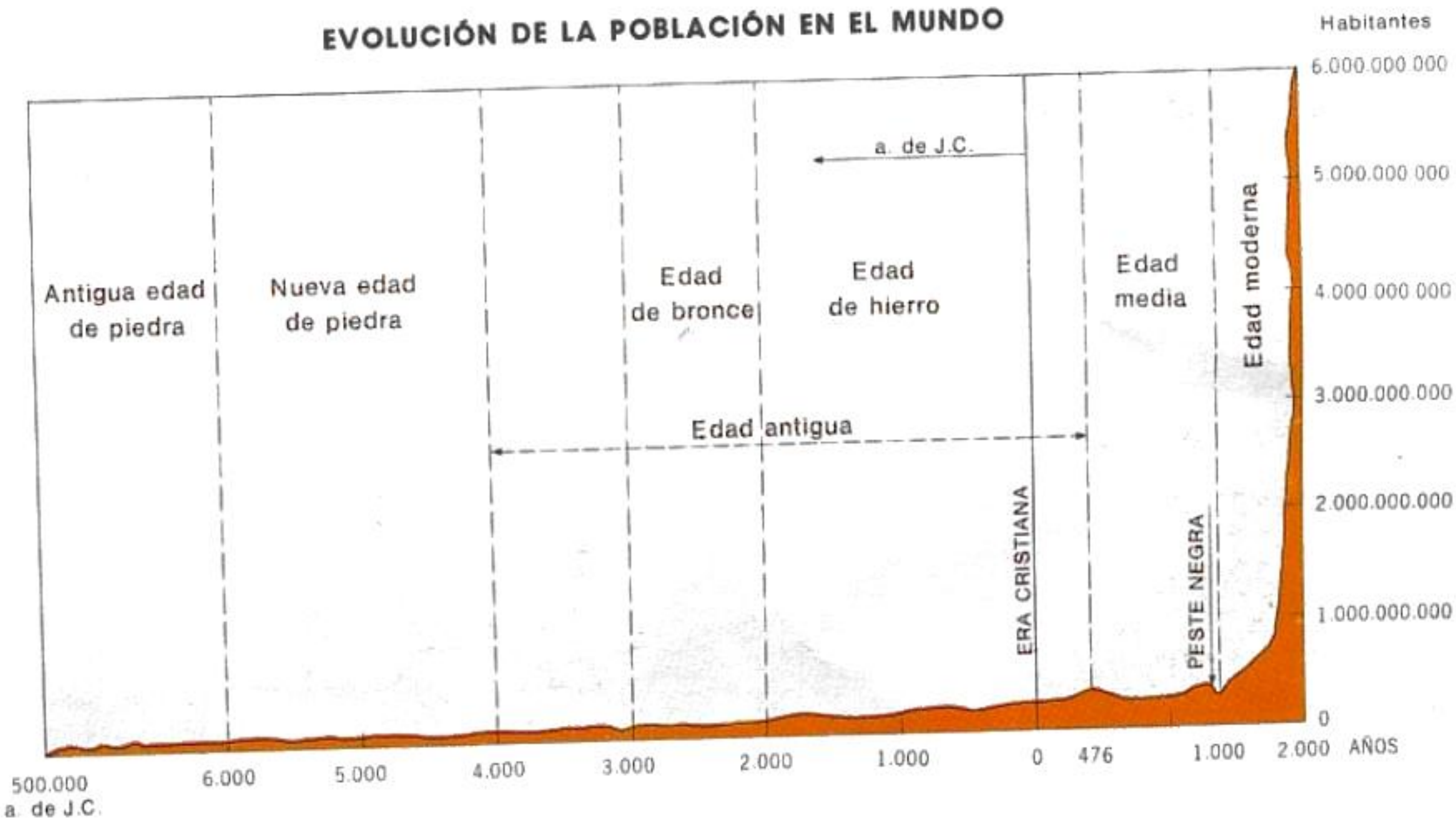
Los individuos de una población no viven aislados y usan los mismo recursos limitados.

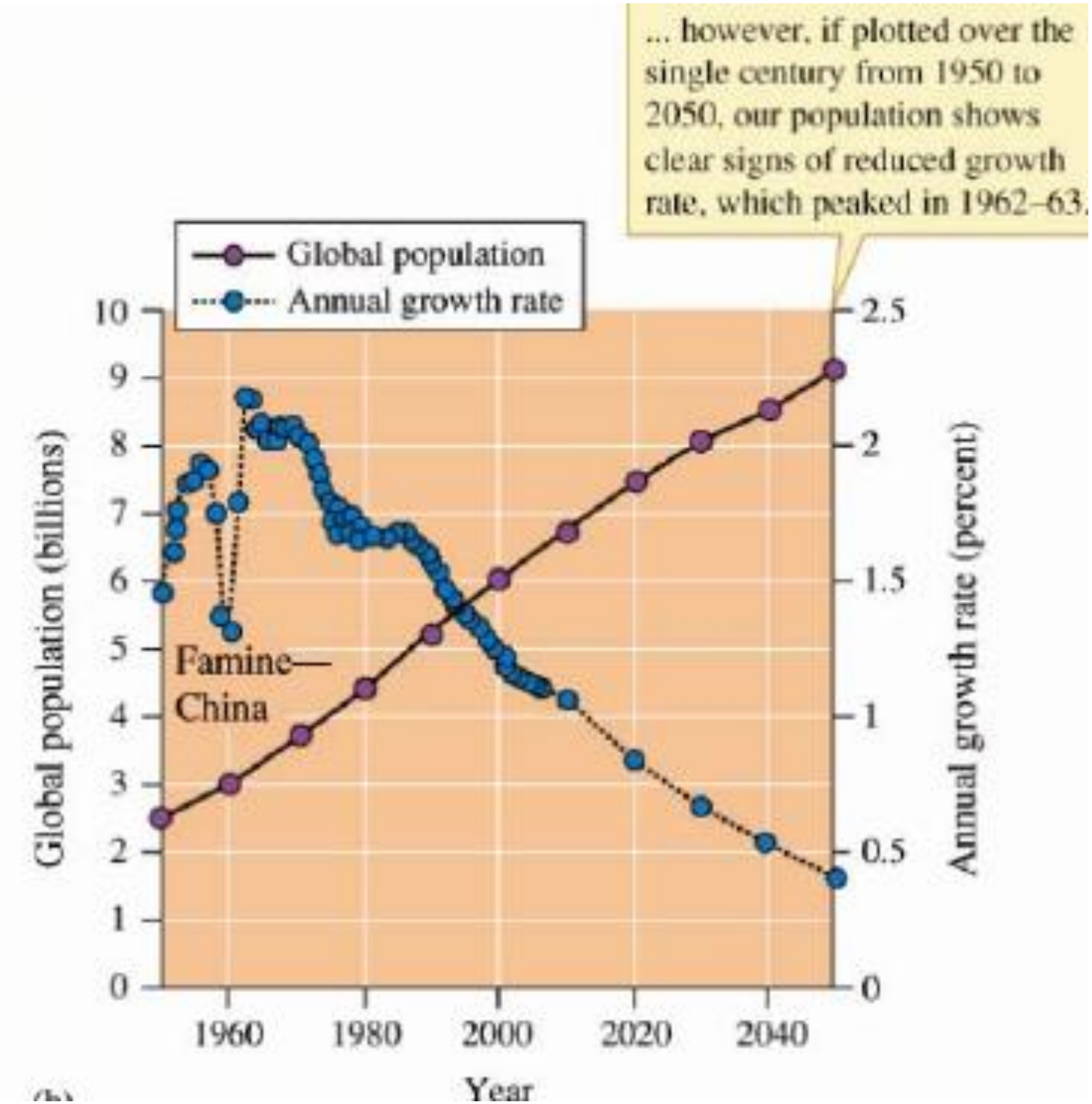
Los recursos son finitos

Otros modelos de crecimiento

¿Cómo modificamos la ecuación exponencial para incluir densodependiente del tamaño poblacional?

Crecimiento Población humana





... however, if plotted over the single century from 1950 to 2050, our population shows clear signs of reduced growth rate, which peaked in 1962–63.
Global population
Annual growth rate
Famine—China
Global population (billions)
Annual growth rate (percent)
10
9
8
7
6
5
4
3
2
1
0
2.5
2
1.5
1
0.5
0
1960
1980
2000
2020
2040
Year
(b)