Jorge Caballero Enríquez 14/04/04
Ecuaciones Diferenciales Prof. Pablo Barrera

Modelos de ecología

Modelo exponencial del crecimiento de poblaciones

Para empezar es importante mencionar que los modelos propuestos en las fotocopias no son exactos, es por esto que son modelos, en la creación de un modelo se tratará de interpretar la realidad de la manera más certera posible, pero casi en ningún caso, si no es que en ninguno, se podrán considerar todas las variables que afectan el experimento o el fenómeno que se desea modelar, es por esto que los modelos se deben tomar como aproximaciones a la realidad. Tampoco se debe creer que cualquier interpretación de la realidad es un modelo matemático de un fenómeno, ya que los modelos matemáticos deben contar con una fundamentación racional que vaya de acuerdo con la realidad.

En las copias se exponen modelos aplicados al crecimiento de poblaciones en diferentes especies de animales. El primer modelo que se expone es un modelo simple, que toma en cuenta pocas variables, este modelo es el modelo de crecimiento poblacional exponencial.

Este modelo tiene sus ventajas y desventajas, ya que al ser tan simple no se consideran variables importantes que afectan los resultados que se pueden obtener a partir de este modelo.

Este modelo supone que no existe migración y que se tienen recursos ilimitados. Es decir, este modelo supone que los cambios en el tamaño de la población son solo por efecto de nacimientos y muertes dentro de la misma población. Supone también que el crecimiento de la población puede ser ilimitado, ya que se cuenta con espacio y recursos ilimitados.

Estas dos suposiciones, son suposiciones fuertes que alteran considerablemente las proyecciones a futuro que hacemos con este modelo, acerca del tamaño de poblaciones futuras en ciertas especies.

Otras suposiciones que se hacen para hacer este modelo de crecimiento de población tan simple, es el suponer que las tasas de natalidad y mortalidad son constantes, esta suposición también puede llegar a alterar los resultados obtenidos a partir de este modelo, ya que estas dos tasas no tienen por que ser constantes, de hecho en la segunda parte de las copias se expone que en realidad estas tasas varían de acuerdo a los recursos, épocas del año, etc...

Además al suponer que las tasas de mortalidad y natalidad son constantes, estamos haciendo la suposición implícita de que un individuo de mayor edad que otro tienen la misma probabilidad de fallecer, cosa que no ocurre en la realidad ya que debido a la edad, el cuerpo sufre deterioros en la salud y conforme un individuo crece tiene mayor probabilidad de fallecer. De hecho es una de la propiedades de la función de supervivencia que se ve en matemáticas actuariales del seguro de personas, esta propiedad es que la función de supervivencia es decreciente, lo que hace que la función de mortalidad sea creciente, y en el límite la función de supervivencia es cero, y al ser su complemento la función de mortalidad, esta en el límite es uno. Inversamente en el límite izquierdo de las funciones, la de mortalidad vale cero y la de supervivencia vale uno.

Otra de las suposiciones que se hacen en este modelo es que los cambios que ocurren en la población son continuos y que no existe un "tiempo de reacción" en el tamaño de la población.

La mayor importancia de suponer que las tasas de mortalidad y natalidad son constantes, se encuentra en la suposición implícita de que los recursos naturales y el espacio donde se ubica la población son inagotables, es decir, se está suponiendo que el espacio en el que está la población es tan grande como se requiera para continuar con el crecimiento constante de la población, y que los recursos son los suficientes para sustentar la vida de tantos organismos como se quieran. En la mayoría de los casos esta suposición y sus implicaciones son falsas ya que no existe un espacio infinito donde puedan habitar los individuos que conforman una población, y tampoco existen recursos suficientes para sustentar la vida de tantos organismos como se desee.

De hecho, en la mayoría de los casos llega un punto en el espacio en donde ya no se puede extender una cierta población ya que hay poblaciones que solo se pueden mantener con vida bajo ciertas condiciones, y al extenderse demasiado podrían cambiar las condiciones climáticas, de alimentos, etc...

Por ejemplo una población de plantas tropicales no se pueden extender demasiado hacia el norte o hacia el sur, ya que, el clima no permitiría que crecieran estas plantas. O si pensáramos en animales, digamos vacas, las vacas no solo necesitan un tipo de clima, sino que necesitan pasto para alimentarse, y si empezaran a migrar hacia el norte por falta de alimentos, llegaría un punto donde morirían, no solo por los cambios climáticos sino por la falta de alimentos, por ejemplo, si una vaca comenzara a migrar hacia el norte, llegaría a un lugar donde no podría encontrar pasto para comer y moriría.

Estos razonamientos nos llevan a la siguiente pregunta: ¿Por qué se utiliza el modelo exponencial, si existen tantas variables que no se toman en cuenta?. Sabemos que tarde o temprano, si una población se mantiene en crecimiento, los recursos comenzarán a agotarse, y que no todo el planeta tiene las condiciones para ser habitable. La respuesta es simple, además de la simpleza de este modelo, podemos pensar que cada población podría crecer exponencialmente si no fuera por las limitantes externas con que cuentan estas poblaciones, es decir, si en verdad existieran recursos y espacio inagotables, las poblaciones en general tenderían a un crecimiento exponencial.

Este razonamiento no es tan difícil de comprender, si pensamos en el árbol genealógico de una familia, ya que de cada rama del árbol se generan varias ramas, es decir, el abuelo de una familia tiene hijos que a su vez tienen hijos, que a su vez tienen hijos, esto visto desde un punto de vista matemático, es un crecimiento exponencial. Es algo similar a lo que se plantea en la película "Cadena de favores", si un individuo inicial hiciera tres favores a tres personas distintas, y cada una de estas hiciera tres favores a tres personas distintas, en poco tiempo existiría una gran cantidad de gente involucrada en la cadena, esto es un crecimiento exponencial. También hay un crecimiento exponencial en las cadenas de cartas, ya que cada individuo que recibe la cadena debe enviarla a más de un individuo.

En otras palabras en condiciones idealizadas, tal vez en demasía, las poblaciones de diferentes organismos alrededor del mundo se comportarían con un crecimiento exponencial, es precisamente esta idealización lo que hace que este modelo sea sencillo en comparación con otros que toman en cuenta otros factores que hacen variar el tamaño de las poblaciones.

Además cuando el tamaño de la población es "pequeño" se puede tomar en cuenta este modelo ya que no existirá mucha migración, y los recursos alcanzan para que la población siga creciendo de manera constante, al igual que el espacio. Es por esto que podemos decir que toda población se comporta con un crecimiento exponencial hasta cierto punto, es decir, mientras los recursos naturales alcancen para mantener un crecimiento constante, este crecimiento de una población será de manera exponencial.

Es cuando los recursos comienzan a escasear cuando la población tal vez crezca más lentamente o incluso decrezca y ya no se esté comportando de manera exponencial, pero mientras se alcanza este tamaño de población, la población crecerá de manera exponencial. Se podría decir que este punto donde los recursos ya no alcanzan es el punto de equilibrio entre la cantidad de recursos existentes y el tamaño de la población, es decir, si se consiguiera estabilizar la población de manera que existieran justo el número de individuos que pueden ser sustentados por el medio, este número sería el punto de equilibrio.

Después se comentan algunos casos especiales de este modelo, ya que existen poblaciones para las que el tiempo no se comporta de manera continua cuando se habla del crecimiento de la misma. Por ejemplo, existen algunas poblaciones que se reproducen solo por temporadas, y existen otras poblaciones donde cada individuo se reproduce solo una vez, ya que su periodo de vida es de un año, en este caso, la cantidad de individuos que se logran reproducir, forman la población inicial del siguiente año.

De esta manera se debe definir un factor de crecimiento, una tasa de crecimiento discreta r_d (recordemos que se dice que una variable es discreta si toma valores puntuales y se dice que es continua cuando puede tomar cualquier valor real).

Suponiendo que se analiza una población con tasa de crecimiento puntual como las mencionadas anteriormente podemos deducir que la población a un tiempo t es la población existente en el tiempo $t-1$ mas la porción que crece la población en ese año, es decir la multiplicación de la tasa r_d por el tamaño de la población en el año $t-1$.

Una conclusión importante de lo dicho en el párrafo anterior es que en el caso de que una población se comporte de manera exponencial discreta, se comporta de manera similar que un interés compuesto, y de igual manera que se pueden hacer proyecciones a futuro con el dinero, y se puede analizar el valor presente del dinero, podemos hacer comparaciones similares con las poblaciones, es decir, podemos proyectar el tamaño de la población a un año t y con esto hacer una predicción del tamaño en ese año de la población.

De nuevo cabe destacar que hablamos de una predicción ya que nadie puede saber el futuro a ciencia cierta, lo que podemos hacer es dar el valor esperado de la población en ese tiempo, ya que aunque las población creciera de manera exponencial y en el tiempo analizado existieran recursos inagotables para esta población, podría ocurrir algún suceso que alterara el crecimiento de dicha población. Por ejemplo, si analizamos la población mundial a través de los años, podremos ver que esta va creciendo de manera relativamente constante, y existen dos periodos donde no solo deja de crecer sino que decrece, y esto no se debe a la falta de recursos, ya que años después se supera con facilidad la población mundial en estos años. Estas dos grandes depresiones en el crecimiento de la población mundial se deben a las dos guerras mundiales, y como estos dos sucesos que sufrió la humanidad existen otros que pueden sufrir las poblaciones de otros tipos de individuos como puede ser la erupción de un volcán, un huracán, un tornado y diferentes catástrofes que afectan el crecimiento de la población.

De igual manera podemos ver que en épocas de Cárdenas, en México existe una tasa de crecimiento de la población mayor que en otras épocas, esto se debe a la buena situación económica que vivió el país en esos tiempos. Y esto se puede ver reflejado en el tamaño de las familias de hace algunos años, ya que en su mayoría eran familias de 8 o 9 hijos, cuando en estos días se considera una familia de 3 o 4 hijos una familia “grande”.

Otro aspecto importante de ver este modelo de crecimiento como un modelo de interés compuesto, es la propiedad de este modelo conocida como recursivo. Es decir en el cálculo de la población en el tiempo *t* se hace alusión a la población del tiempo *t-1* y en el cálculo de la población en el tiempo *t-1* se hace alusión a la población del tiempo *t-2*. Esta propiedad tiene una gran utilidad en programación ya que muchas veces es más fácil hacer un programa que contenga una función recursiva a uno que necesite de una función iterativa.

En las copias se plantea la siguiente fórmula:

$$N_t=\lambda^t N_0$$

Donde $\lambda=1+r_d$

Esta fórmula requiere del tamaño de una población inicial, pero en la vida cotidiana nunca vamos a saber cual fue la población inicial, por lo tanto, podemos interpretar la fórmula de la siguiente manera:

$$N_{x+t}=\lambda^{x+t}N_x$$

Donde *x* puede ser el tiempo en donde se inicia el estudio de dicha población, entonces podemos pensar que x es un “tiempo inicial” pero no necesitamos del tiempo donde surge la población ya que no lo podríamos conseguir.

En las copias se plantea la gráfica de una población donde hay nacimientos una vez al año, y las muertes ocurren como en cualquier otra población, continuamente.(Figura 1.2)

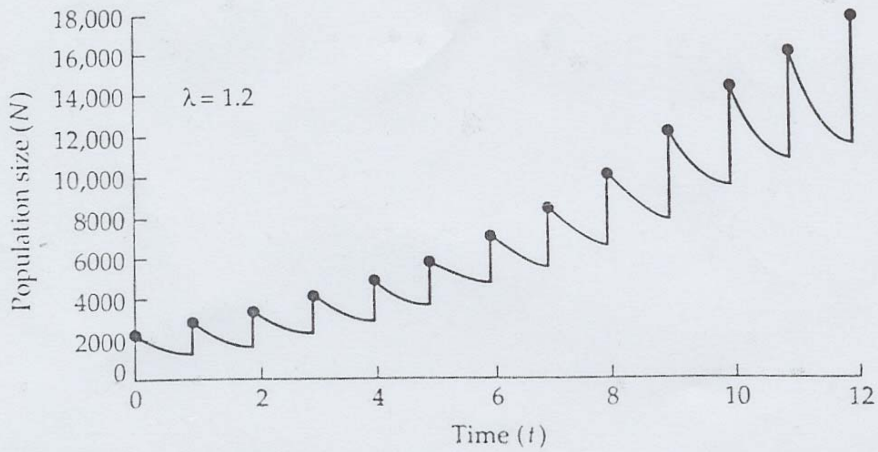


Figure 1.2 Discrete population growth. In this example, births are pulsed at the beginning of the year, and deaths occur continuously.

Esta gráfica se ve como una sierra porque en los puntos donde se ve un crecimiento vertical es en los puntos en los que precisamente nacen los nuevos individuos de la población, es decir, esta gráfica representa una población donde solo nacen individuos una vez al año y mueren constantemente, por eso vemos curvas suaves por intervalos y crecimientos abruptos anuales.

Si imagináramos que los nacimientos ocurren en intervalos de tiempo reducidos obtendríamos una gráfica muy similar a la gráfica de una exponencial, ya que las zonas donde crece la gráfica serían en casi todo punto y los decrecimientos de la población solo harían que la gráfica se viera como un poco más “acostada” que una exponencial, es decir, obtendríamos una exponencial más suave. Además obtendríamos solo los puntos donde inicia el decrecimiento de la población, y si lo vemos cuidadosamente en la figura 1.2 es algo así como una exponencial con crecimiento más lento.

Esta exponencial con crecimiento más lento es precisamente la gráfica del modelo continuo, con esta suposición de que los nacimientos y fallecimientos en la población se dan continuamente podemos obtener la siguiente ecuación:

$$e^{r}=\lambda$$

Despejando obtenemos:

$$r=\ln(\lambda)$$

Se explican las propiedades básicas de una tasa, como por ejemplo que no es lo mismo hablar de una tasa del 20% que se va a aplicar anualmente que hablar de una tasa del 10% que se va a aplicar mensualmente ya que será mucho mayor el crecimiento con la tasa del 10% aplicable mensualmente, que es algo similar a lo que ocurre con las tasas de interés en bancos, y realizando un proceso similar al utilizado cuando se habla de tasas podemos obtener la tasa equivalente mensual a una anual. Por ejemplo: una tasa del 18.232% anual es equivalente a una tasa del 1.519% mensual, es decir, la población crecerá lo mismo si aplicamos la tasa del 18.232% anualmente, que si aplicamos la tasa del 1.519% mensualmente.

Un modelo determinístico es aquel que interpreta el mundo como un lugar simple y ordenado, con reglas simples, es por esto que los modelos determinísticos son solo aproximaciones a la realidad, ya que el mundo no se rige con reglas simples y ordenadas, sino que los fenómenos ocurren afectados por diferentes variables, algunas de las cuales pueden afectar un fenómeno en una ocurrencia de alguna manera y en otra ocurrencia del mismo fenómeno afectar de otro modo, por esto es que se vuelve difícil la creación de un modelo determínistico que se acerque a la realidad y que permita hacer predicciones precisas y cercanas a la realidad, ya que para que esto ocurra, el modelo debe tomar en cuenta muchos factores que alteran algún fenómeno de diferentes formas y con diferentes probabilidades de ocurrencia.

Además es difícil llegar a un modelo preciso ya que muchas de estas situaciones que pueden alterar el resultado de un fenómeno, se comportan como variables aleatorias, es decir, no sabemos cuando, como o en que magnitud van a ocurrir, incluso, no sabemos si van a ocurrir. Es aquí donde entra la probabilidad, ya que si tenemos probabilidades de ocurrencia certeras, podemos llegar a una aproximación mejor de la realidad.

En el caso de las copias se sugiere tomar como ejemplo de fenómeno la hora a la que pasa un autobús, la hora de llegada de este se ve afectada por factores como el tráfico, la velocidad promedio a la que viaja el autobús, descomposturas del mismo, accidentes en calles por las que transita, etc...

Se sugiere hacer una medición diaria durante cierto periodo de tiempo con la finalidad de obtener una serie de datos para ser interpretados estadísticamente, y posteriormente poder calcular las probabilidades de los fenómenos que pueden retrasar el autobús y así poder tener un valor esperado con respecto a la hora de llegada del autobús, es decir, poder hacer una predicción certera acerca de la hora de llegada del autobús a la parada.

Se introduce el concepto de media, que en términos probabilísticos es la hora a la que se espera arrive el camión. También se introduce el concepto de varianza, que representa la variabilidad media de los datos, es decir, que tan alejados están los datos de la media en promedio. Por ejemplo la media entre los datos 100 y –100 es 0 al igual que entre los datos –1 y 1 pero la varianza es menor entre los datos –1 y 1 que entre los datos –100 y 100.

La importancia de la varianza es que nos permite decir que tan posible es fallar en la estimación de la media, es decir, que tan probable es que nuestro valor esperado sea bueno, ya que cuando la varianza es grande, la probabilidad de tener un valor esperado certero es mala. Por ejemplo, si tomamos la hora a la que llega a la parada el autobús dos días, con lecturas de 11:28 y 11:32, el valor esperado sería de 11:30, y es probable que en promedio el camión llegue a las 11:30. En cambio si nuestras mediciones durante los dos días fueron de 11:00 y 12:00, nuestro valor esperado sería nuevamente de 11:30, pero debido a la desviación de los datos con respecto a la media, es decir, debido a la distancia de los datos obtenidos con respecto a la media, es poco probable que nuestra aproximación sea buena.

En las poblaciones existen periodos que son más favorables para el crecimiento de la población (como en el ejemplo de México en tiempos de Cárdenas), y existen también malos años para el crecimiento de la población. Cuando el medio ambiente varía causando buenos y malos años para el crecimiento de la población se le conoce como estocasticidad del medio.

A los modelos que consideran la estocasticidad del medio se les conoce como modelos estocásticos del crecimiento de la población.

En un ambiente con variaciones estocásticas necesitamos tomar en cuenta los conceptos de media y varianza para el crecimiento de la población. Por ejemplo, en lugar de tomar la estimación de tamaño de la población como lo hicimos en el modelo discreto de crecimiento exponencial, tomaremos en cuenta el valor esperado del tamaño de la población, este lo obtendremos a partir del valor esperado de la tasa de crecimiento. De este razonamiento se deduce la fórmula:

$$\overline{N_t}=N_0e^{\overline{r}t}$$

Donde $\overline{r}$ representa la tasa de crecimiento promedio de la población.(Media de la tasa)

Como se muestra en la figura 1.3 el crecimiento de una población con un medio que se comporta estocásticamente, es similar en esencia que en una población ideal, sin embargo, las oscilaciones en el tamaño de la población son mucho mayores que si se supusiera un ambiente ideal.

En este caso podemos ver que en esencia la población crece de manera exponencial pero tiene oscilaciones importantes a lo largo de su crecimiento, esto se debe a que en este caso estamos tomando la tasa de crecimiento como una variable aleatoria (es precisamente esta suposición lo que genera el comportamiento estocástico del crecimiento del tamaño de la población), y al ser la tasa una variable aleatoria, fijamos una tasa promedio en cada sección de la gráfica, es decir tomamos el promedio de las variaciones en cada instante de la gráfica, por esto vemos esas oscilaciones en la gráfica.

En esta gráfica podemos ver que el tamaño de la población existen puntos donde el tamaño de la población se acerca peligrosamente al eje “x”, es decir, se acerca al cero. Esto sería fatal para la población ya que una vez que la gráfica toca el cero, la población se extingue, porque tocar al cero quiere decir que la población tiene un tamaño cero, decimos que esto es fatal para la población ya que al ser su tamaño cero, no existen individuos que puedan engendrar nuevos individuos, es decir, la población se extingue.

16 CHAPTER 1: EXPONENTIAL POPULATION GROWTH

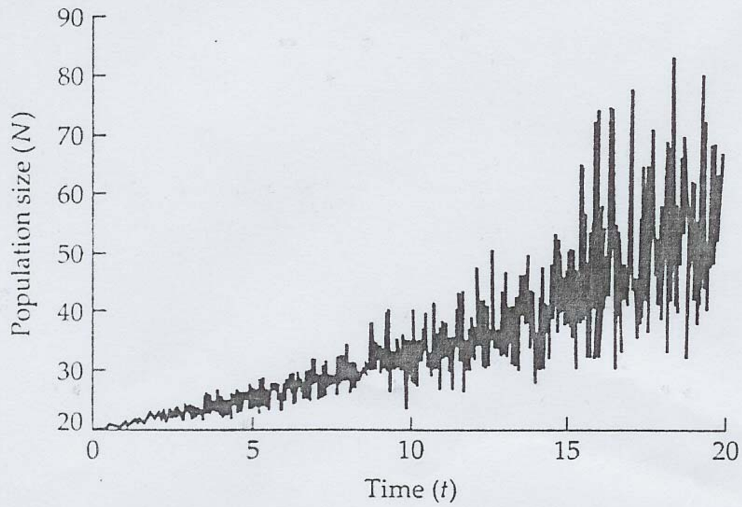


Figure 1.3 Exponential growth with environmental stochasticity. In this model, the instantaneous rate of increase fluctuates randomly through time. Here $N_0 = 20$; $r = 0.05$; $\sigma_r^2 = 0.0001$.

Generalmente se utiliza un límite para saber que tanto puede variar el tamaño de una población sin correr el riesgo de llegar a la extinción, es decir, es el límite de que tan violenta puede ser la variación de la tasa de crecimiento de población sin que se corra el riesgo de extinguirse. Este límite esta dado por la desigualdad:

$$\sigma^2_r > 2\bar{r}$$

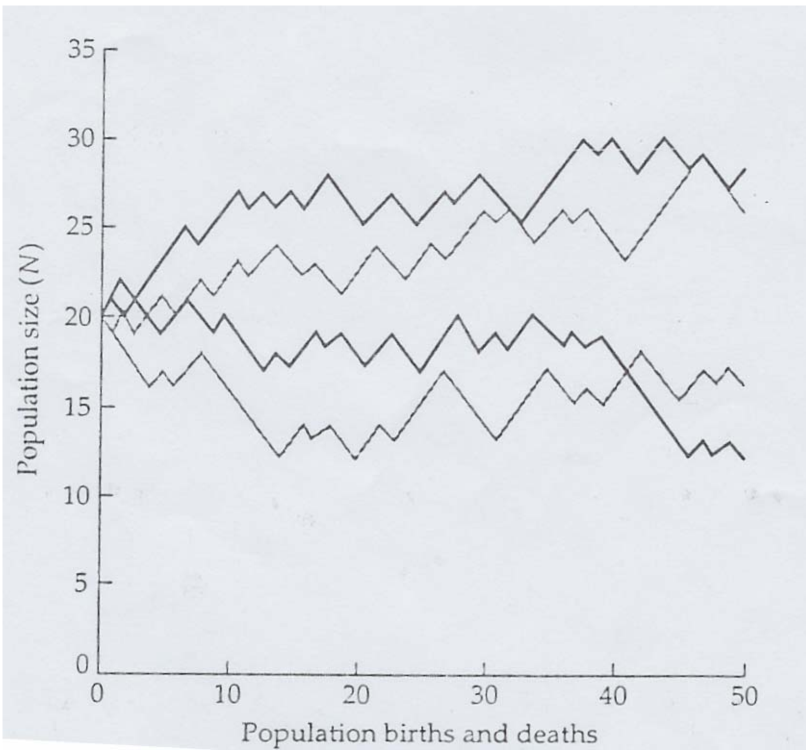
La estocasticidad del medio no es el único factor que puede hacer variar el tamaño de una población, ya que aunque la tasa de crecimiento de la población fuera constante, probablemente aún variaría el tamaño de la población debido a la estocasticidad demográfica, es decir el comportamiento aleatorio de las poblaciones.

La estocasticidad demográfica se da en parte porque los organismos en su mayoría se reproducen en partes enteras, es decir, un oso tiene una o dos crías pero no una y media. (Hay algunas plantas que si pueden reproducirse en partes).

En los modelos en los que se considera estocasticidad demográfica se hace la suposición de que los individuos nacen y mueren independientemente unos de otros e independientemente del medio en el que habitan.

Markov fue uno de los matemáticos que investigó los procesos estocásticos, hizo aportaciones como las cadenas de Markov, y la matriz de transición de Markov.

Como podemos observar en la figura 1.4, al igual que con las ecuaciones diferenciales, existen varias soluciones con las mismas condiciones en un proceso de crecimiento poblacional con demografía estocástica. Y como se muestra en la figura 1.4 se puede llegar a poblaciones totalmente distintas aún cuando tomamos las mismas condiciones iniciales en el proceso de crecimiento de la población.



En este tipo de modelos para el cálculo de la varianza de la población en un tiempo *t* se toman en cuenta las probabilidades de que nazca un nuevo individuo y de que fallezca un individuo.

Al igual que en los modelos con estocasticidad en el medio, en este tipo de modelos la varianza en el tamaño de la población aumenta conforme pasa el tiempo y la población comienza a crecer. Este tipo de estocasticidad es importante en poblaciones pequeñas ya que se puede llevar fácilmente a una población a la extinción. De la siguiente ecuación podemos ver que la probabilidad de que una población se extinga no solo depende de las probabilidades de tener un nacimiento o un fallecimiento en la población, sino también del tamaño inicial de la población.

$$P(\text{extinción})=(d/b)^{N0}$$

Donde d es la probabilidad de que un individuo muera y b es la probabilidad de que nazca un nuevo individuo.

Si analizamos la ecuación anterior podemos observar que aunque la probabilidad de obtener un nacimiento sea mayor que la probabilidad de obtener un fallecimiento, la probabilidad de que la población se extinga puede ser relativamente grande si N_0 es pequeño, en cambio, esta probabilidad disminuye cuando la población inicial N_0 es grande.

En conclusión, la estocasticidad demográfica se refiere al orden aleatorio en el que los nacimientos y los fallecimientos dentro de una población se dan, ya que, aunque los nacimientos y los fallecimientos tuvieran la misma probabilidad de ocurrir dentro de una población, si ocurrieran demasiados fallecimientos en línea (que es posible), la población se podría ver en peligro de extinción. Obsérvese que si las probabilidades de que nazca un individuo y de que fallezca son iguales, la tasa de crecimiento de la población se comportaría de manera relativamente constante, y aún así existiría el peligro de que la población se extinguiese.

Finalmente podemos decir que en los modelos determinísticos del crecimiento de las poblaciones, el promedio de la población se puede ver afectado por la estocasticidad del medio y la estocasticidad de la demografía, en ambos casos de estocasticidad, la población puede llegar a variar tan violentamente que existe la posibilidad de que la población se extinga, aunque la estocasticidad demográfica es más importante en cuanto a probabilidades de extinción cuando se trata de poblaciones pequeñas.

Lo que se muestra en la figura 1.6 es que aunque en una gráfica se pueda apreciar una variación en la población bastante violenta e incluso errática, se puede construir un modelo de crecimiento exponencial gracias a la estocasticidad del medio y de la demografía.

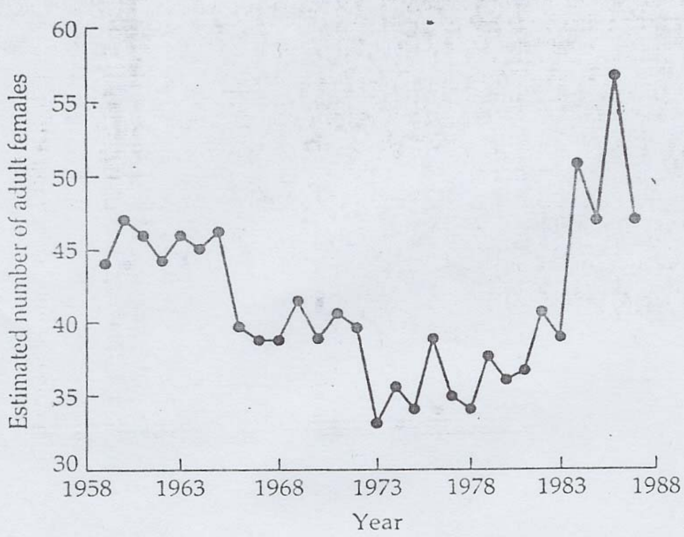


Figure 1.6 Population size of grizzly bears (*Ursus arctos horribilis*) in Yellowstone National Park. These data were used to construct a model of exponential population growth that incorporates environmental stochasticity. The estimate of *r* from this model was –0.003034 individuals / (individual • year). (From Dennis et al. 1991.)

Jorge Caballero Enríquez 14/04/04
Ecuaciones Diferenciales Prof. Pablo Barrera

Modelo logístico del crecimiento de poblaciones

Como se expresó anteriormente en el modelo de crecimiento de poblaciones exponencial, se hicieron suposiciones que llevaban a inexactitudes por parte de este modelo. Una de las suposiciones más importantes que se hicieron en la construcción de este modelo fue la suposición de que los recursos dentro del hábitat donde se desarrollaba la población eran ilimitados, esta es una suposición irreal, que genera variaciones significativas en cuanto a nuestras predicciones del tamaño total de la población.

Esta suposición tenía suposiciones implícitas, como por ejemplo, la suposición de que las tasas de mortalidad y natalidad eran constantes. Después analizamos ciertos modelos poblacionales que se comportaban en forma exponencial en esencia, pero sin hacer la suposición de que las tasas de natalidad y mortalidad permanecían constantes conforme pasaba el tiempo. A este tipo de modelos los llamamos modelos con medio estocástico. Este tipo de modelos era más cercano a la realidad, pero todavía existían suposiciones implícitas que hacían variar de manera importante nuestras predicciones, como por ejemplo, la suposición de que las tasas de mortalidad y natalidad dentro de la población no dependían del tamaño total de la población, a esta suposición se le llama “independencia en la densidad”, es decir, en la construcción del modelo exponencial hicimos la suposición de que la población contaba con independencia en la densidad.

Uno de los avances más importantes que presenta el modelo logístico, es precisamente, la eliminación de la suposición de independencia en la densidad, además de la eliminación de la suposición de que en el hábitat donde se desarrolla la población existen recursos y espacio ilimitados.

La expresión matemática que representa a la familia de distribuciones exponenciales está dada por:

$$\frac{dN}{dt}=(b'-d')N$$

en este caso b’ y d’ representan las tasas de natalidad y mortalidad respectivamente, pero las haremos variar para eliminar la suposición de que en la población existe independencia en la densidad y puedan reflejar la cantidad de individuos presentes en la población.

Si analizamos el comportamiento que lógicamente se esperaría de las tasas, podremos ver sin dificultad que conforme una población comienza a ser demasiado grande para el hábitat en donde se desarrolla, la tasa de natalidad disminuirá y la tasa de mortalidad aumentará, es decir, la disminución en la tasa de natalidad es directamente proporcional al incremento en el tamaño total de la población, y viceversa, el incremento en la tasa de mortalidad es directamente proporcional al incremento en el tamaño total de la población. De forma similar, cuando una población es pequeña, su tasa de natalidad debe ser grande y la de mortalidad debe ser pequeña.

De las observaciones anteriores se puede deducir un modelo simple que refleja el decrecimiento de la tasa de natalidad conforme aumente su tamaño la población. Como en la mayoría de los casos, el modelo más sencillo que se puede generar es un modelo lineal:

$$b' = b - aN$$

en este caso b es la tasa de natalidad que supusimos constante en el modelo de crecimiento exponencial, la *a* representa la fuerza con que la dependencia en la densidad actúa, conforme mayor sea la *a* se verá un cambio más dramático en la variación de la tasa de natalidad, cada vez que nace un nuevo individuo.

En este caso se ve claramente que la tasa de natalidad disminuye conforme la población crece y mientras mayor dependencia en la densidad exista, más fácil decrecerá esta.

De forma similar podemos razonar el comportamiento de la tasa de mortalidad y llegar a la conclusión de que esta debe crecer conforme el tamaño total de la población es mayor. Con estas deducciones podemos también plantear un modelo lineal que represente el comportamiento de la tasa de mortalidad. Este modelo lineal esta dado por la siguiente ecuación:

$$d' = d + cN$$

en este caso d es la tasa de mortalidad que supusimos como constante en el modelo exponencial de crecimiento poblacional. La *c* representa la fuerza con que actúa la dependencia en la densidad.

Análogamente que en el modelo para la variación de la tasa de natalidad, podemos observar que conforme mayor sea la dependencia en la densidad, con mayor violencia crecerá la tasa de mortalidad.

Cuando la *a* en el caso del modelo de variación de la tasa de natalidad y la *c* en el caso del modelo de variación de la tasa de mortalidad son cero, el modelo se comporta con tasas constantes, por esta razón el modelo poblacional se puede ajustar mejor a la realidad con ciertos tamaños de poblaciones y puede ser menos acertado con otros tamaños de poblaciones, es decir, en el modelo exponencial, existen rangos de tamaños de poblaciones, donde estas pueden ser muy aproximadas a este modelo.

En la realidad puede ser que las tasas de mortalidad y natalidad no se comporten de manera tan sencilla como en esta construcción, de hecho, es poco probable que las tasas de mortalidad y natalidad dentro de una población se comporten de manera lineal.

Además no es una ley que la b' deba decrecer y la d' deba incrementarse cuando aumenta el tamaño de la población ya que hay poblaciones que se reproducen mejor cuando el tamaño de la población es mayor, por ejemplo, si pensamos en una población que sufre el efecto de un depredador, cuando la población tiene un mayor tamaño, probablemente pueda defenderse mejor de los ataques del depredador, y con esto estaría disminuyendo la tasa de mortalidad, además de que existirían más individuos en posibilidad de reproducirse y así aumentar la tasa de natalidad.

A este tipo de comportamiento de las poblaciones se le conoce como efecto Allee, y es importante cuando el tamaño de la población es pequeño, ya que, como se explicó para el modelo de crecimiento exponencial, cuando una población es pequeña, está en un constante peligro de extinción.

Cabe destacar que en los modelos lineales de la variación de las tasas de natalidad y mortalidad se utilizaron constantes distintas *a* y *c* para expresar la fuerza de la dependencia en la densidad ya que podría ocurrir que la tasa de mortalidad se comportara de forma independiente en la densidad, es decir, que solamente la tasa de mortalidad se viera afectada por el tamaño total de la población y que la tasa de natalidad se mantuviera constante para cualquier tamaño de población.

Podemos rescribir la ecuación que representa a la familia de densidades logísticas como:

$$\frac{dN}{dt}=(\ (b-aN)-(d+cN)\ )N$$

Que al rescribir y aplicar operaciones algebraicas podemos llevar a la forma:

$$\frac{dN}{dt}=rN(1-(a+c)/(b-d)N)$$

donde r= b-d

Ahora analizaremos un importante concepto dentro de la construcción del modelo logístico del crecimiento de poblaciones, este concepto es el concepto de capacidad de sustentación del medio, este concepto se puede entender como la cantidad de individuos de la población que puede sustentar el medio, es decir, que tantos individuos pueden sobrevivir con la cantidad de recursos disponibles en el hábitat donde se desarrolla la población, de ahora en adelante se denotará a la capacidad de sustentación del medio por K, y K está representada por la ecuación:

$$K=(b-d)/(a+c)$$

Si sustituimos K en la última ecuación que obtuvimos para representar el modelo logístico de crecimiento de poblaciones llegamos a la expresión:

$$\frac{dN}{dt}=rN(1-N/K)$$

Esta última ecuación fue la ecuación que obtuvo P.F.Verhulst, y es la ecuación más sencilla que representa el modelo logístico de crecimiento de poblaciones. Podemos afirmar que es el modelo más sencillo, ya que recordando el procedimiento que se siguió para obtener esta ecuación veremos que supusimos que las tasas de mortalidad y natalidad variaban de forma lineal.

Observando cuidadosamente nos podremos dar cuenta de que esta ecuación es similar a la que representa el crecimiento exponencial de poblaciones pero multiplicada por un factor (1-N/K), a este factor se le conoce como la proporción de capacidad de sustentación del medio inutilizada.

Esta proporción representa la capacidad de sustentación del medio que no está siendo utilizada (en un porcentaje), es decir, si calculamos una proporción de capacidad de sustentación del medio inutilizada de .75, esto significa que solo se está utilizando el 25% de la capacidad total de sustentación del medio, es decir, el medio podría sustentar un 75% más de lo que se está utilizando de el en la sustentación de poblaciones.

Cuando la población es grande (N>>1), la parte de la proporción que dice N/K tenderá a 1, y por lo tanto la proporción de capacidad de sustentación del medio inutilizada tenderá a cero, y cuando la N sea exactamente K, es decir, cuando el tamaño de la población sea exactamente el número de individuos que puede sustentar el medio la proporción de capacidad de sustentación del medio inutilizada será de cero, es decir, el medio ya no puede sustentar más individuos de los que está sustentando en este instante.

Finalmente si el total de la población llegara a ser mayor que la capacidad de sustentación del medio, esto haría que el cociente N/K fuera mayor a 1 y esto provocaría que la proporción de capacidad de sustentación inutilizada del medio fuera negativa, y en consecuencia la tasa de crecimiento sería negativa, por lo tanto, la población no solo deja de crecer sino que comienza a decrecer.

Estas deducciones son completamente lógicas ya que si en un medio existen más individuos que alimento, los individuos comenzarán a morir de hambre, y si existen pocos individuos, la proporción de capacidad de sustentación del medio inutilizada será grande y esto se verá reflejado en el crecimiento de la tasa de crecimiento de la población.

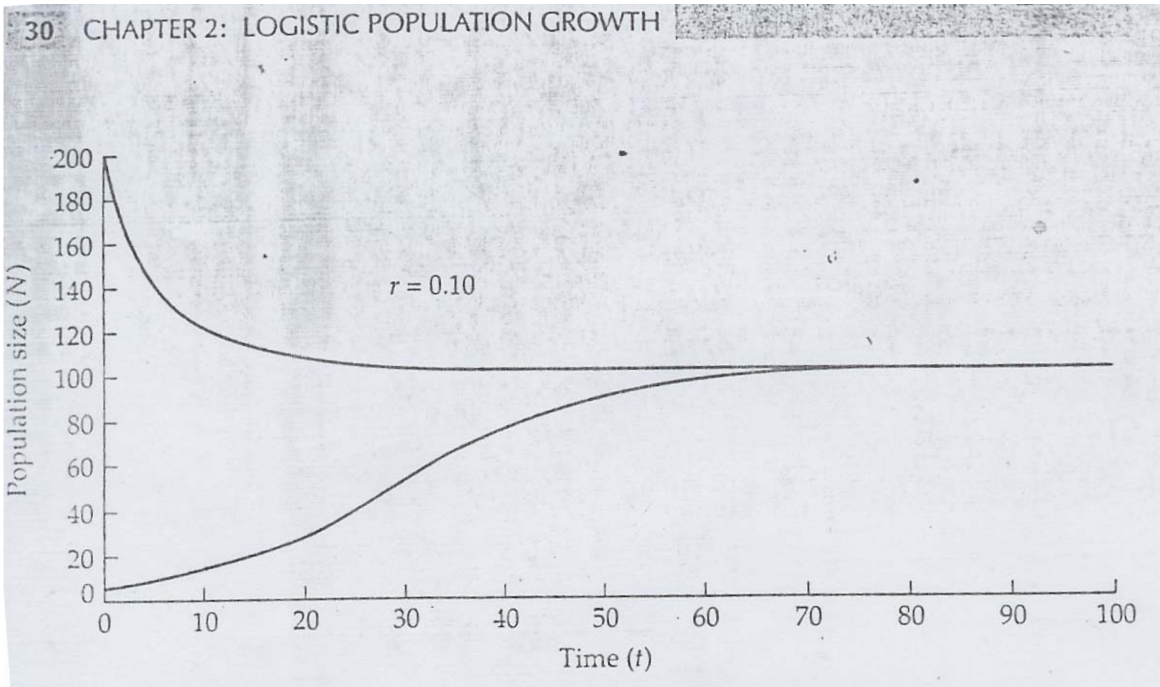
Además cuando la población alcanza justo el tamaño que puede ser sustentado por el medio, es decir, N=K obtenemos una tasa de crecimiento de la población de cero, es decir, la población estudiada no crece ni decrece. Este punto es conocido como el punto de equilibrio estable.

En este modelo, la población tiende al punto de equilibrio estable conforme pasa el tiempo ya que la población crecerá hasta obtener el tamaño que puede ser sustentado por el medio, es decir, la población crece hasta donde el medio la puede sustentar.

También podemos integrar la función de crecimiento de la población para expresarla como una función del tiempo y poder hacer predicciones sobre el tamaño de las poblaciones en el futuro. Integrando podemos llegar a la siguiente expresión:

$$N_t = \frac{K}{1+((K-N_0)/N_0)e^{-rt})}.$$

En la figura 2.2 se muestran los comportamientos del modelo de crecimiento logísitico, cuando se inicia por encima del punto de equilibrio estable y cuando se comienza debajo del punto de equilibrio estable.



La gráfica que se ubica en la parte superior de la hoja muestra el comportamiento de una población que se encuentra por encima de la capacidad de sustentación del medio. Esta decrece rápidamente hasta alcanzar el equilibrio.

La gráfica que se ubica en la sección inferior de la hoja muestra el comportamiento de una población que se encuentra por debajo de la capacidad de sustentación del medio. Esta crece rápidamente en el inicio, después comienza una etapa de crecimiento más lento hasta que se estabiliza en el punto de equilibrio.

El modelo de crecimiento de poblaciones logístico, hace suposiciones como cualquier otro modelo, dos de las más importantes son las siguientes: El modelo de crecimiento de poblaciones logístico supone que la capacidad de sustentación del medio es una cantidad constante, sin embargo, esta cantidad no tiene por que ser constante, por ejemplo, si pensamos en una población de ganado que se debe alimentar de pasto, y pensamos en el caso de que haya ocurrido en el medio un incendio que hubiese quemado el pasto, la capacidad de sustentación del medio se iría incrementando conforme el medio reestableciese sus condiciones, o si pensamos en una zona del mar donde hubo un derrame de petróleo, el plancton deja de ser nutritivo para otros peces, y por lo tanto la capacidad de sustentación del medio es inferior a la que podría ser en promedio, sin embargo conforme pase el tiempo y comiencen a reestablecerse las condiciones que se tenían en el mar antes de ocurrir el derrame de petróleo, podríamos ver que la capacidad de sustentación del medio comenzaría a aumentar, quizá terminaría este crecimiento cuando alcanzara su estado promedio.

La otra suposición que se hace en este modelo es el decir que cada individuo que nace causa un cambio en la tasa de natalidad y mortalidad, cuando no tiene por que ser de este modo. Esta suposición viene implícita en la forma en que construimos las tasas de mortalidad y natalidad ya que estas se ven afectadas por el tamaño de la población y no tiene por que ser así, ya que en algunas poblaciones podemos encontrar que las tasas no se ven afectadas por el tamaño de la población, es decir, existe una independencia en la densidad de la población, en un inicio. En otras palabras, muchas de las poblaciones existentes, se comportan al inicio de su desarrollo con crecimiento exponencial, después de cierto punto, estas comienzan a comportarse de manera logística, esto implica que no todo individuo que se añade o se remueve de la población tiene un efecto sobre la tasa de crecimiento de la población ya que no tiene por que modificar tanto la tasa de natalidad como la de mortalidad.

Existe otro factor importante que modifica el comportamiento del crecimiento de las poblaciones, este es el retraso en el tiempo, es decir, puede ocurrir que haya un cambio en el tamaño de la población y sin embargo el cambio en las tasas de mortalidad y natalidad, y como consecuencia en la tasa de crecimiento de la población, tarde un poco, es decir, no sea instantáneo, a este "tiempo de reacción" de la tasa de crecimiento se le conoce como retraso.

Cuando existe un retraso relativamente grande, no podremos conseguir gráficas del estilo de la de la figura 2.2 ya que una vez sobrepasada la capacidad de sustentación del medio, tendrá que transcurrir un cierto tiempo de retraso para que la tasa de mortalidad aumente y la tasa de natalidad disminuya causando la tendencia nuevamente hacia el punto de equilibrio, pero ahora la población total irá decreciendo.

Por este tipo de retraso se puede obtener una gráfica como las que obtuvimos en la práctica 3 que comenzaban con un crecimiento muy rápido, y una vez sobrepasado el punto de equilibrio, comenzaban a disminuir, y en dado caso de que ahora la población disminuyera demasiado sobrepasando nuevamente el punto de equilibrio, ahora comenzaría a crecer hacia el punto de equilibrio, generando así una oscilación.

Cuando el retraso es lo suficientemente grande, la población entra en un ciclo conocido como el ciclo límite estable, en este ciclo nunca se alcanza el punto de equilibrio, en cambio, la tasa de crecimiento comienza a oscilar periódicamente alrededor del punto de equilibrio superándolo y siendo menor que el.

A las poblaciones que llegan a tener una tasa de crecimiento cíclica se les conoce como poblaciones cíclicas, cada una de estas está dada por la amplitud y el periodo del ciclo que describe la gráfica de su tasa de crecimiento. Es importante hacer notar que en este tipo de poblaciones la amplitud no debe ser muy grande, ya que si fuera muy grande podría poner en peligro de extinción a la población, ya que aunque son poblaciones cíclicas, existen muchos factores que pudieran desviar este ciclo, haciendo que la población se extinguiera.

En este tipo de oscilaciones se considera al periodo, como la cantidad de tiempo que se necesita dentro de la población para alcanzar un pico, es decir es la distancia en "tiempo" que existe entre dos picos de la gráfica.

Si la población está creciendo o decreciendo demasiado rápido, se podría obtener un efecto similar al de un retraso en el tiempo.

Se puede deducir también una ecuación que describa el crecimiento de una población logística discreta, esta expresión es:

$$N_{t+1}=N_t+r_dN_t(1-N_t/K)$$

En este modelo de crecimiento se considera un tiempo de retraso de un año, ya que los cambios en la tasa de crecimiento se están dando anualmente.

Cuando la tasa de crecimiento es pequeña, aunque existe un retraso, se podrá obtener una gráfica que tarde o temprano se "pegue" al punto de equilibrio, es decir, con una tasa de crecimiento lo suficientemente pequeña podremos asegurar que nuestra población no se comportará de manera cíclica.

Ciertos parámetros para hacer estas suposiciones son los siguientes: si $r_d < 2$ la población no será cíclica, si $2 < r_d < 2.449$, obtendremos una población cíclica, pero si $r_d > 2.570$ ya no será una población cíclica y obtendremos una población caótica.

Decimos que una población es caótica si no existe si crece sin un patrón lógico complejo. Estas poblaciones son tan complejas que a menudo es difícil diferenciar una población estocástica de una población con comportamiento caótico.

Una de las propiedades importantes de una población caótica es que, al igual que una población estocástica, a partir de los mismos datos iniciales se pueden obtener dos comportamientos poblacionales distintos, sin embargo existen diferencias importantes que hacen la diferencia entre una población caótica y una población estocástica, que se pueden encontrar en estos comportamientos distintos a partir de los mismos datos iniciales en las poblaciones.

En una población caótica como se dijo en el párrafo anterior, a partir de los mismos datos iniciales se puede llegar a dos comportamientos distintos de la población, la diferencia fundamental de estos dos comportamientos en una población caótica, es que a final de cuentas si se toma un periodo de tiempo lo suficientemente grande, van a divergir, es decir, estos dos comportamientos se van a alejar uno del otro tanto como se desee.

En cambio en una población estocástica, pueden existir dos comportamientos completamente distintos pero, nunca van a divergir uno del otro. Esta es una de las diferencias más importantes entre una población caótica y una población estocástica, y de hecho, esto se puede aplicar a cualquier tipo de procesos, ya que si a partir de las mismas condiciones iniciales se llega a dos comportamientos divergentes, se puede asegurar que el proceso era un proceso caótico, en cambio, si estos dos comportamientos no divergen a pesar del periodo de tiempo que se deje correr el experimento, se puede asegurar que este fue un proceso estocástico.

La dificultad en el estudio de un proceso caótico es que son impredecibles, ya que cualquier posible solución que se de al problema puede divergir del comportamiento real, gracias a la caoticidad del proceso.

En cambio, cuando se analiza un proceso estocástico, por la propiedad que se expuso anteriormente, los posibles resultados no pueden ser muy distantes a los que se propongan como posibles resultados, o predicciones del problema utilizando los modelos matemáticos que se planteen para el problema, que en este caso es un problema de poblaciones.

Anteriormente analizamos que la capacidad de sustentación del medio se comporta como una variable aleatoria, es decir, no podemos calcular el valor exacto de esta variable en cada instante del proceso, por esto generalmente se toma la media de la capacidad de sustentación del medio, que es el valor esperado de la capacidad de sustentación del medio, es decir, la cantidad de individuos que se espera puedan ser sustentados por el medio. Como cualquier variable aleatoria existe también su variabilidad media, es decir, su varianza, que refleja que tan cercanas son las mediciones de este valor en ciertos puntos con respecto de la media, cuando distan estos valores de la media o valor esperado.

Si analizamos el comportamiento de la capacidad de sustentación del medio, veremos que en realidad su comportamiento no es tan aleatorio como parece, sino que en realidad, este valor oscila, ya que conforme la población decrece existen más recursos y por lo tanto la capacidad de sustentación del medio aumenta, y viceversa, cuando la población crece existen menos recursos y por lo tanto la capacidad de sustentación del medio disminuye. Por lo tanto podemos suponer que la capacidad de sustentación del medio se comporta de una manera cíclica ascendiendo y descendiendo, y por lo tanto podemos plantear un modelo matemático para el comportamiento de la capacidad de sustentación del medio, que es:

$$K_t=k_0+k_1(\cos(2\pi t/c))$$

Donde k_0 es la capacidad de sustentación del medio en un tiempo t determinado, k_1 es la amplitud del ciclo y c es el periodo del ciclo.

Por las propiedades del coseno podemos afirmar que la capacidad de sustentación del medio según el modelo anterior puede variar desde k_0+k_1 hasta k_0-k_1. En este caso la c funciona como el retraso en el tiempo ya que como analizamos anteriormente, los retrasos en la población van de acuerdo al periodo del ciclo.

Como se puede observar en la figura 2.9 las variaciones estocásticas y periódicas en la capacidad de sustentación del medio, aproximan el comportamiento de las variaciones en la realidad. La diferencia fundamental entre estos dos tipos de variaciones es que una intenta parecerse al comportamiento original de la variación en la capacidad de sustentación del medio, mientras que la otra, la variación estocástica trata de aproximarse al promedio de la variación.

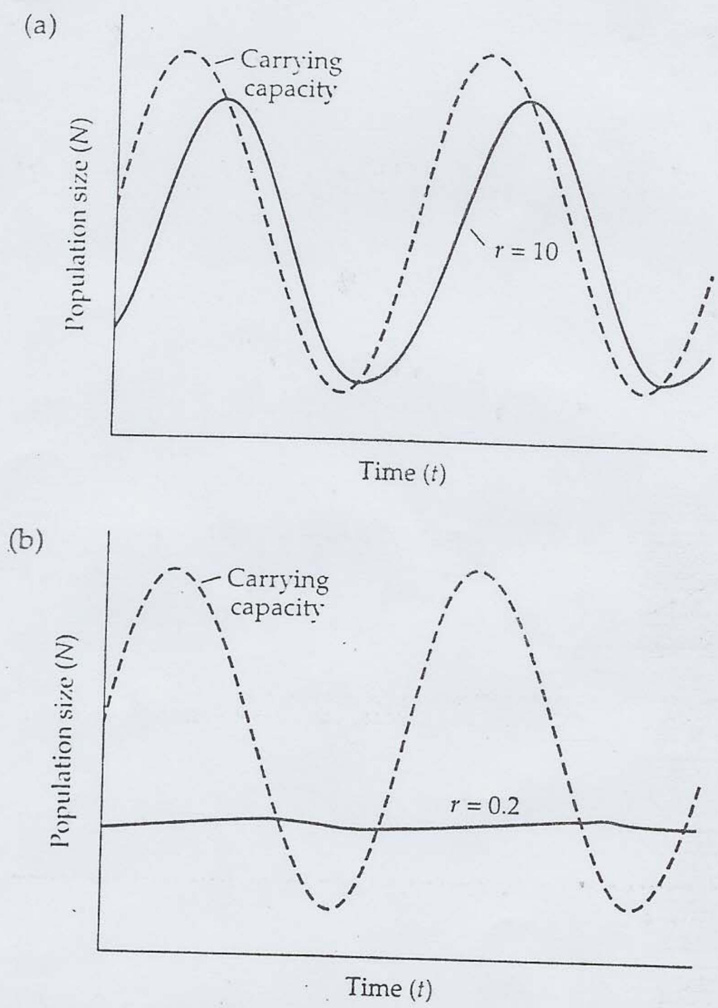


Figure 2.9 Logistic growth with periodic variation in the carrying capacity. The carrying capacity of the environment varies according to a cosine function. As with random variation, the population with the large growth rate ($r = 10$) tends to track the variation (a), and the population with the small growth rate ($r = 0.2$) tends to average it (b). The dashed line indicates K. (From May 1976.)

En conclusión un modelo matemático es la aproximación de la realidad que podemos obtener a partir de suposiciones que hacen que un mundo complejo como este pueda ser entendido con mayor facilidad.

Los modelos con mayor precisión en las predicciones, al igual que los teoremas fuertes, son aquellos que requieren de pocas suposiciones, pero muchas veces esto convierte modelos en modelos mucho más complicados ya que al eliminar suposiciones del comportamiento de variables, debemos considerar el como se puede llegar a comportar esta variable.

Además existen variables que si se supone un comportamiento con respecto a estas, sus efectos con respecto al modelo no serán de gran importancia, como lo vimos en el modelo de crecimiento poblacional exponencial, ya que gracias a las suposiciones que se realizaron en la construcción de este modelo matemático, lo convertimos en un modelo mucho más sencillo que otros, sin embargo tuvo menor precisión que el modelo logístico, pero como vimos en este resumen existen muchas poblaciones que se comportan en un inicio de manera exponencial gracias a que no existen limitaciones en su crecimiento cuando se habla de la capacidad de sustentación del medio, es decir, cuando la población comienza a desarrollarse, esta tiene un tamaño pequeño, lo que le permite desarrollarse de manera exponencial ya que no tiene limitaciones por parte del medio.

También se analizaron modelos matemáticos aplicados a la ecología que integraban temas avanzados de probabilidad y estadística, ya que los procesos estocásticos, requieren en su estudio de un amplio conocimiento de probabilidad y estadística, así como de cálculo diferencial e integral. Además se menciona en las copias a uno de los matemáticos que más ampliamente estudió los procesos estocásticos y que hizo aportaciones importantes al estudio de este tema, este matemático fue Markov, que introdujo al estudio de los procesos estocásticos el concepto de cadenas de Markov y caminatas aleatorias.

Podemos concluir que casi cualquier fenómeno lo podemos interpretar matemáticamente, con una buena observación de este y generando un modelo adecuado.