

# Investigación

Picó, F.X. Desarrollo, análisis e interpretación de los modelos demográficos matriciales para la biología de conservación. *Ecosistemas* 2002/3 (URL: <http://www.aet.org/ecosistemas/023/investigación2.htm>)

## *Desarrollo, análisis e interpretación de los modelos demográficos matriciales para la Biología de la Conservación*

**F. Xavier Picó, Departamento de Ecología, Universidad de Nijmegen, Toernooiveld 1, 6525 Nijmegen, Holanda.**

*Las estrategias de conservación de especies amenazadas, de gestión de los recursos naturales o de control de plagas dependen en gran medida del conocimiento de la dinámica de las poblaciones. El disponer de los medios adecuados para el análisis exhaustivo de la dinámica de poblaciones animales y vegetales representa uno de los puntales de la Biología de la Conservación. Los modelos demográficos matriciales han demostrado ser una buena herramienta ya que son relativamente fáciles de desarrollar y proporcionan la información necesaria para entender y analizar la dinámica poblacional de un organismo. En este artículo se revisa la construcción, análisis e interpretación de los modelos matriciales para ilustrar el interés y la utilidad que estos modelos tienen para la Biología de la Conservación.*

### Introducción

El desarrollo de estrategias de conservación y gestión para especies animales y vegetales amenazadas se basa en buena medida en estimaciones de la dinámica y la viabilidad de las poblaciones que se pretenden conservar. Los análisis de viabilidad poblacional proporcionan información sobre los efectos de diferentes grados de variabilidad ambiental (fluctuaciones climatológicas, presencia de polinizadores, herbívoros, etc.) en la probabilidad media de extinción de las poblaciones o las tasas vitales (es decir, reclutamiento, crecimiento, fecundidad, y supervivencia) que más contribuyen a la tasa de crecimiento poblacional. Esto resulta determinante para la planificación adecuada de estrategias de conservación. Los modelos demográficos matriciales han demostrado ser herramientas útiles para estos propósitos (Boyce, 1992; Beissinger y Westphal, 1998; Fiedler y Kareiva, 1998; Caswell, 2001), ya que son capaces de suministrar dicha información a partir de datos de campo que incluyan variabilidad de las tasas vitales. Múltiples ejemplos de aplicaciones de modelos matriciales en el campo de la Biología de la Conservación se pueden encontrar en la literatura para muchas especies de animales y plantas (Tuljapurkar y Caswell, 1997; Menge, 2000; Caswell, 2001). En este artículo se explica sintéticamente el desarrollo de los modelos matriciales, se detallan los análisis que se pueden efectuar con estos modelos y la información que se obtiene a partir de ellos, y se ilustra el interés que tienen en el campo de la Biología de la Conservación.

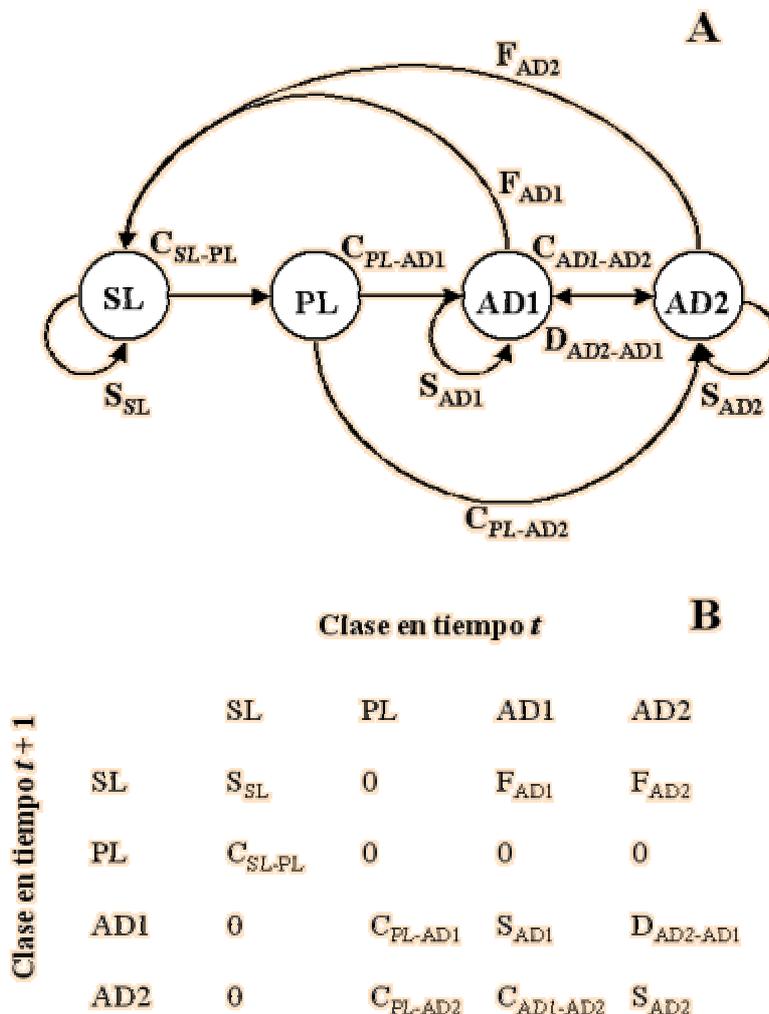
### Construcción de los modelos matriciales

Los modelos matriciales representan un nítido vínculo entre biología y matemáticas. Este vínculo está representado por el gráfico del ciclo vital de un organismo (**Figura 1a**), en el cual se representan las tasas vitales de los individuos de la población. Todos los gráficos de ciclo vital tienen una matriz de

transición (o proyección) asociada (**Figura 1b**), que contiene todos los eventos demográficos de una población que han tenido lugar en un determinado periodo de tiempo (por ejemplo un año).

El primer paso a seguir para la construcción de un modelo matricial es la definición del gráfico del ciclo vital para el organismo de estudio. Dicho gráfico estructura a los individuos de la población en categorías de edad (el caso de muchos animales), tamaño (el caso de la mayoría de plantas) o edad y tamaño (el caso de plantas con banco persistente de semillas). La categorización se puede hacer en función de criterios biológicos (Horvitz *et al.*, 1997) o por métodos puramente numéricos (Moloney, 1986). No obstante, en muchos casos la relación de edad/tamaño con probabilidades de reproducción y/o supervivencia es muy clara y determina por ella misma algunas de las diferentes clases en las que los individuos de la población se estructuran. Por ejemplo, muchas plantas necesitan alcanzar un tamaño mínimo para florecer, mientras que los insectos se desarrollan a través de estadios discretos. Determinar todas las tasas vitales (y su variabilidad entre años y/o poblaciones) y definir el gráfico de ciclo vital es un arduo trabajo que requiere precisión, dado que los estadísticos poblacionales y la interpretación de éstos van a depender de la matriz de transición asociada al gráfico del ciclo vital.

La matriz de transición contiene dos tipos de datos. Por una parte, la probabilidad media de todos los individuos incluidos en una clase determinada de permanecer en la misma clase o cambiar a otra clase dentro del intervalo de tiempo seleccionado. Por otra, la fecundidad media de todos los individuos de cada clase durante el mismo intervalo de tiempo (**Figura 1b**). Para poder aplicar los teoremas algebraicos a la matriz de transición, y obtener de este modo los estadísticos poblacionales de interés, el gráfico de ciclo vital tiene que describir adecuada y detalladamente la demografía del organismo de la población analizada (**Figura 1a**). El conocimiento del sistema adquirido en la toma de datos y algunas características algebraicas de



**Figura 1.-** Ejemplo de gráfico de ciclo vital de una planta herbácea (a) con su correspondiente matriz de transición asociada (b). Los nodos corresponden a las categorías de tamaños y las flechas a las transiciones entre clases indicadas por subíndices. Las clases son: SL semillas, PL plántulas, AD1 adultos de tamaño pequeño, AD2 adultos de tamaño grande. Las transiciones se dividen por regiones: la fecundidad (F), el crecimiento a clases superiores (C), la supervivencia en la misma clase (S), y la disminución de tamaño entre adultos (D). Todas las transiciones ocurren en un intervalo de tiempo que equivale a un año.

la matriz resultante (Caswell, 2001) nos dirán si el gráfico de ciclo vital resultante refleja fielmente los eventos demográficos ocurridos en la población.

Cabe destacar que la fiabilidad de los modelos matriciales empieza por la calidad de los datos en los que se basan. Para ello, el tamaño de muestra tiene que ser suficientemente amplio para evitar estimar las transiciones a partir de unos pocos individuos. Además, algunas transiciones para algunos organismos (por ejemplo las tasas de supervivencia de semillas en el suelo, propagación vegetativa, etc.) son difíciles de obtener y muchas veces es necesario diseñar diferentes experimentos simultáneamente para estimarlas.

## **Estadísticos poblacionales, análisis de perturbación y simulación estocástica**

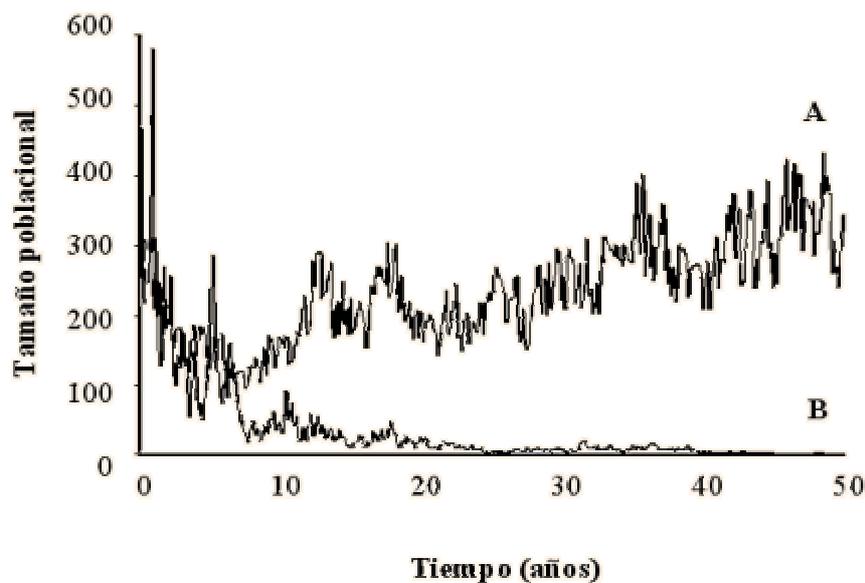
El análisis algebraico de las matrices de transición se reduce a la obtención de los valores y vectores propios asociados a la matriz (Caswell, 2001). Los principales estadísticos poblacionales son la tasa de crecimiento poblacional  $\lambda$ , la distribución estable de clases y el valor reproductivo de cada clase. Estos tres estadísticos determinan las propiedades demográficas de la población en unas condiciones ambientales concretas. Sin duda alguna, la tasa de crecimiento poblacional  $\lambda$  es el más importante de ellos pues indica si la población aumenta ( $\lambda > 1$ ), disminuye ( $\lambda < 1$ ) o permanece estable ( $\lambda = 1$ ) a lo largo del tiempo. Dado el fuerte carácter determinista de  $\lambda$  (se asume en modelos deterministas que las condiciones ambientales no varían en el tiempo) y el error intrínseco de todo muestreo, es preferible estimar siempre los intervalos de confianza de  $\lambda$  utilizando métodos de remuestreo (por ejemplo el *bootstrapping*; Caswell, 2001) o simulaciones de Monte Carlo (Alvarez-Buylla y Slatkin, 1993). A parte de dar robustez a los valores de  $\lambda$  obtenidos, los intervalos de confianza también permiten una cierta inferencia estadística, por ejemplo para testar si diferentes valores de  $\lambda$  difieren entre sí (por ejemplo valores de  $\lambda$  para diferentes poblaciones o años) o de la unidad, es decir, de la estabilidad poblacional.

Los análisis de perturbación son importantes herramientas para investigar los cambios en la dinámica poblacional cuando una o más tasas vitales han sido modificadas (Horvitz *et al.*, 1997; Caswell, 2000; Picó, 2000). Hay dos tipos de análisis de perturbación que proporcionan información complementaria. Por una parte, los análisis de elasticidad cuantifican el cambio proporcional esperado en  $\lambda$  como resultado de un cambio proporcional en cada parámetro demográfico (de Kroon *et al.*, 1986; Caswell, 2001). De este modo, la elasticidad representa la importancia relativa o contribución de cada tasa vital a la dinámica de la población. Por otra parte, los análisis de descomposición de la varianza en  $\lambda$  revelan la contribución de cada tasa vital a la varianza ya observada en  $\lambda$  (Brault y Caswell, 1993; Caswell, 1989; 2001). Se habla de factores aleatorios en el análisis de descomposición de la varianza en  $\lambda$  cuando se trata de variabilidad ambiental (espacial y/o temporal), y de análisis de factores fijos (más conocidos como *Life Table Response Experiments* o LTREs) cuando se trata de factores experimentales (por ejemplo diferentes niveles de nutrientes, tipos de gestión, disponibilidad hídrica, etc.).

La diferencia básica entre los dos tipos de análisis de perturbación es que la elasticidad permite "predecir" la evolución del sistema cuando se modifican ciertas tasas vitales (análisis prospectivos), mientras que las contribuciones a la varianza explican patrones observados de variabilidad en  $\lambda$  (análisis retrospectivos). Asimismo, sólo las contribuciones a la varianza en  $\lambda$  incluyen patrones de varianza y covarianza entre tasas vitales, mientras que la elasticidad no aportan ninguna información sobre el efecto de la varianza de las tasas vitales sobre  $\lambda$ . El principal interés del análisis de perturbación para la

Biología de la Conservación es que identifica las tasas vitales que más afectan a  $\lambda$ . En otras palabras, indican sobre qué tasas vitales se puede actuar para cambiar  $\lambda$  en una dirección u otra.

Una vez que las tasas vitales que más contribuyen a la dinámica de la población han sido identificadas, los cambios en el tamaño de la población a lo largo del tiempo se pueden simular mediante la formulación de modelos matriciales estocásticos. La teoría ha sido ampliamente desarrollada por Cohen (1987), Tuljapurkar y Orzack (1980) y Tuljapurkar (1990), y se basa en productos matriciales que representan series de estados ambientales. Los modelos matriciales estocásticos permiten estimar la tasa estocástica de crecimiento poblacional  $\lambda_s$ , el tiempo medio de extinción de la población simulada en el plazo establecido, el tamaño mínimo a partir del cual la población avanza hacia la extinción, y los cambios en el tamaño y en la estructura poblacional a lo largo del tiempo (**Figura 2**). Además, con los modelos matriciales estocásticos se pueden simular ambientes con perturbaciones periódicas, tales como aquellos afectados por fuegos, siempre y cuando se conozca la respuesta de la población a tales eventos. El valor de los modelos estocásticos para la Biología de la Conservación reside en que proporcionan información valiosa para explorar y comparar la respuesta de una población ante diferentes grados de variabilidad ambiental, simulando diferentes escenarios (reales o no) que evalúen la respuesta de las poblaciones.



**Figura 2.-** Ejemplos de fluctuaciones en el tamaño poblacional de un organismo a lo largo del tiempo como resultado de aplicar modelos matriciales estocásticos a una base de datos demográficos. Algunas poblaciones son capaces de mantenerse estables a pesar de las fluctuaciones (A), mientras que otras avanzan hacia la extinción (B).

## Los modelos matriciales y la Biología de la Conservación

Diferentes aspectos prioritarios en la Biología de la Conservación como la protección de especies amenazadas, la gestión de recursos naturales y el control de plagas dependen de la dinámica de las poblaciones. Los modelos matriciales representan una gran herramienta ya que permiten estimar cambios en el tamaño de las poblaciones a lo largo del tiempo como respuesta a cambios ambientales e identificar las tasas vitales que determinan mayoritariamente esos cambios. No obstante, los modelos

matriciales no predicen lo que pasará en el futuro con una población, pero sí proporcionan un excelente marco de trabajo sobre el cual entender la dinámica poblacional de un organismo para desarrollar a continuación planes de conservación. Los resultados obtenidos se deben siempre entender en términos probabilísticos y las decisiones que se tomen a raíz de su análisis estarán sujetas a un determinado riesgo.

Los planes de conservación que se basen en la modelización tendrán mayor validez cuanto más realista sea el modelo sobre el que se trabaja, que a su vez va a depender del grado de conocimiento que se tenga del sistema que se quiere conservar. En los últimos años, los modelos matriciales han evolucionado para simular la dinámica de las poblaciones incluyendo otros factores, aparte de la variabilidad o estocasticidad ambiental antes mencionada, que también pueden ser de gran importancia. Por ejemplo, el efecto producido por tamaños poblacionales reducidos sobre las tasas vitales, conocido como estocasticidad demográfica (Caswell, 2001), la relación entre genética y demografía la cual depende de los cambios en el tamaño poblacional y las tasas de consanguinidad (Young y Clarke, 2000), o los efectos de migraciones y extinciones en un contexto de metapoblaciones (Hanski y Gilpin, 1997). A medida que aumenta el conocimiento ecológico de las especies a todos los niveles, más información de interés se puede modelizar utilizando los modelos matriciales, con lo cual se incrementa notablemente nuestro potencial de conservación.

## Agradecimientos

Agradezco a Javier Retana, Teresa Valverde y a María Begoña García los comentarios de una versión preliminar de este artículo.

## Referencias

- Alvarez-Buylla, E. R. y Slatkin, M. 1993. Finding confidence limits on population growth rates: Monte Carlo test of a simple analytic method. *Oikos* 68: 273-282.
- Beinssinger, S. R. y Westphal, M. I. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management* 62: 821-841.
- Boyce, M. S. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 481-506.
- Brault, S y Caswell, H. 1993. Pod-specific demography of killer whales (*Orcinus orca*). *Ecology* 74: 1444-1454.
- Caswell, H. 1989. The analysis of life table response experiments. I. Decomposition of effects on population growth rate. *Ecological Modelling* 46: 221-237.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analyses and their use in conservation biology. *Ecology* 81: 619-627.

Caswell, H. 2001. *Matrix population models*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland Massachusetts.

Cohen, J. E. 1987. Stochastic demography. En *Encyclopedia of Statistical Sciences* Vol. 8 (eds. Kotz, S. y Johnson, N.L.), pp. 789-801, John Wiley, New York.

de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J. y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth. *Ecology* 67: 1427-1431.

Fiedler, P. L. y Kareiva, P. M. 1998. *Conservation biology: for the coming decade*. Chapman and Hall, New York.

Hanski, I. A. y Gilpin, M. E. 1997. *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, San Diego, California.

Horvitz, C. C., Schemske, D. W. y Caswell, H. 1997. The "importance" of life history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. En *Structured population models in marine, terrestrial, and freshwater systems* (eds. Tuljapurkar, S. y Caswell, H.), pp. 247-272, Chapman and Hall, New York.

Menges, E. S. 2000. Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 51-56.

Moloney, K. A. 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia* 69: 176-180.

Picó, F. X. 2000. *Demographic analysis of three herbaceous perennial plants with different life histories: a matrix modelling approach*. Tesis Doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona.

Tuljapurkar, S. 1990. *Population dynamics in variable environments*. Springer-Verlag, New York.

Tuljapurkar, S. y Caswell, H. 1997. *Structured population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Chapman and Hall, New York.

Tuljapurkar, S. y Orzack, S. H. 1980. Population dynamics in variable environments I. Long-run growth rates and extinction. *Theoretical Population Biology* 18: 314-342.

Young, A. G. y Clarke, G. M. 2000. *Genetics, demography and viability of fragmented populations*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.