

## Temas de la clase anterior. Definición y estructura de la población

1. Definición

2. Atributos:

- Abundancia
- Estructura espacial
- Estructura temporal
- Estructura interna
- Estimación de abundancia
- Estimación de disposición espacial

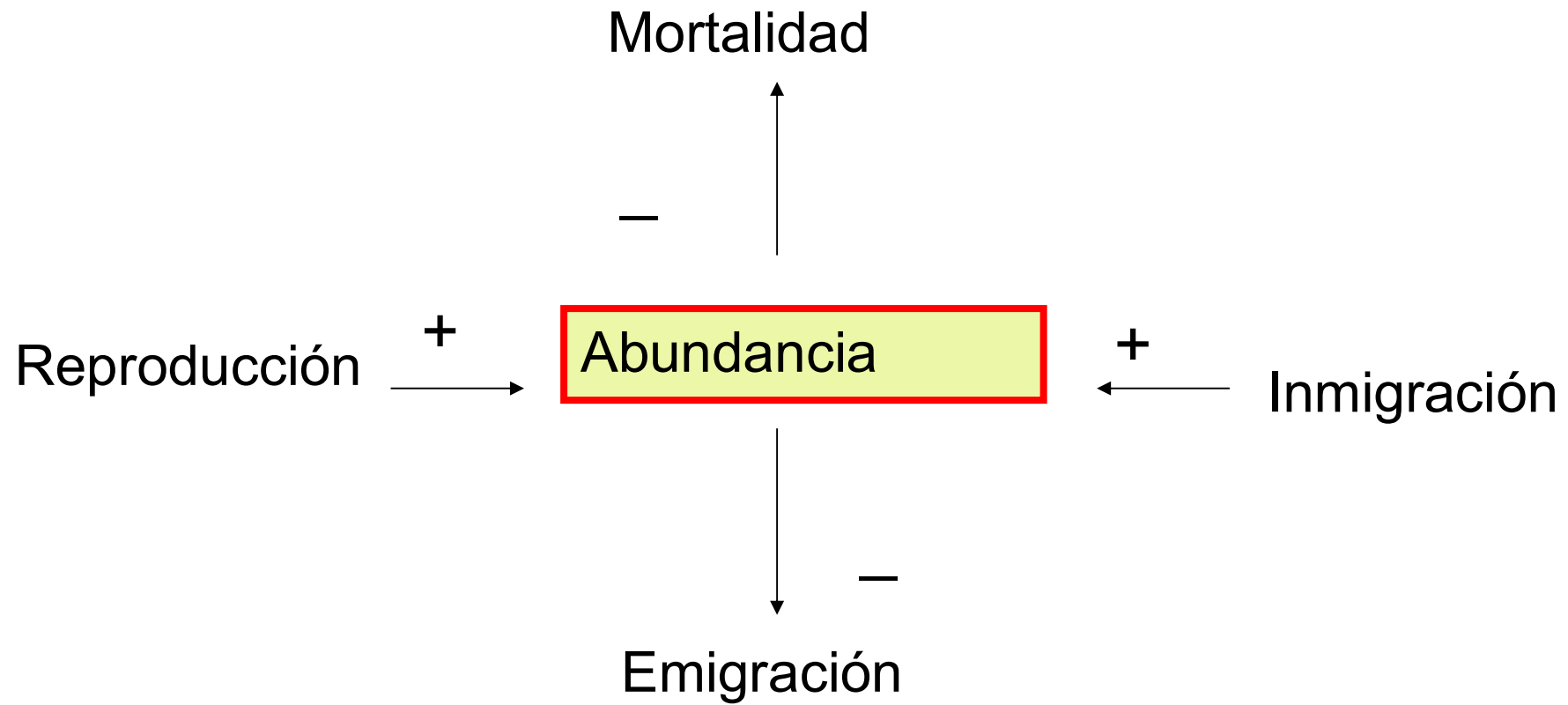
## Temas de hoy: Introducción a la dinámica

- Determinantes de la Dinámica
- Ciclos de vida
- Tablas de vida de cohortes
- Tablas de vida verticales
- Parámetros que se pueden estimar a partir de la Tabla de vida
- Estrategias de historias de vida

## Para Consultar

- Begon, M, Harper JL & Townsend CR. 1988. Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades. Editorial Omega.
- Begon, M, Harper JL & Townsend CR. 2006. Ecology. From individuals to Ecosystems. Fourth Edition. Blackwell Publishing
- Gotelli, NJ. 1995. A primer of Ecology. Sinauer Associates Incorporated
- Krebs, ChJ. 2000. Ecología: estudio de la distribución y la abundancia. 2ª edición Editorial Harla, 753 páginas
- Molles MC (Jr) & Sher AA. 2019. Ecology. Concepts and applications. 8th edition. Mc Graw Hill Education.
- Rabinovich, JE. 1980. Introducción al estudio de poblaciones animales. CECSA, México DF

## Determinantes de la abundancia



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

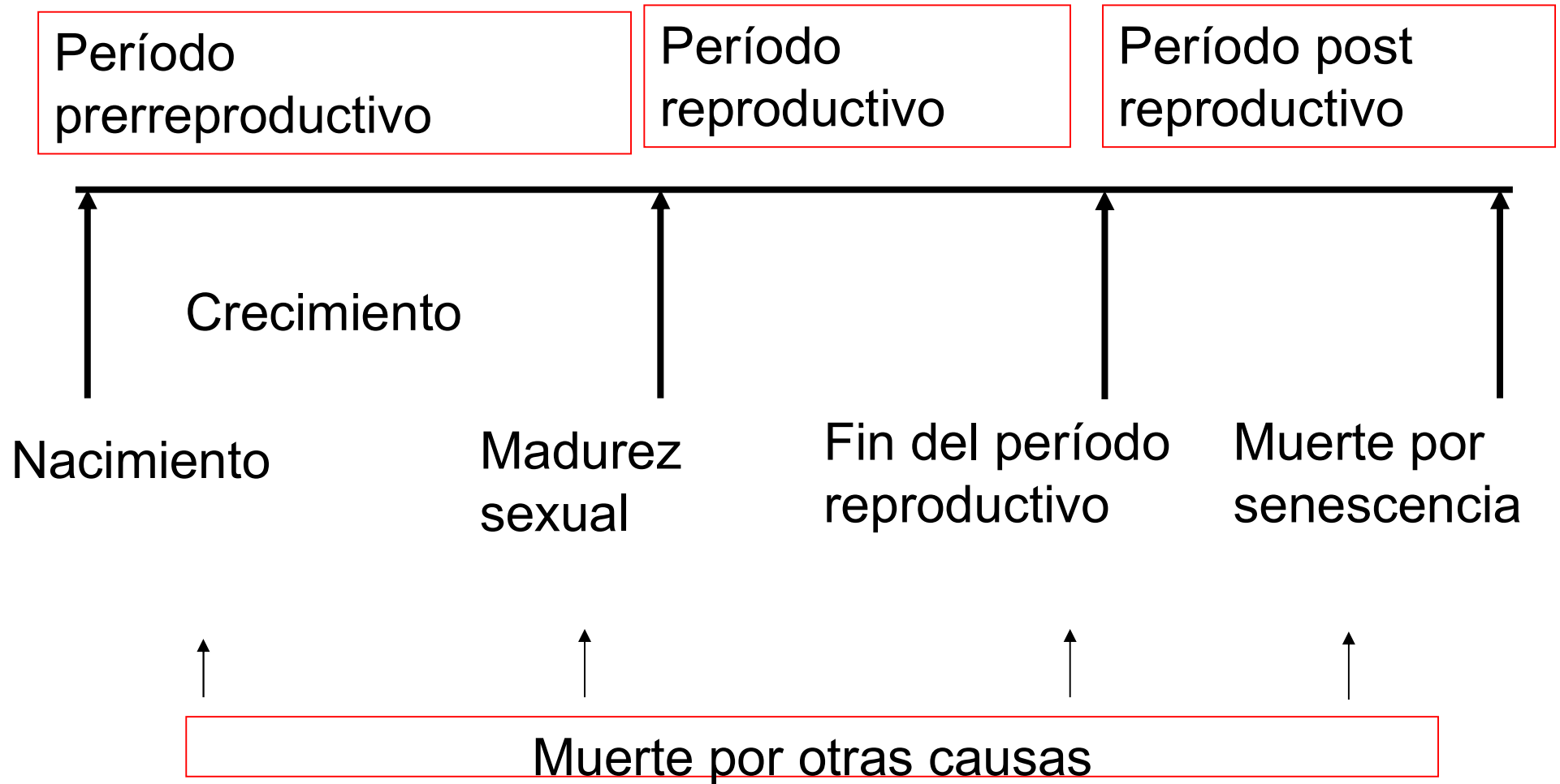
## Los individuos de la población no son todos iguales

- No todos se reproducen con la misma intensidad
- Tienen distintas probabilidades de morir
- Tienen distintas probabilidades de moverse

## ¿De qué dependen estas diferencias?

Edad, estadio, peso, tamaño, condición física

# Ciclos de vida



## Forma de representar lo que sucede a lo largo de la vida: Tabla de vida

El objetivo original fue estimar las probabilidades de muerte a distintas edades, para determinar montos de seguros

### Tabla de vida de cohortes

- Seguimiento de un número de individuos desde el nacimiento: **cohorte**
- Determinación de clases o estadíos
- Cuantificación de sobrevivientes a lo largo del tiempo
- Cuantificación de fecundidad a lo largo del tiempo



# LIFE TABLES FOR NATURAL POPULATIONS OF ANIMALS

BY EDWARD S. DEEVEY, JR.  
*Osborn Zoological Laboratory, Yale University*

(Contribution No. 384 from the Woods Hole Oceanographic Institution)

At sperat adulescens diu se victurum, quod sperare idem senex non potest. Insipienter sperat; quid enim stultius quam incerta pro certis habere, falsa pro veris?

—Cicero, *De Senectute*

## INTRODUCTION

THE certainty of death", remarks Sir Thomas Browne, "is attended with uncertainties, in time, manner, places." The same refrain, audible in classical authors from Horace to Hoffenstein, embodies immutable truth. But the rise of life insurance has taught us to ask the fatal question differently. We now substitute "probability" for "certainty," and have exchanged our fates for parameters of populations. The dictum of Galilei, "to measure what can be measured, to make measurable what can not be measured," has been applied to the product of Lachesis' loom, with interesting results.

There is no evidence that man's maximum life span has been lengthened a particle since antiquity. The celebrated cases of fantastic longevity, from Methuselah to Thomas Parr, do not withstand critical scrutiny. The mean length of life, however, differs widely among the races of men, is notably lower for most primitives than for civilized populations, and has been increasing by leaps and bounds in the United States during the last century. In ancient Rome, according to Macdonell's analysis (1913), the expectation of life at age 10 was an additional 22 years, compared to an additional 55 years for a male resident of the United States in 1929-31 (Dublin and Lotka, 1935).

The Romans, in fact, knew more about such matters than might be supposed from their superstition that "ten times twelve solar years were the term fixed for the life of man, beyond which the gods themselves had no power to prolong it; that

the fates had narrowed the span to thrice thirty years, and that fortune abridged even this period by a variety of chances, against which the protection of the gods was implored" (Hodge, 1857, cited from Niebuhr's *History of Rome*). A table showing the expectation of life at birth, at age 20, and at 5-year intervals thereafter, evidently based on real experience and intended for the computation of annuities, was in use in the third century A.D.; it is attributed to Ulpian (Trenerry, 1926). Even the Babylonians seem to have known about insurance contracts, though this does not necessarily imply any actuarial knowledge, and Horace's reference to "Babylonian numbers"—"Tu ne quaesieris (scire nefas) quem mihi, quem tibi finem dederint, Leuconoe, nec Babylonios temptaris numeros" (*Odes*, I: 11)—may mean more than he intended.

Having gained some idea of the limits circumscribing his own mortality, man has turned to look at the other animals. In 1935 Pearl and Miner, in their discussion of the comparative mortality of lower organisms, attempted to formulate a general theory of mortality. They quickly gave up the attempt upon realizing that the environmental determinants of life duration can not, at least as yet, be disentangled from such biological determinants as genetic constitution and rate of living. They ended with a plea for "more observational data, carefully and critically collected for different species of animals and plants, that will follow through the life history from birth to death of each individual in a cohort of statistically respectable magnitude." Thus by implication Pearl and Miner appealed to the ecologists, who for the most part have been busy elsewhere. Accounts of the conceptions and methodology of life tables have not yet found their way into textbooks of ecology, and while field naturalists have devoted increasing attention to the dynamics of natural populations

Cálculos de esperanza de vida 300 años DC. Aplicaciones a animales, mediados siglo XX



<b>X= estadío</b>	<b><math>a_x</math> = número de individuos en estadío x</b>	<b><math>l_x</math> = proporción de los individuos originales que sobreviven al inicio del estadío x</b>	<b>ax</b>
0	100	1	10000
1	90	0,9	9000
2	70	0,7	7000
3	10	0,1	1000

Dividimos tiempo en etapas discretas

Suponemos muertes en punto medio o fin de etapa

## Tabla de vida de cohorte

x	ax	lx	dx	qx
0	100	1	0,1	0,1
1	90	0,9	0,2	0,22
2	70	0,7	0,6	0,85
3	10	0,1	0,1	1

Los dx pueden sumarse: Qué proporción de los originales mueren en las edades 1 y 2?

$$d_1 + d_2 = 0,8.$$

- $lx = ax/a_0$  .Proporción de los iniciales que sobreviven hasta x
- $dx = (ax - ax+1)/a_0 = lx - lx+1$ . Proporción de los iniciales que mueren entre x y x+1.
- $qx = (ax - ax+1)/ax = (lx - lx+1)/lx = dx/lx$ . Proporción de los que iniciaron el intervalo x que mueren durante el intervalo

Los qx no son aditivos, tienen distinto denominador

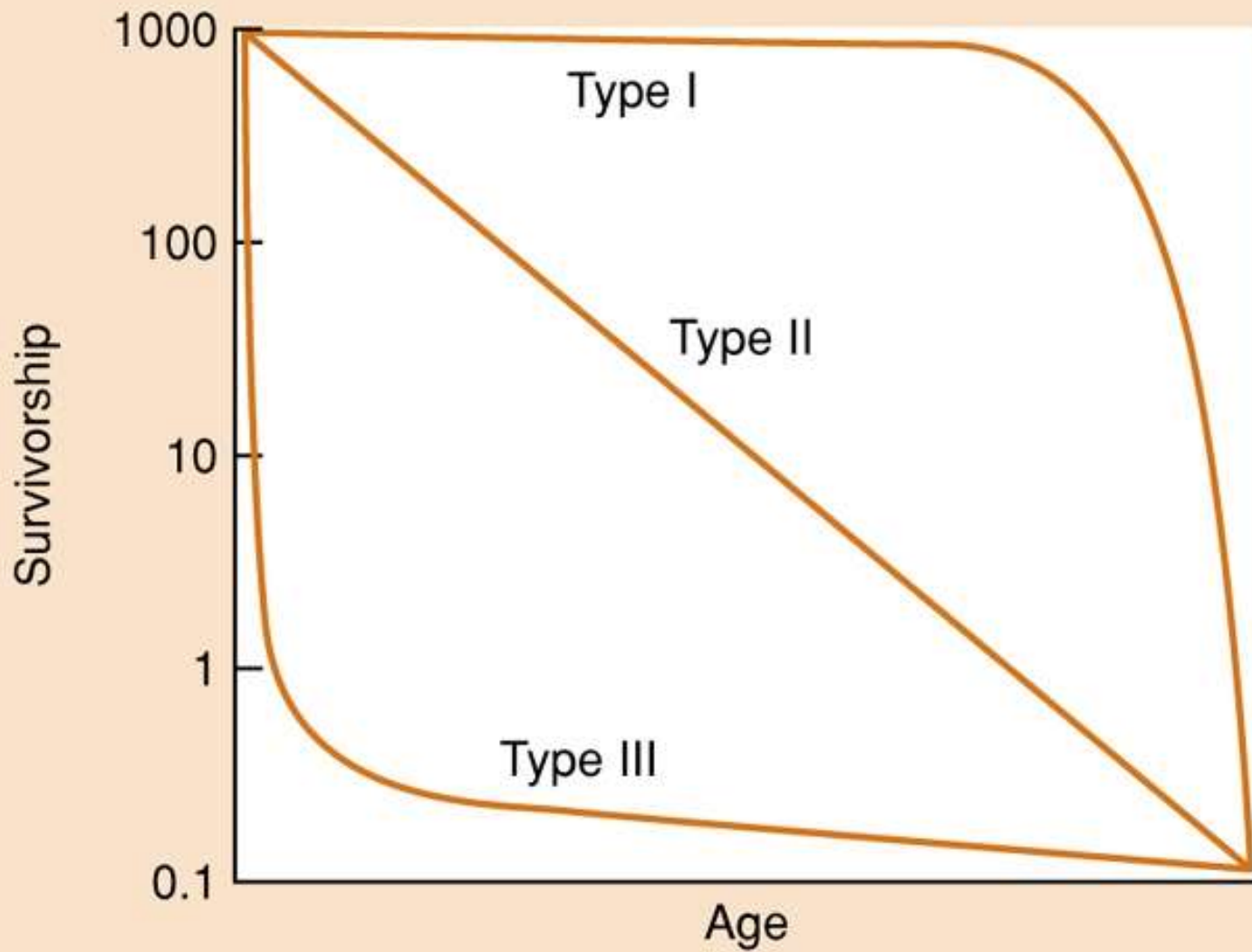
x	ax	lx	dx	qx
0	100	1	0,1	0,1
1	90	0,9	0,2	0,22
2	70	0,7	0,6	0,86
3	10	0,1	0,1	1

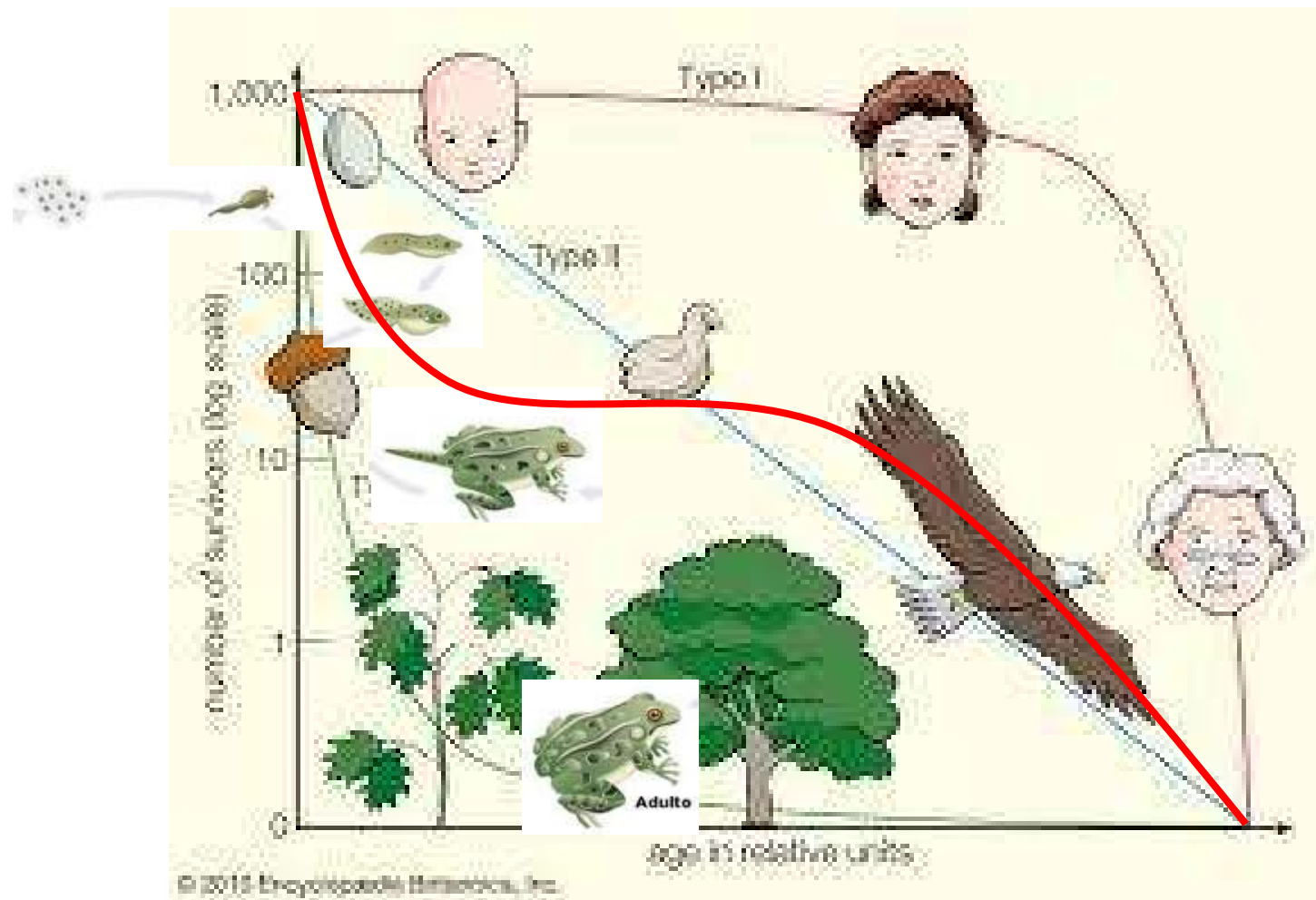
$\Sigma = 1$

La proporción de los iniciales que muere en el último intervalo es el 10%, pero es el 100% de los que llegaron al intervalo

Para saber la intensidad de la mortalidad en un período particular, ¿qué parámetro uso?

## Curvas de supervivencia, según Pearl 1928





**X****a x****lx****ex= esperanza de vida**

Cada edad dura 1 año

0

100

1

$$(1+0,9+0,7+0,1)/1= \mathbf{2,7}$$

4

$$(100+90+70+10)/100= 2,7$$

1

90

0,9

$$(0,9+ 0,7+ 0,1)/0,9= \mathbf{1,89}$$

3

$$(90+70+10)/90= 1,89$$

2

70

0,7

$$(0,7+0,1)/0,7= \mathbf{1,14}$$

2

$$(70+10)/70= 1,14$$

3

10

0,1

$$(0,1)/0,1= \mathbf{1}$$

1

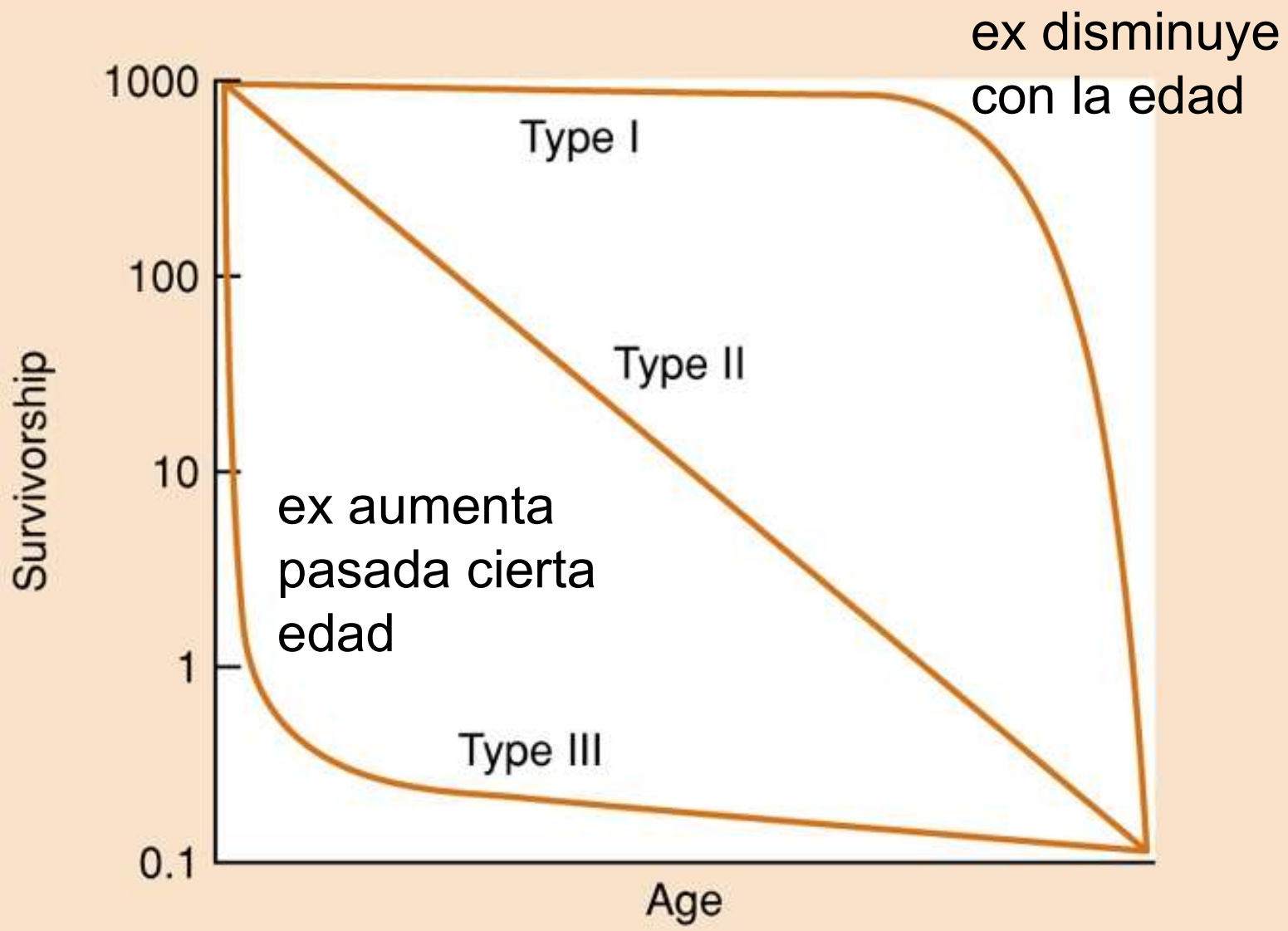
$$(10)/10= 1$$

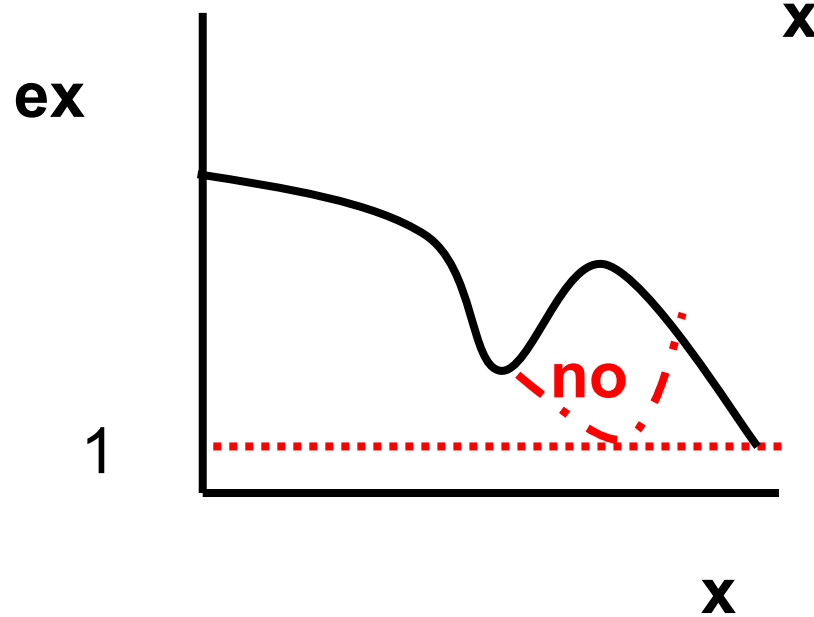
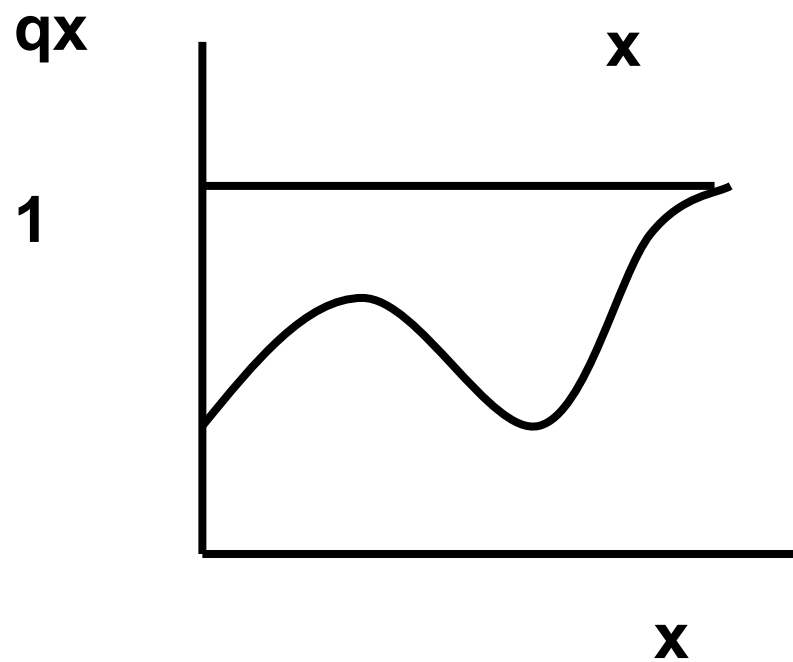
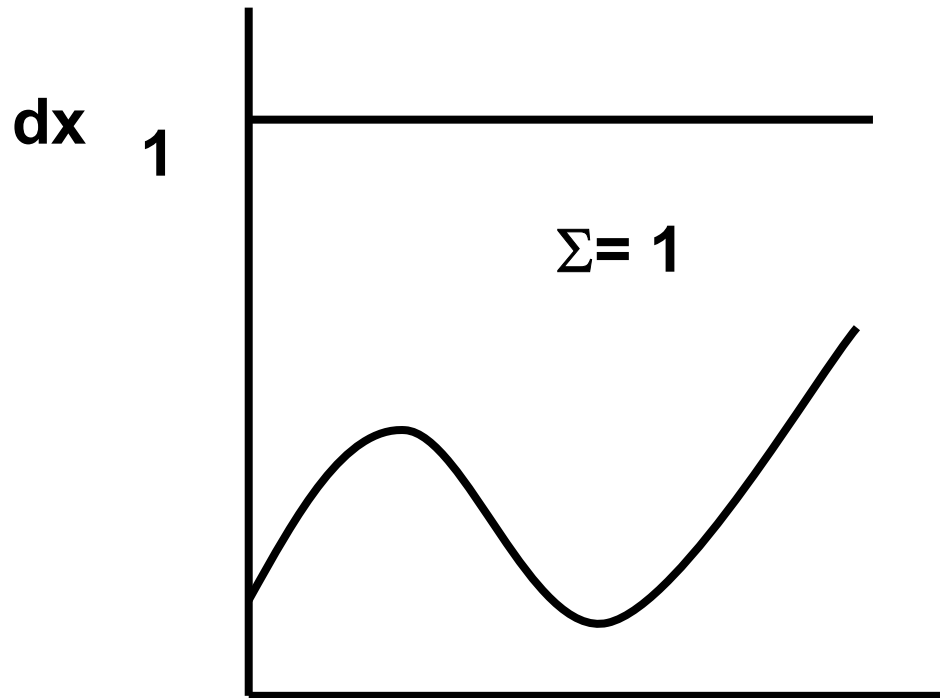
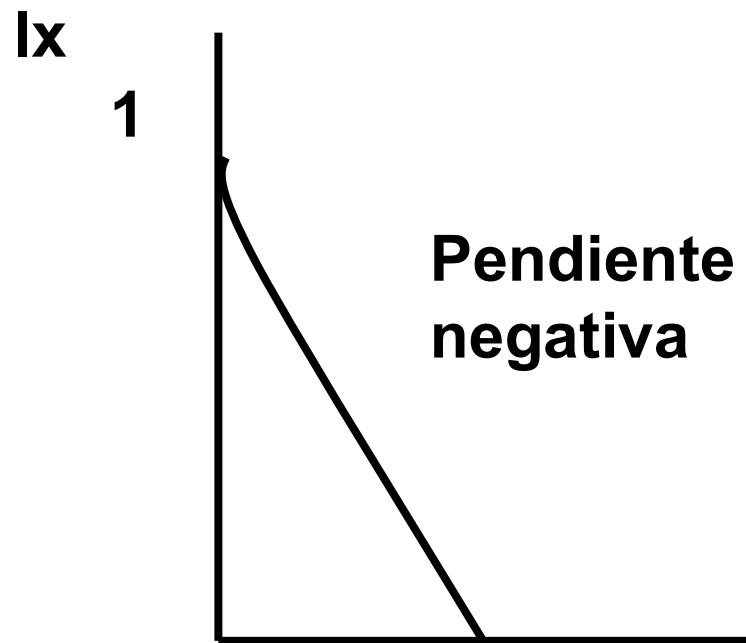
**Esperanza de vida:** cuánto tiempo resta por vivir en promedio a los individuos de la edad  $x = (\sum ly)/lx$  ly varía de x a última edad

<b>X</b>	<b>a x</b>	<b>lx</b>	<b>ex</b>	
				Cada edad dura 1 año
0	100	1	$(1+0,5+0,4+0,2)/1= 2,1$	4
1	50	0,5	$(0,5+ 0,4+ 0,2)/0,5= 2,2$	3
2	40	0,4	$(0,4+0,2)/0,4=1,5$	2
3	20	0,2	$(0,1)/0,1= 1$	1

**Esperanza de vida:** cuánto tiempo resta por vivir en promedio a los individuos de la edad  $x = (\sum ly)/lx$  ly varía de x a última edad







## Parámetros de reproducción

**$m_x$**  cantidad de crías promedio de los individuos durante edad  $x$

**$F_x$**  cantidad de crías totales de individuos durante edad  $x = l_x * m_x$

**$V_x$** = Valor reproductivo= cantidad de crías promedio que van a producir los individuos de edad  $x$  desde edad  $x$  hasta que mueran=  $\sum(l_y m_y)/l_x$  desde  $y=x$

**$V_x^*$** = Valor reproductivo residual= cantidad de crías promedio que van a producir los individuos de la edad  $x$  desde la edad  $x+1$  hasta que mueran=  $\sum(l_y m_y)/l_x$  desde  $y=x+1$

## Parámetros de reproducción

x	ax	lx	Fx	mx	lxmx
0	100	1	0	0	0
1	90	0,9	0	0	0
2	70	0,7	210	3	2,1
3	10	0,1	30	3	0,3

Cantidad de crías producida en cada edad, relativizada a  $a_0$

- $F_x$  = número total de crías producidas por individuos del estadio
- $m_x$  = número promedio de crías producidas por cada individuo del estadio

$R_0 = \sum l_x m_x$  = tasa de reemplazo básica = cuantos descendientes deja en promedio cada individuo de la cohorte

$$\sum l_x m_x = R_0 = 2,4$$

↓  
Cohorte más que se reemplaza

## Tasa de reemplazo básica de la cohorte

$R_0$  = cuantos descendientes promedio deja cada individuo de la cohorte por generación

$$N_{g1} = N_{g0} * R_0$$

$$N_{g2} = N_{g1} * R_0 = N_{g0} * R_0 * R_0 = N_{g0} * R_0^2$$

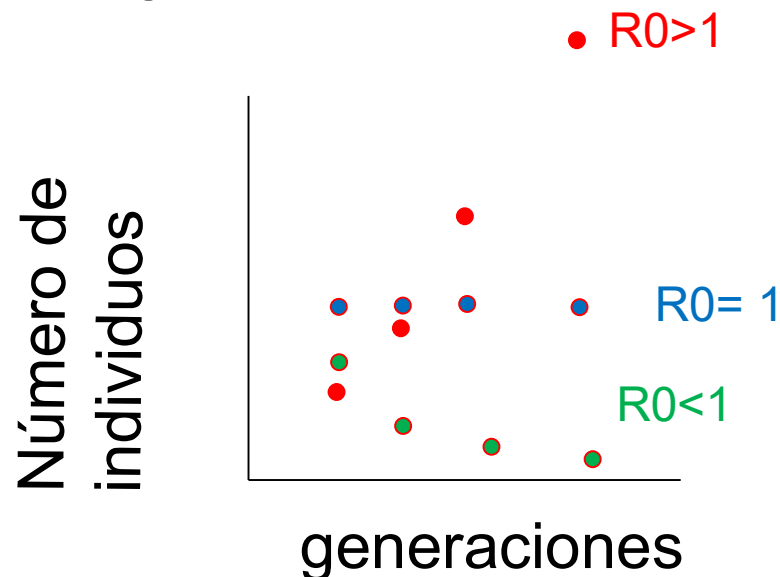
$$N_{g3} = N_{g2} * R_0 = N_{g1} * R_0^2 = N_{g0} * R_0^3$$

$$N_{gn} = N_{g0} * R_0^n$$

$R_0 = 1$  la cantidad de individuos es la misma a lo largo de las generaciones

$R_0 < 1$ , la cantidad de individuos disminuye a lo largo de las generaciones

$R_0 > 1$ , la cantidad de individuos aumenta a lo largo de las generaciones



## Cálculo del tiempo generacional a partir de la tabla de vida

Tiempo generacional: cuanto tiempo transcurre, en promedio, entre el nacimiento de una madre y su cría: promedio ponderado de la edad en que la madre tiene las crías

<b>x</b>	<b>lx</b>	<b>mx</b>	<b>lxmx</b>	<b>Xlxmx</b>	<b>Fi (lxmx)</b>	<b>edad</b>
0	1	0	0	0	0	0
1	0,9	0	0	0	0	1
2	0,7	3	2,1	<b>2 x 0,7 x 3 = 4,2</b>	2,1	2
3	0,1	3	0,3	<b>3 x 0,1 x 3 = 0,9</b>	0,3	3
			<b>Σ = 2,4</b>	<b>Σ = 5,1</b>		

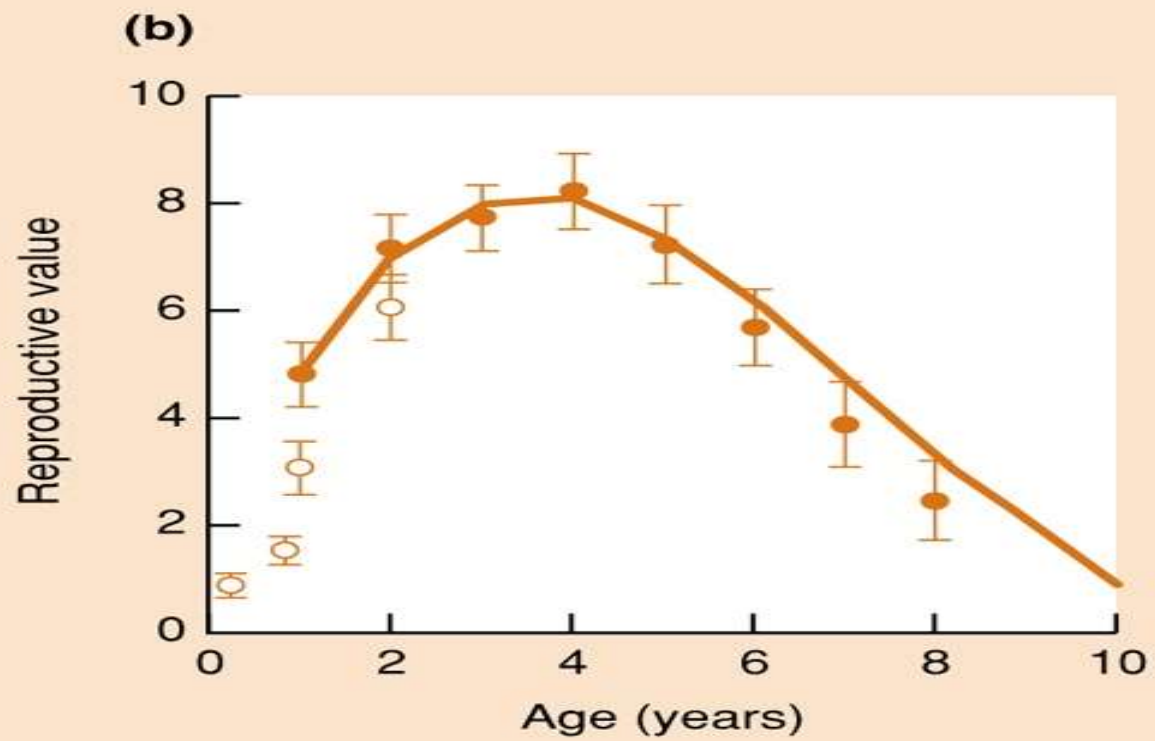
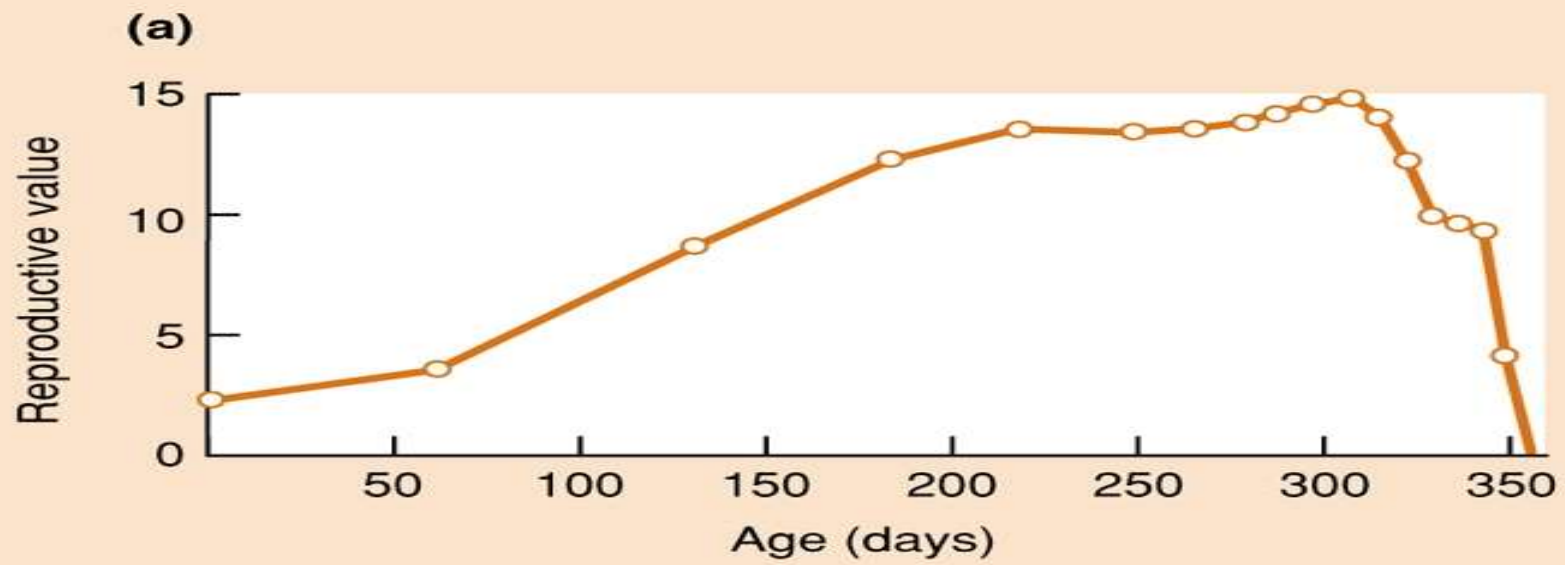
$$T = \frac{\sum Xlxmx}{\sum lxmx} = \frac{5,1}{2,4} = 2,125$$

**Parámetros de reproducción= valor reproductivo. Cuantas crías produce un individuo de edad x a lo largo del resto de su vida**

<b>x</b>	<b>lx</b>	<b>mx</b>	<b>lxmx</b>	<b>Vx</b>
0	1	0	0	$(1*0+0,9*0+0,7*3+0,1*3)/1=2,4$
1	0,9	0	0	$(0,9*0+0,7*3+0,1*3)/0,9=2,67$
2	0,7	3	2,1	$(0,7*3+0,1*3)/0,7 =3,42$
3	0,1	3	0,3	$(0,1*3)/0,1= 3$

Valor reproductivo=  $Vx = (\sum(l_y m_y))/l_x$  o  $\sum(l_y/l_x)m_y$  para  $y = x$  hasta  $y = \text{último estadio}$



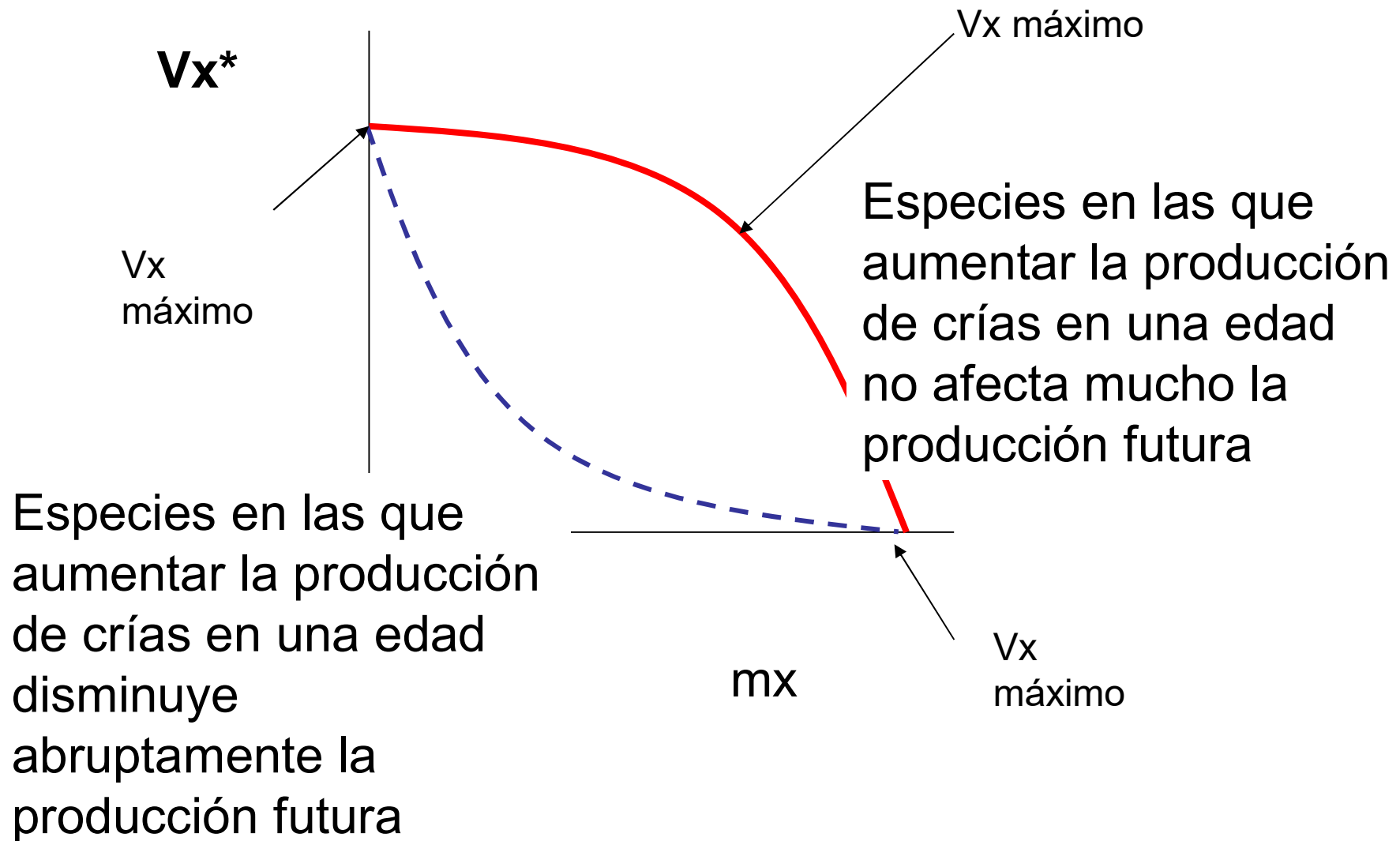


**Parámetros de reproducción: valor reproductivo residual.  
Cuántas crías produce un individuo de edad x a partir de la edad x+1 y hasta el final de su vida**

x	lx	mx	lxmx	Vx residual
0	1	0	0	$(0,9*0+0,7*3+ 0,1*3)/1=2,4$
1	0,9	0	0	$(2,1+0,3)/0,9=2,66$
2	0,7	3	2,1	<u><math>0,3/0,7=0,42</math></u>
3	0,1	3	0,3	0

**Valor reproductivo residual** =  $\Sigma(l_y * m_y)/l_x$  desde  $y= x +1$  hasta  $y=$  último estadio

$$V_x = m_x + V_x^* = \text{reproducción actual} + \text{futura}$$



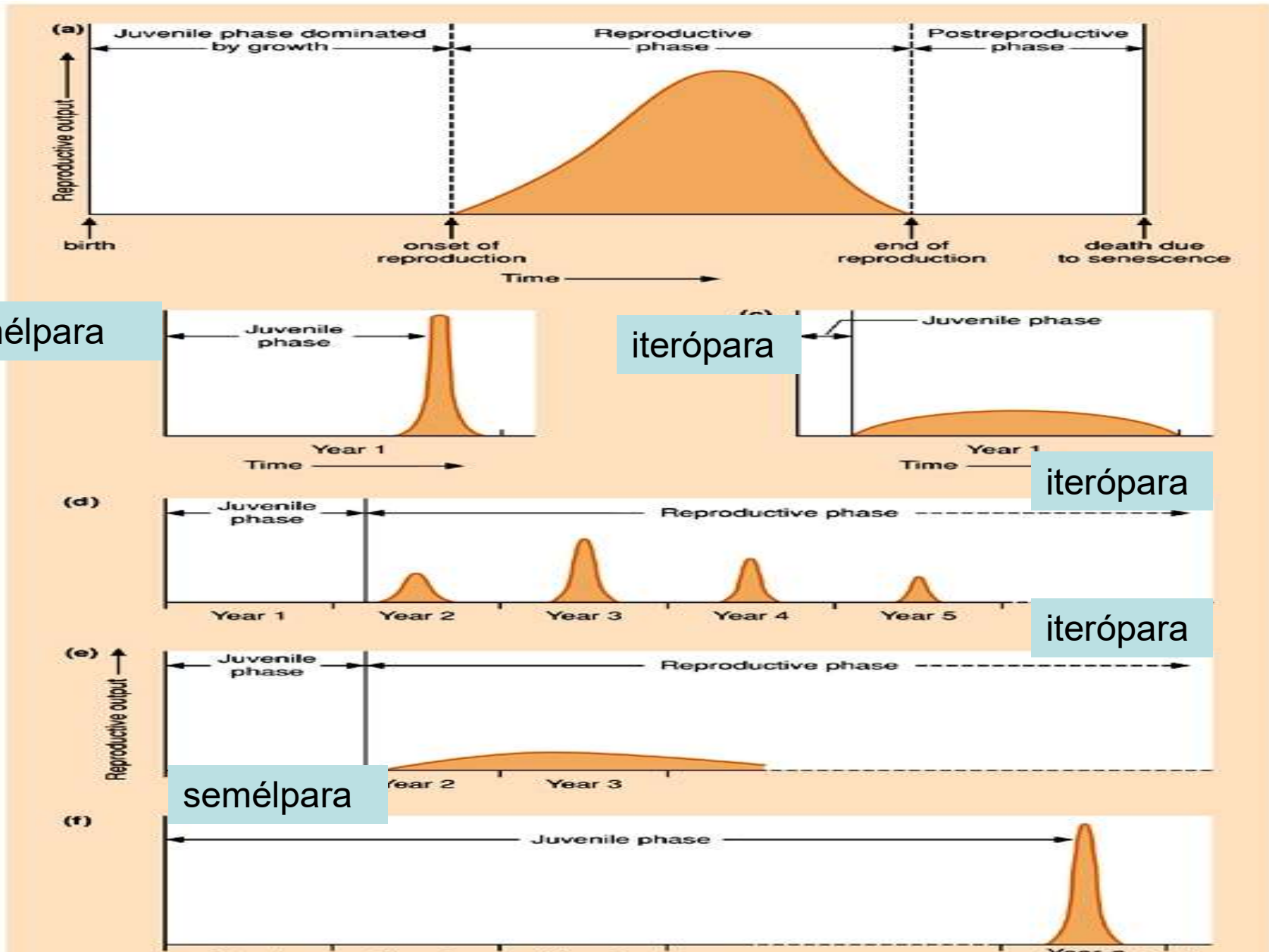
Especies semélparas= reproducción concentrada en un breve período de tiempo, después de reproducirse los adultos mueren

- Alto costo de reproducción en términos de supervivencia
- Sincronización con momento favorable para la cría

Especies iteróparas= esfuerzo reproductivo repartido a lo largo del tiempo

- Menor costo de reproducción en términos de supervivencia
- Reparto de producción de crías a lo largo del tiempo= variabilidad en las condiciones y recursos no predecible (no se ponen todos los huevos en la misma canasta) o condiciones buenas todo el tiempo.

# Ciclos de vida y estrategias de historia de vida (Begon, Harper & Townsend 2006)



Floración de caña colihue en Bariloche. Después mueren



*Oligoryzomys longicaudatus*. Reservorio de hantavirus. Su incremento se asocia a la floración de la caña



Agave. Vive muchos años sin florecer, después de la producción de semillas muere



Salmón rosado. Vive muchos años en el mar, migra a ríos, se reproduce y muere



*Antechinus stuartii*. Marsupial cuyos machos mueren luego de la primer reproducción

De acuerdo al patrón de reproducción una población puede tener una o varias cohortes en un tiempo determinado

Generaciones no superpuestas

1 sola cohorte por vez

x	t1	t2	t3	t4	t5
0	50				50
1		40			
2			20		
3				10	

Reproducción discontinua, adultos mueren después de reproducirse

Generaciones superpuestas

Varias cohortes coexisten

x	t1	t2	t3	t4	t5
0	50	50	50	50	50
1	40	40	40	40	40
2	20	20	20	20	20
3	10	10	10	10	10

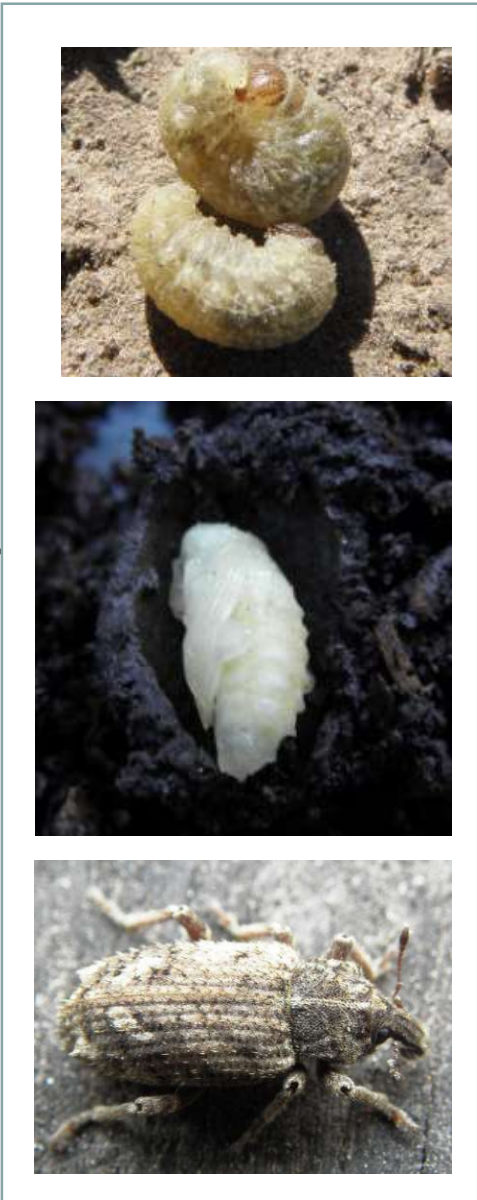
Reproducción continua, adultos coexisten con las crías



Una generación por vez

Varias generaciones coexisten

tiempo



Bicho moro



Mosca de la fruta

t	x	lx	mx
0	0	1	0
1	1	0,8	1
2	2	0,4	1
3	3	0,2	1

Tabla de vida horizontal

Se sigue una cohorte a lo largo del tiempo

t-1	t		
lx	x	lx	mx
1	0	1	0
0,8	1	0,8	1
0,4	2	0,4	1
0,2	3	0,2	1

Tabla de vida vertical

Varias cohortes

Cada clase de edad pertenece a una cohorte distinta

## Tabla de vida vertical o estática

- En vez de seguir una cohorte se analiza la estructura de la población en un momento: se usa cuando hay superposición de generaciones
- Se supone que la mortalidad y fecundidad específicas por edades son constantes a lo largo del tiempo
- Todas las cohortes se comportan de la misma manera

Edad (x)

9									0,0005											0,0004	
									0											3	
8									0,0012										0,0004		0,0008
									0										0,78		3
7	0,0016								0,0015	0,0028									0,0009		0,0013
	0								0	0									0,58		3
6	0,0018								0,0038										0,0017		0,0018
	3								0,92										0,78		3
5	0								0,0018	0,009	0,0103								0,005		0,0022
	0								0	1,9	1,15								0,5		3
4	0								0,0018	0,012		0,0174	0,009						0,0027		
	0								0	3		0,78							0		
3	0								0,015			0,0181							0,0032		
	0								2,85			2,9							0		
2	0,0078								0,0168	0,0053		0,0266	0,0929						0,0366		
	0								2,5	0		6,2	2,3						0		
1	0,094	0,018							0,0176	0,0266		0,1003	0,0903								
	0	0,61							0	0		0	0								
0	0,02								0,034			0,1581									
	0											0									
mes	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A											

Mayo					
Mes	Densidad camada	$l_x$	$l_x m_x$	$L_x$	$e_x$
4					
5	0.1581*	1	0	0.808	1.4
6	0.0973*	0.616	0	0.423	1.0
7	0.0366	0.231	0	0.125	0.8
8	0.0032	0.0202	0	0.018	3.4
9	0.0027*	0.0171	0	0.015	2.9
10	0.0022*	0.0139	0.0417	0.013	2.5
11	0.0018*	0.0111	0.0312	0.010	1.9
12	0.0013*	0.0082	0.0246	0.007	1.4
1	0.0008	0.0052	0.0153	0.004	1
2	0.0004	0.0025	0.0075	0.001	0.5

Tablas de vida del *ratón Calomys laucha* siguiendo una cohorte (febrero y mayo) o según la estructura de edades

$$R_0 = 0.1233$$

$$T = 8.11$$

Historias de vida: Lo que sucede a lo largo de la vida de los individuos

Desarrollo, crecimiento

Madurez Sexual

Reproducción: cuántos eventos, cuántas crías, tamaño crías

Supervivencia de adultos y crías

La selección natural tiende a aumentar la proporción de los caracteres de historia de vida que aumentan la producción de progenie.

Parámetros:  $r$ ,  $R_0$ ,  $V_0$  (valor reproductivo al nacer)

## Caracteres de las historias de vida

Tamaño al nacer

grande

Patrón de crecimiento

Rápido y mucho tiempo

Edad de madurez sexual

joven

Tamaño a la madurez sexual

grande

Número, tamaño, y sexo de las crías

Muchas, grandes

Reproducción específica por edades

máxima

Número de eventos reproductivos

muchos

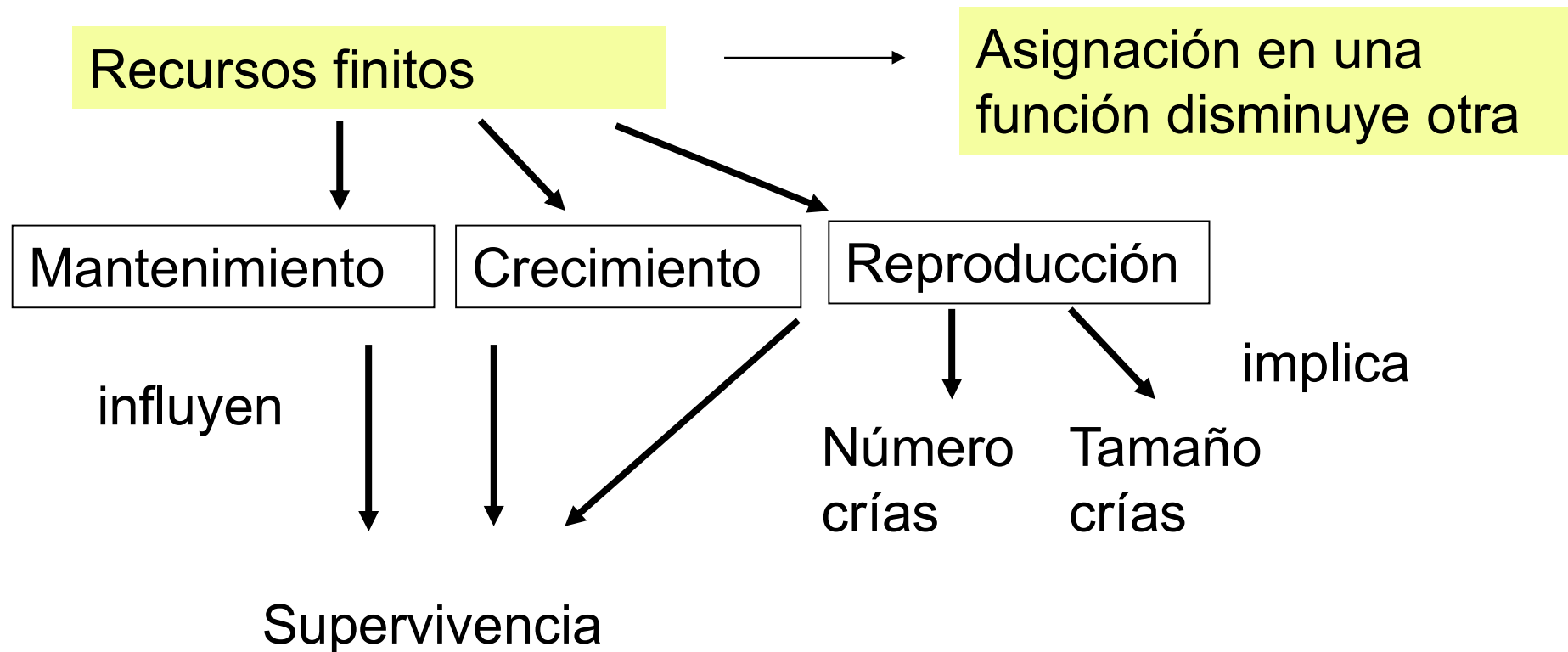
Mortalidad específica por edades

baja

Longevidad

larga

¿Es posible presentar las características óptimas en todos los caracteres?



Hay una relación entre los distintos caracteres de historia de vida

Hay una relación entre los distintos caracteres de historia de vida

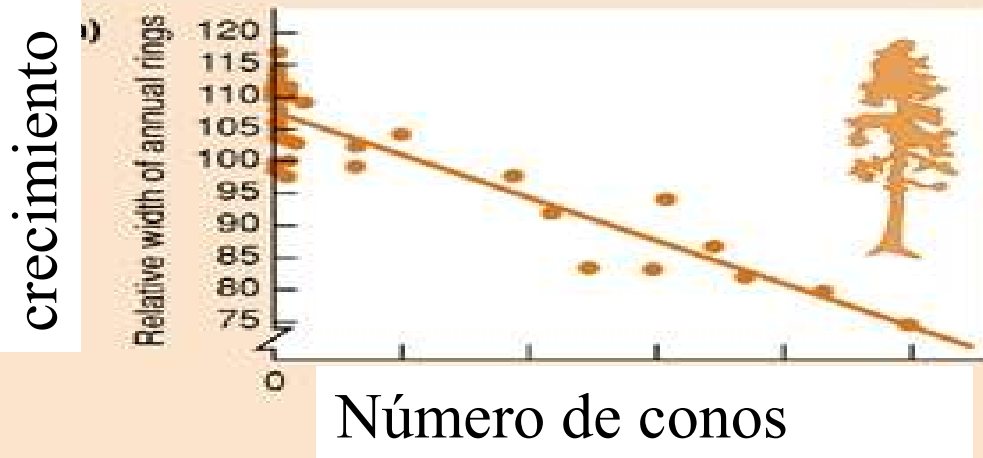
La selección favorece combinaciones de caracteres

### Alternativas

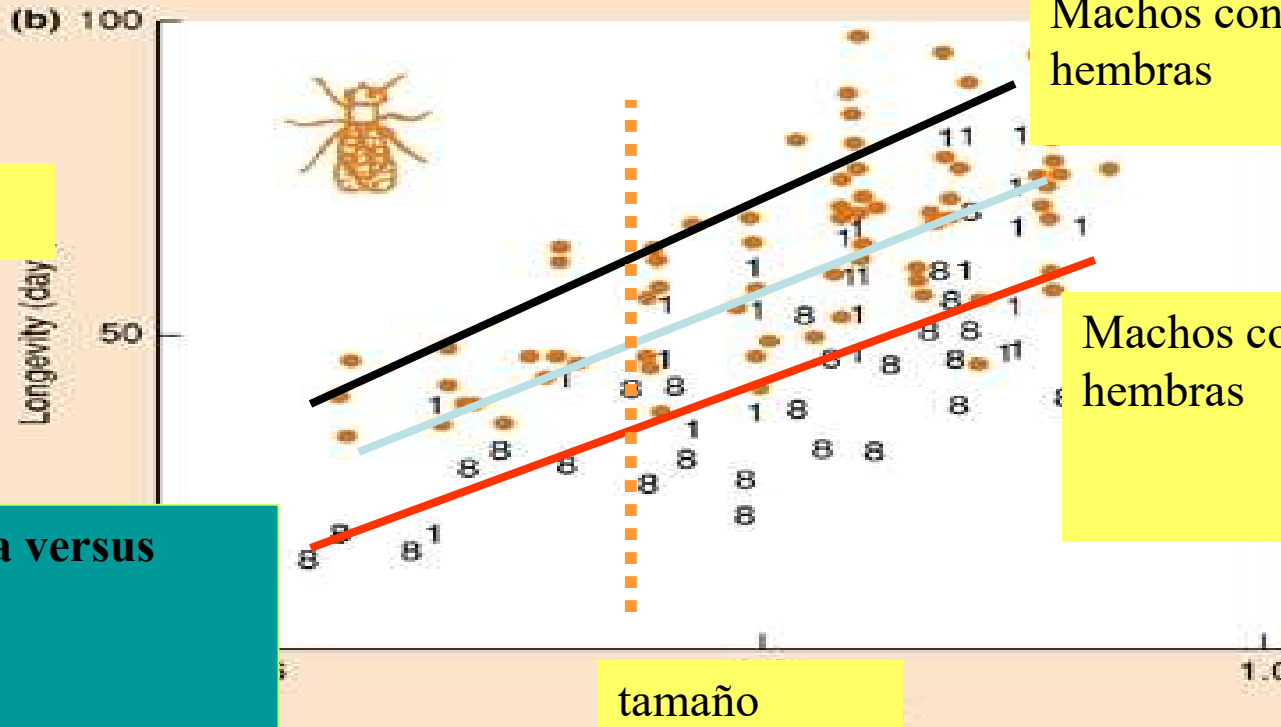
- Reproducción versus crecimiento
- Reproducción versus supervivencia
- Reproducción actual versus reproducción futura
- Número versus tamaño de las crías (mayor tamaño asociado a mayor fitness)



# Ejemplo de relaciones entre caracteres



**Crecimiento vs reproducción**



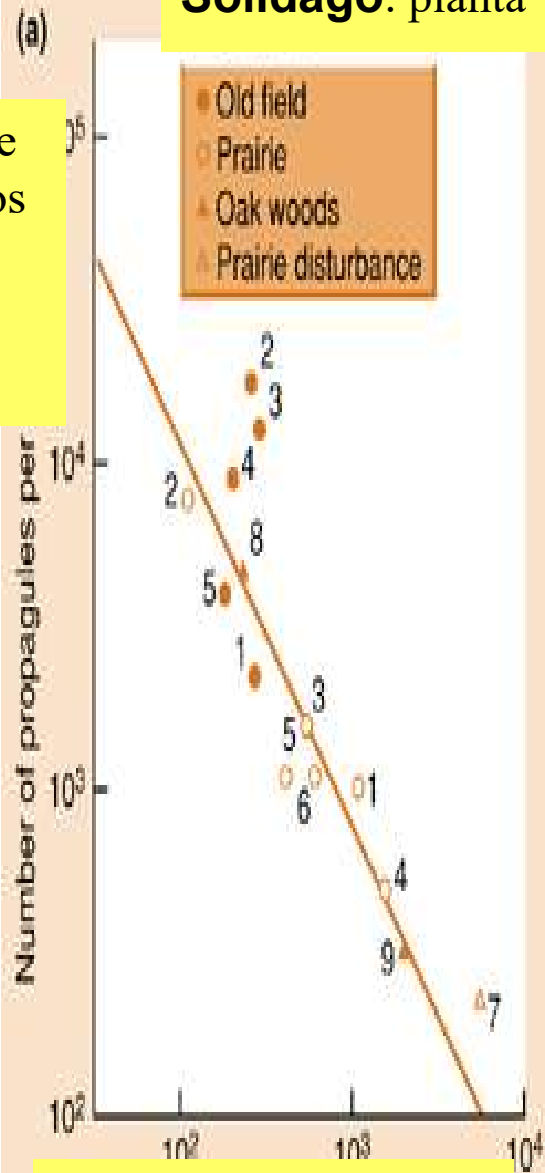
Machos con pocas hembras

Machos con muchas hembras

**Supervivencia versus reproducción**

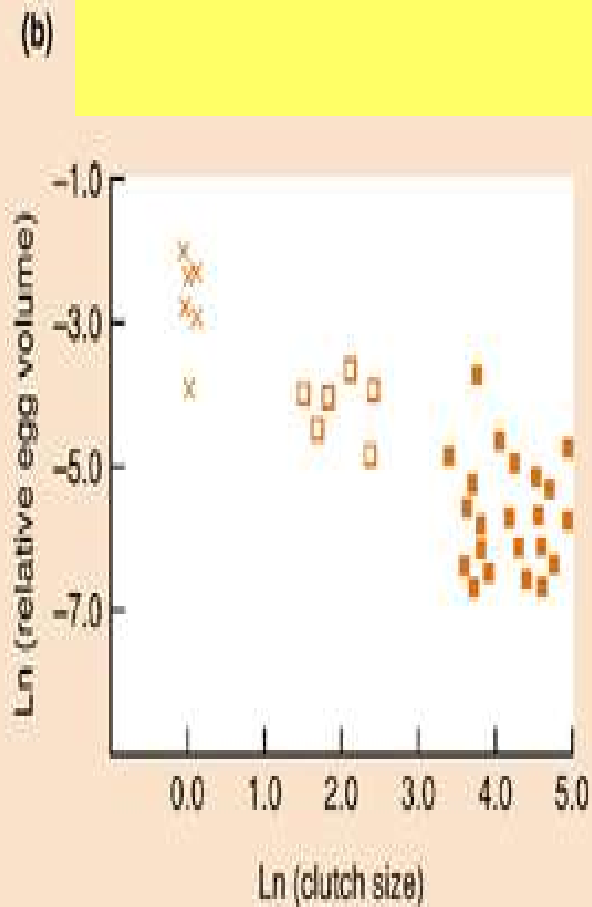
**Solidago: planta**

número de propagulos



Peso promedio propagulos

Volumen huevos vs cantidad de huevos en moscas



Tamaño versus número de crías

# Relación entre estrategias de historia de vida y los hábitats

Estrategias r y K. Mac Arthur y Wilson (1967)

## Ambiente

- Inestable
- Impredecible
- Recursos y condiciones varían
- Alta probabilidad de morir para adultos
- Alta probabilidad de morir para crías

## Estrategia

- Capacidad de reproducirse rápido
- Gran número de crías chicas
- Poca inversión en cuidado de crías
- Edad de madurez baja
- Abundancia variable. Especies irruptivas

“r” se selecciona por una alta tasa de incremento

## **Ambiente**

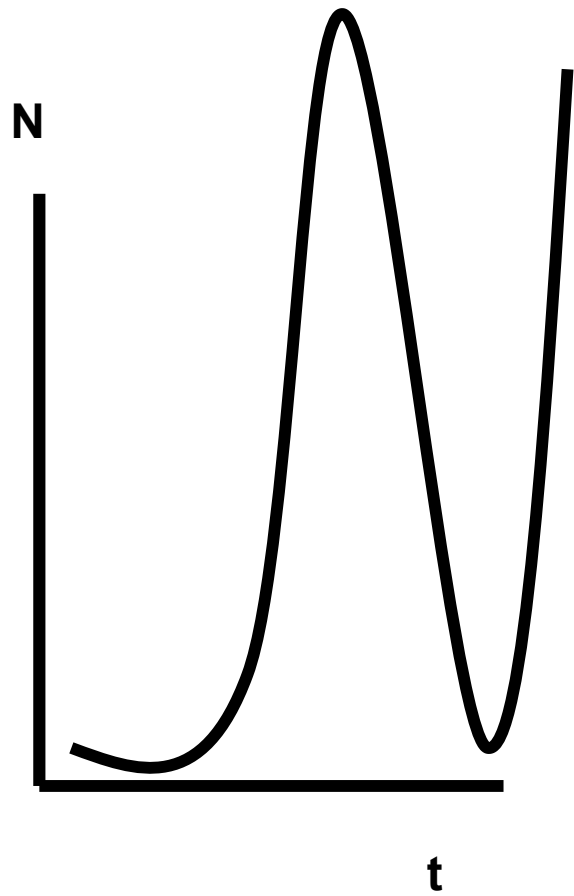
- **Estable**
- **Predecible**
- **Recursos y condiciones constantes**
- **Alta competencia**
- **Supervivencia de adultos depende del tamaño**
- **Supervivencia crías depende de tamaño y cuidado**
- **Mortalidad y natalidad dependientes de la densidad**

## **Estrategia**

- **Reproducción lenta**
  - **Pocas crías grandes**
  - **Alta inversión en cuidado de crías**
  - **Edad de madurez alta**
  - **Iteroparidad**
  - **Abundancia en equilibrio**
- “K” estrategias.  
Seleccionadas para tener éxito en un ambiente con competencia, estable.**

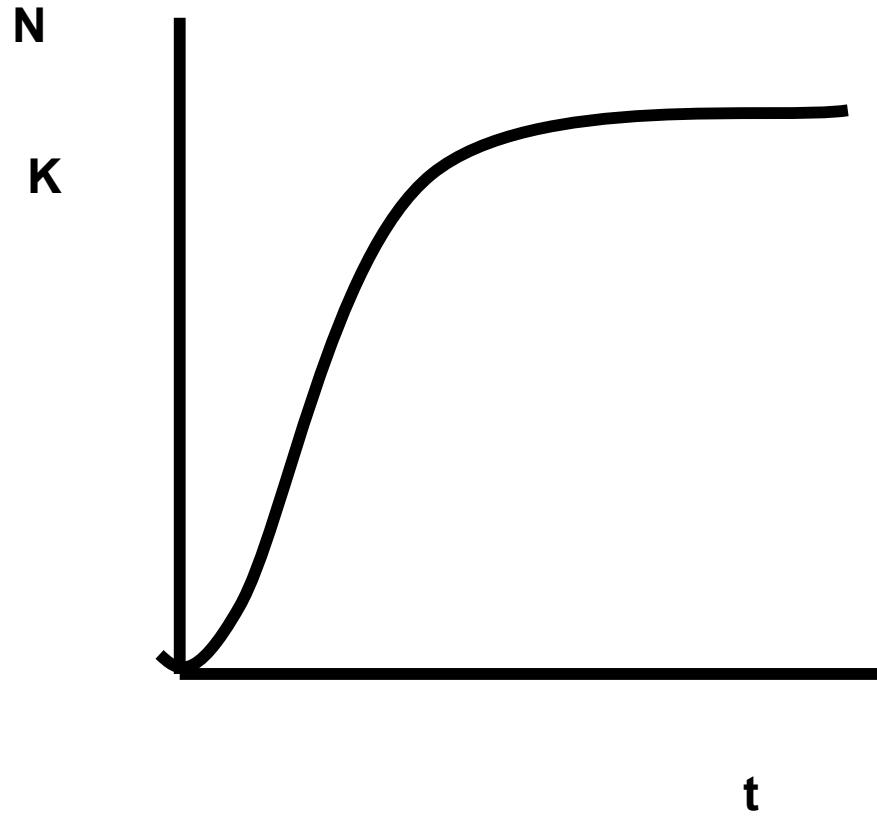
## Especies r

Crecimiento irruptivo



## Especies K

Crecimiento hacia equilibrio



# Inversión en reproducción y número de crías según los hábitats. Clasificación de hábitats . Sibly y Calow

## S

- Alta supervivencia de crías
- Baja supervivencia de crías

Influye sobre inversión en reproducción: mayor inversión si sobreviven más

## G

- Rápido crecimiento de crías
- Crecimiento lento de crías

Influye sobre tamaño de crías al nacer: mayor velocidad de crecimiento permite menor tamaño al nacer

Tamaño influye sobre número

**Inversión en reproducción y número de crías según los hábitats.  
Clasificación de hábitats . Sibly y Calow**

<b>G</b>	<b>Alto</b>	Inversión total baja peso bajo n intermedio	Inversión total alta peso bajo n muy alto
	<b>Bajo</b>	Inversión total baja peso alto n bajo	Inversión total alta peso alto n intermedio
		<b>Baja</b>	<b>Alta</b>
		<b>S</b>	

# Clasificación de estrategias de historias de vida (Grime 1979), extraído de Molles & Sher (2019)

**Stress:** limita  
crecimiento

**Disturbio:** remueve  
biomasa

