

# MODELOS SIMPLES DE CRECIMIENTO POBLACIONAL DESDE LA PERSPECTIVA DE FLUJOS-RESERVORIOS EN LA PLATAFORMA STELLA COMO HERRAMIENTA PARA VISUALIZAR ELEMENTOS QUE REGULAN LOS SISTEMAS DINÁMICOS

Israel Medina-Gómez

Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Mérida; Tablaje Catastral N°6998, Carretera Mérida-Tetz km. 4.5, Municipio de Ucú, Yucatán, México, C. P. 97357

imedgomez@gmail.com

## RESUMEN

El paradigma de desarrollo en curso para muchas poblaciones humanas implica una propagación a expensas del ambiente natural, coincidente con la extinción de las funciones que soportan la integridad funcional de dichos ecosistemas. Los modelos de crecimiento han probado su utilidad en encontrar un equilibrio entre estos procesos, aparentemente excluyentes uno de otro. Sin embargo, cierta dificultad para entender y manejar de manera amplia este tipo de representaciones abstractas ha impedido su amplia adopción en la resolución de problemáticas actuales, conducentes a advertir y ajustar límites al crecimiento, evitando tendencias no sostenibles. El objetivo del presente estudio es examinar mediante el sistema STELLA<sup>(R)</sup> los fundamentos de algunos modelos sencillos de crecimiento poblacional de larga tradición en la biología: lineal, exponencial y logístico. Con base en una perspectiva de flujos y reservorios, se pretende apoyar la comprensión de estos modelos y contribuir a consolidar un marco conceptual indispensable para el análisis crítico de los cambios en poblaciones silvestres. Al mismo tiempo, es importante estar conscientes de los supuestos y limitaciones que esta experiencia puede conllevar. Finalmente, se demuestra cómo un modelo relativamente complejo de poblaciones estructuradas puede simplificarse, tanto en su construcción como en su funcionamiento, si se lo encuadra en la perspectiva de flujos y reservorios, sin perder su capacidad para dar predicciones provisionales y con la ventaja adicional de ser un instrumento pedagógico.

**Palabras clave:** Sustentabilidad, crecimiento, modelos, recursos, formación educativa.

## ABSTRACT

*Classic growth models in biology were developed to provide a conceptual framework for critical assessment of wild populations' changes. By leveraging this body of knowledge, it is intended to understand current trends in human population development, very often at the expense of an increasing severity in the ecosystem's disturbance regime. Such a dynamic modeling approach will enhance our capability to solve sustainability issues ubiquitously experienced in today's cities and along the rural/urban interface. This paper focuses on offering the students with flexible analytical tools, contributing to their overall pedagogical formation and encouraging them to be at the forefront of discussion panels tackling current challenges regarding growth limits and untenable expansion schemes. Such an informed background improves the cities inhabitants' ability to engage in an assertive and impactful participation to overcome resource depletion in the face of climate change, while paying attention to key local-scale processes.*

**Keywords:** Sustainability, growth, models, resources, pedagogic formation.

## INTRODUCCIÓN

Es urgente una revisión crítica del esquema de crecimiento actual de las poblaciones humanas bajo una óptica de sostenibilidad que prevea el impacto que generará en el entorno ambiental. Este postulado ofrece una oportunidad para la reflexión sobre la viabilidad de nuestras poblaciones a escala local, al tiempo que brinda también un marco analítico para vislumbrar posibles vías de adaptabilidad en el umbral del cambio climático. Esta tendencia global someterá a los sistemas artificiales y naturales a una serie de perturbaciones que pondrá a prueba nuestra sobrevivencia en la era del antropoceno.

Cabe hacer aquí una distinción entre los tipos de sistemas antes mencionados. Los sistemas artificiales se caracterizan porque la infraestructura humana se implementa sin vislumbrar la alteración sobre ciclos fundamentales (agua, carbono, nutrientes). Los sistemas naturales, por su parte, son aquellos donde los procesos en curso han sido moldeados por patrones históricos que definen el estado de salud y la integridad del conjunto de ecosistemas que los constituyen. En síntesis, este último tipo de sistema se establece sobre una serie de efectos acumulados materializados en tasas y magnitudes cuyos patrones modulan trayectorias de largo plazo, mientras que en los sistemas artificiales se suele ignorar el régimen de perturbaciones en favor de un desarrollo acelerado, en el cual usualmente se carece de visión a largo plazo.

Algunas experiencias recientes se han adelantado a aquellas proyecciones de corto y mediano plazo, la cuales solían reconocer efectos perniciosos en la calidad de vida de las poblaciones humanas, directamente derivados del cambio climático, en virtud de emergencias sanitarias asociadas con el incremento de enfermedades infecciosas y deterioro de la salud por el empobrecimiento en la calidad del aire. De igual modo, el estrés térmico a consecuencia de altas temperaturas está ligado con alteraciones del ciclo hidrológico.

Las implicaciones que supone esta ruptura en los flujos y reservorios de ciclos biogeoquímicos fundamentales no se conocen a cabalidad en muchos casos. Por otra parte, la amenaza que pudiera agredir la seguridad alimentaria es una preocupación latente. Con todo, el sistema acoplado océano-atmósfera regula perturbaciones del ciclo del agua mediante mecanismos de retroalimentación y, con ello, tiene la capacidad de modular las oscilaciones climatológicas interanuales asociadas con patrones de la temperatura global (El Niño-Oscilación del Sur). Sin embargo, ya se proyecta un costo entre 2-4 x10<sup>9</sup> U.S dólares por estragos directos en salud humana, con mayor vulnerabilidad para regiones del planeta en vías de desarrollo, expuestas a pésimas condiciones de infraestructura y educación sanitaria (WHO, 2023).

Pese a que la capacidad de ruptura ambiental no es homogénea entre las poblaciones del mundo, y por ello el cambio climático no debe reducirse a argumentos puramente demográficos, el entorno prevaleciente exige revisar las tendencias de desarrollo, en las cuales la economía se basa en el consumo indiscriminado de recursos naturales, sin reparo de las externalidades (costos transferidos a grupos sociales diferentes de aquellos que los generaron, o a generaciones futuras) que acumule el medio ambiente.

Este replanteamiento a favor de esquemas sustentables habrá de privilegiar un crecimiento de las poblaciones humanas acoplado con la función y estructura del entorno natural. De acuerdo con lo anterior, esta antítesis del método actual se enfoca en fomentar procesos que refuercen la integridad de los ecosistemas y en evaluar los numerosos cambios que registren las poblaciones silvestres, contrastando con la tendencia de crecer a expensas de ellos sin reponer lo tomado.

Eventos recientes hacen cada vez más difícil ignorar las voces de alarma que ya se manifestaban a mediados del siglo pasado, concernientes al ascenso de los niveles de dióxido de carbono en nuestra atmósfera y al hecho de que dicho patrón estaba asociado con actividad antrópica (Mcleod *et al.*, 2011). La noción de límites al crecimiento de la población humana fue examinada hace ya más de cinco décadas por el grupo Instituto de Tecnología de Massachusetts en uno de los trabajos clásicos sobre el tema (Meadows *et al.*, 1972).

## PROPUESTA

La enseñanza de las matemáticas y la estadística en instituciones de educación superior experimenta una evolución continua, en consonancia con los desafíos que surgen de la relación entre humanos y naturaleza. Este escenario implica un contexto cambiante de forzamientos sobre los sistemas socio-ecológicos, de los cuales formamos parte. Considerar la aproximación de modelos dinámicos complementaría la formación del alumnado en facultades de ciencias de la Tierra porque se aprovecharía la perspectiva para el análisis de sistemas para la interpretación objetiva de sus respuestas.

El servicio que han prestado las técnicas estadísticas y las funciones matemáticas a la descripción, análisis y predicción del comportamiento de estos sistemas es vasto. La obra de autores como Margalef (1977), May (1973), Mayr (2016) y Odum (2006) es esencial y conforma la integración de diferentes áreas de la ciencia para presentar un amplio panorama que facilite la explicación de procesos complejos, al mismo tiempo que ofrece un marco coherente para evaluar posibles soluciones a aspectos elusivos del funcionamiento de los sistemas ecológicos.

El uso de modelos ecológicos puede llenar los vacíos que la interdisciplinariedad pueda llegar a generar, así como establece las bases de un enfoque transdisciplinario que presente un *corpus* conceptual con premisas comunes sobre el sistema complejo en estudio. Los cuerpos colegiados y las instituciones de educación superior de la región participan del mismo.

La justificación del presente estudio es la necesidad de participación de diferentes sectores de la sociedad que comprendan y se interesen por la naturaleza dinámica de los ecosistemas que se localizan no sólo a lo largo del paisaje silvestre, sino en los alrededores de las áreas urbanas que las mismas sociedades habitan.

Esta propuesta parte de una exposición de los fundamentos de modelos clásicos empleados en biología (modelo lineal, crecimiento exponencial y logístico), al igual que sus limitaciones y su relación con el método de análisis STELLA<sup>(R)</sup>. Ese sistema es flexible y al alcance de cualquier nivel educativo.

El motivo de estudiar el uso de modelos de crecimiento radica en su utilidad para el análisis de problemas relacionados con el crecimiento de poblaciones silvestres (aunque no limitado a dichas poblaciones), visualizándolos como un sistema dinámico y enfocando la atención en el modo en que evoluciona con el paso del tiempo (Gillman y Hails, 1997). Este bagaje conceptual y analítico nos ayuda a contestar una pregunta fundamental que subyace en la ciencia: ¿cuál es el futuro de las poblaciones? o ¿hasta qué punto es posible considerar una tendencia creciente antes de que el sistema dé señales inequívocas de que se ha alcanzado un límite insostenible?

Los modelos de crecimiento proveen una plataforma que permite profundizar en el análisis de relaciones fundamentales entre sistemas y variables exógenas. Con ello se pretende comunicar estas herramientas con la mayor transparencia posible y de manera relativamente simple con el ánimo de inspirar a los estudiantes a mirar con esta perspectiva el sistema que tengan frente a sí. De igual modo, es del mayor interés transmitir los elementos esenciales de dicha aproximación hacia una amplia audiencia más allá de las aulas, ya que todos los usuarios de estos ambientes tienen una perspectiva distinta y valiosa que aportar. Sin embargo, la falta de un punto de convergencia funcional en ocasiones dificulta una comunicación legible para todos los sectores. Esta peculiaridad ha jugado en contra del avance en soluciones alternativas viables para el desarrollo de diversas regiones de América Latina (Comisión Económica para América Latina y el Caribe, 2023).

## MÉTODOLÓGÍA

En este estudio se presenta una descripción abstracta y simplificada de ciertos sistemas, a fin de desentrañar patrones de cambio poblacional bajo diferentes supuestos, comprendidos en una aproximación de modelación determinística, es decir, sin considerar el carácter fortuito del comportamiento de forzamientos y parámetros (aproximación estocástica).

Además de formalizar la expresión matemática de cada ecuación de crecimiento, se complementa la exposición mediante una estructura descrita por diagramas de reservorio y flujo. Estos componentes fueron representados cada uno como elemento funcional en la interface del sistema STELLA<sup>®</sup>:

<https://www.iseesystems.com/store/products/stella-online.aspx>

Las variables de estado son un reservorio (*stock*) por cuanto acumulan (o drenan) materiales o elementos en función del tiempo, mientras que los flujos son aquellos procesos que instrumentan una entrada y/o salida del material o elementos en cuestión. El reservorio representa la cantidad de interés que cambia en función del tiempo (crece o decrece) y puede por tanto considerárselo como un acumulador al transcurrir el tiempo. Por su parte, el flujo constituye aquellos procesos que concretan el aumento o, en su defecto, el declive del reservorio a cada ciclo que se verifica en el tiempo ( $\Delta t$ ). En cierto sentido, los flujos representan la parte dinámica de esta estructura, mientras que el reservorio es la parte que acumula/drena en/desde el sistema como resultado de dichos flujos.

Es importante hacer notar que para el presente análisis se dispuso de una descripción de modelos de crecimiento biológico simples, que en el terreno de la teoría ecológica se concentran en el desarrollo de una sola especie, incluyendo casos de natalidad/mortalidad independientes del tamaño poblacional (representación lineal), donde la población  $N$  multiplica el coeficiente intrínseco de incremento natural  $R$  (caso exponencial), o bien ilustrando umbrales y puntos de inflexión en su comportamiento variable, lo cual refleja fundamentalmente el efecto denso-dependiente (modelo logístico) sobre la tasa de crecimiento poblacional  $dN/dt$  como  $R$  que denota el cambio per cápita sobre el tamaño poblacional.

De acuerdo con lo anterior, se discuten capacidades y limitaciones de las ecuaciones de crecimiento descritas por estas curvas en función del tiempo. Posteriormente, mediante un ejemplo con subpoblaciones (categorías de edad) de una especie de herbívoro, se expone la manera en que el ajuste de dichas ecuaciones puede aproximarse a la perspectiva de flujos y reservorios usando datos "reales" en la plataforma STELLA<sup>®</sup>. El análisis de los resultados de la simulación permite encontrar los atributos de edad específicos de las poblaciones bajo estudio que modulan los patrones de crecimiento observados.

### Crecimiento lineal y aplicaciones en poblaciones denso-dependientes

El crecimiento lineal ha servido para explicar una gran variedad de casos y su importancia radica en la necesidad de calcular cómo será el crecimiento en un futuro a partir del cambio sostenido (tasa y pendiente, también denominado gradiente, y otros) en la natalidad y la mortalidad ( $n$  y  $m$ , respectivamente). La expresión matemática que ejemplifica este caso de cambio en el tiempo o crecimiento es  $dN/dt = n - m$ . La integración de dicha ecuación de cambio conduce a la línea recta  $N(t) = (n - m)t + C$ , donde se simplifica  $n - m = R$  para un  $\Delta t$  definido, y se tiene:  $N(t) = Rt + C$ .

El diagrama STELLA sintetiza estas relaciones, de tal modo que el flujo de  $R$  está determinado por el balance dinámico entre insumos ( $n$ ) y egresos ( $m$ ; Figura 1a). Esta ecuación de crecimiento brinda una perspectiva útil en casos en los que el cambio en el tamaño de la población está fuertemente determinado por el aprovechamiento de los recursos que dicha población obtiene con regularidad. Así, el crecimiento describe un comportamiento constante si los recursos son abundantes y sin límite aparente —no hay competencia por ellos. Dicho escenario define un cambio de la población limitado solamente por su capacidad (fisiológica) de allegarse de elementos nutricios, por un lado, y por sus tasas intrínsecas de natalidad y por la expectativa de vida, por el otro. Esto quiere decir que factores como la densidad no tienen, en principio, un significado regulatorio.

Acorde con dicho patrón de crecimiento, la magnitud de los cambios para cada intervalo fijo de tiempo ( $\Delta t$ ) es estrictamente igual (denominada como *primera diferencia* entre dos puntos adyacentes a lo largo de la secuencia de valores que adquiere el tamaño poblacional). Esta *primera diferencia* recurrente es un arreglo característico de la relación lineal y corresponde a la magnitud del gradiente de la relación entre ambos conjuntos: tiempo y tamaño poblacional (Postigo, 1983).

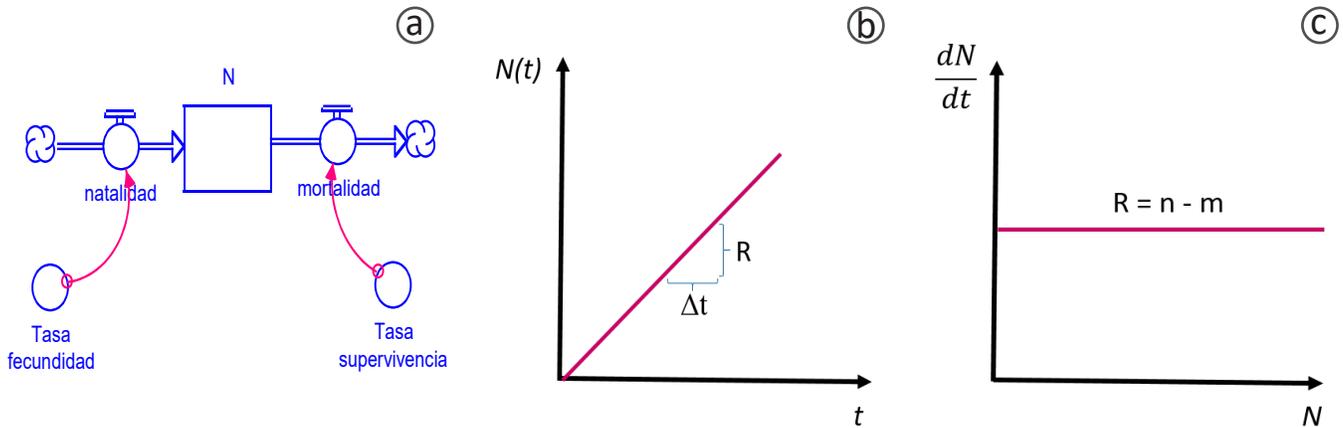


Figura 1. Diagrama flujo-reservorio (a), cambio del tamaño poblacional (b) y tasa de crecimiento vs. población –primera derivada (c), aplicado en este caso al flujo lineal per cápita ( $R = natalidad - mortalidad$ ) que ilustra su efecto en el patrón dinámico de la densidad poblacional como reservorio bajo un supuesto no-densodependiente.

**Crecimiento exponencial con capacidades y limitaciones**

Sin embargo, asumir el crecimiento lineal como expresión realista es, en ciertos casos, poco práctico. Es intuitivo que las condiciones que enfrentan las poblaciones durante su desarrollo son cambiantes y emergen, en ocasiones, abruptamente (condiciones internas del individuo que se reflejan como fluctuaciones en rasgos tales como fecundidad, o a nivel poblacional como migración, dispersión, o bien factores externos asociados con el clima, como la provisión de alimentos). Así, puede haber años “buenos” o “malos” como se dice coloquialmente.

La dependencia de estos factores obliga a reconocer un comportamiento variable del crecimiento en función del tiempo, regulado por una reducción en la natalidad y/o por alteraciones en la mortalidad ( $n$  y  $m$ , respectivamente). De aquí se desprende que los valores de la primera diferencia (entre puntos adyacentes en la evolución de valores que adquiere el tamaño poblacional,  $N$ ) ya no es exactamente el mismo entre puntos  $\Delta t$  consecutivos, como sí era en el caso lineal (la tasa de cambio en  $N$  es distinta en función del tiempo,  $t$ ). De hecho, el tamaño que registre la población al transcurrir el tiempo está representado por un valor cuya tasa de

cambio es proporcional al tamaño poblacional previo, un aspecto que contradice la relación lineal antes descrita.

Conviene entonces incluir un efecto modificador –convertidor– del flujo que sea capaz de albergar la tasa variable a la que está sujeto el crecimiento exponencial (tasa de crecimiento per cápita  $R$  en el exponencial, o capacidad de carga en el crecimiento logarítmico; Figuras 2a y 3a, respectivamente). La denominación de *convertidor* corresponde al objeto designado por el sistema STELLA<sup>(R)</sup> para ejercer tal función y constituye un rasgo de la flexibilidad de esta plataforma para dotar con mayor realismo la dinámica del sistema bajo estudio.

La integración de la función de crecimiento exponencial está representada por:

$$N = N_0 e^{Rt} \tag{Ec. 1}$$

No hay que olvidar que la tasa de crecimiento per cápita es  $R = n - m$ .

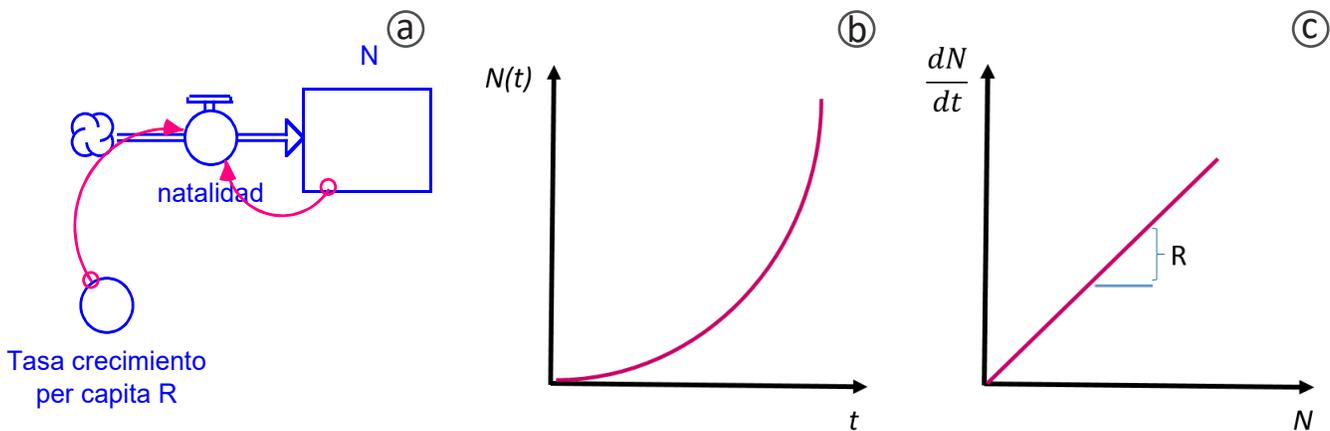


Figura 2. Diagrama flujo-reservorio (a), cambio del tamaño poblacional (b) y tasa de crecimiento vs. población –primera derivada (c) para la relación exponencial del flujo lineal per cápita ( $R = natalidad - mortalidad$ ) con un efecto sobre el reservorio que es proporcional a la densidad poblacional. El círculo del diagrama (a) se denomina *convertidor* y representa un elemento que añade lógica al modelo (tasa de supervivencia). Dicho convertidor conecta (y en cierta forma modifica) los flujos con los reservorios mediante líneas de acción (flechas rojas). Estos objetos son componentes y operaciones propios del sistema STELLA (*isee systems*).

Pensemos en un proceso como la dinámica de una población bacteriana que se cultiva en una caja de Petri. En tanto el medio de cultivo provea una plataforma y nutrientes para alimentar a las colonias en desarrollo, la población mantendrá un franco crecimiento. Otro ejemplo que ha sido también abordado con la función exponencial (en este caso una de tipo negativo) es el que plantea el reciclaje de nutrientes en manglares, cuyo patrón de cambio está descrito por el decaimiento del material orgánico en los suelos de estos ecosistemas inundables:

$$y(t) = C_0 e^{-Kt} \quad \text{Ec. 2}$$

El procesamiento de materia orgánica ( $y$ ) en función del tiempo ( $t$ ) está fuertemente controlado por comunidades de detritívoros, entre los cuales figuran bacterias heterotróficas, protozoarios y conjuntos de hongos que descomponen el rico aporte ( $C_0$ ) que caracteriza a estos bosques costeros y lo reducen a fragmentos con una tasa constante de decaimiento ( $K$ ) por día (el intervalo de tiempo al que alude  $t$ ). El aporte de material así fragmentado puede ser más tarde consumido por organismos filtradores que merodean los ecosistemas vecinos (Pradisty *et al.*, 2021).

**La ecuación logística para explorar patrones de crecimiento: crecimiento poblacional denso-dependiente**

Avanzando hacia una descripción más realista, es necesario incorporar un control al crecimiento poblacional, en este caso gobernado por la densidad. Nos disponemos por lo tanto a instrumentar una tasa de crecimiento per cápita densodependiente,  $R = f(N)$ . De acuerdo con lo anterior, los preceptos del crecimiento logístico cumplen con acreditar un límite a la expansión de  $N$ , en contraste con el patrón de crecimiento exponencial, el cual que al no estar acotado en su límite superior no explicaba del todo nuestra propia noción de límites al crecimiento (Figura 2c).

El patrón descrito por la ecuación logística marca una fase de crecimiento, seguida por una nivelación que alcanza eventualmente una asíntota, definiendo la forma en  $S$  característica del comportamiento logístico o *sigmoide*. Dos parámetros clave que integran la ecuación logística de cambio poblacional son la tasa intrínseca de crecimiento ( $r$ ) y la capacidad de carga ( $K$ ):

$$\frac{dN}{dt} = rNt \left(1 - \frac{Nt}{K}\right) \quad \text{Ec. 3}$$

De acuerdo con lo anterior, la reducción progresiva del lado derecho de la ecuación logística conforme el tamaño de la población  $N$  se incrementa hasta equipararse con  $K$ , constituye un punto de equilibrio materializado por  $1-(N/K) = 0$ , cuando  $N=K$ . La diferencia entre  $N$  y  $K$  (consignada por el convertidor *dif* de la Figura 3a) se evalúa en cada ciclo (año) y corresponde al tamaño de la población actual con respecto al límite teórico que el sistema o hábitat puede soportar antes de colapsar ( $K$  o capacidad de carga). Es importante destacar que  $K$  es un parámetro particular de cada hábitat y puede cambiar con el tiempo. A medida que el tamaño de la población se aproxima a la densidad de equilibrio  $K$ , la diferencia (porción del lado derecho de la ecuación dentro del paréntesis) tiende a cero, indicando que ya no existe posibilidad de incremento.

Esta configuración ejemplifica la flexibilidad de los diagramas flujo/reservorio para establecer con nitidez el papel que ejercen factores adicionales en la evolución de sistemas multivariados. Dicho formato supone un diseño que resulta ilustrativo en términos de las conexiones, umbrales, puntos de inflexión y mecanismos de retroalimentación que inciden en el control dinámico del sistema de manera integral.

La aplicación de esta descripción matemática denota un arribo sin oscilaciones de la densidad de equilibrio poblacional hasta alcanzar  $K$ . Su implementación ha sido prolífica, particularmente en ramas de la ciencia dedicadas al análisis del manejo sustentable de recursos, cuyo suministro es clave para el desarrollo de las sociedades (*stocks* de pesquerías y explotación de áreas cultivables). En este ámbito, la ecuación de crecimiento logístico ha ayudado a examinar esquemas de aprovechamiento responsable de recursos, para alcanzar el punto que maximice el retorno del esfuerzo invertido en la actividad extractiva (cosecha sustentable) sin agotar las tasas naturales de renovación (*turnover*) del propio recurso en el largo plazo.

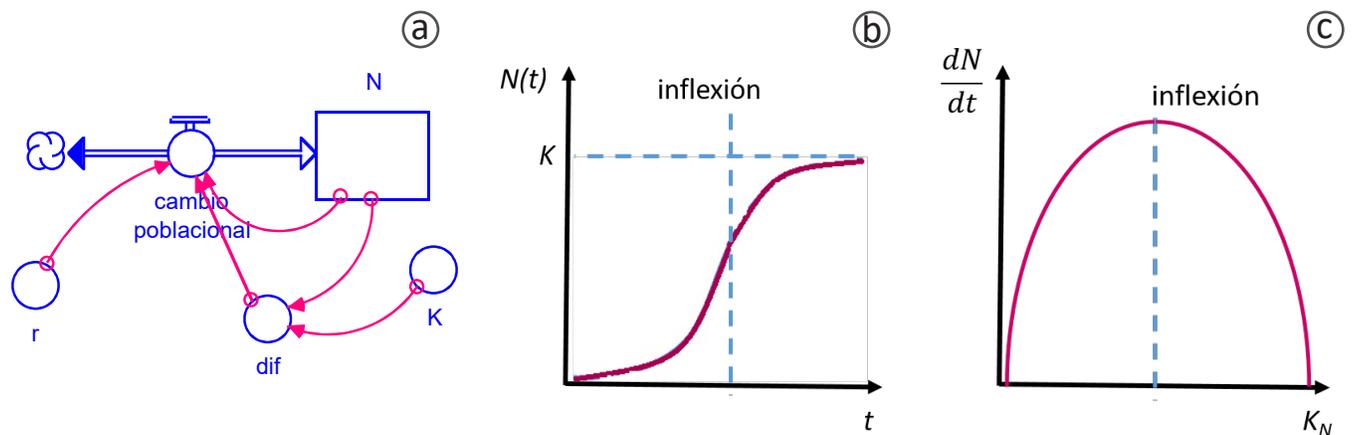


Figura 3. Diagrama flujo-reservorio (a), cambio del tamaño poblacional (b) y tasa de crecimiento vs. población –primera derivada (c) que describen el comportamiento logístico con límite superior al crecimiento. El círculo del diagrama (a) se denomina *convertidor* y representa un elemento que añade lógica al modelo ( $K$ , capacidad de carga). Dicho convertidor conecta (y en cierta forma modifica) los flujos o los reservorios mediante líneas de acción (flechas rojas). Estos objetos son componentes y operaciones propios del sistema STELLA (*isee systems*).  $K$  controla el crecimiento del tamaño poblacional y confiere un carácter denso-dependiente al reservorio.

### Crecimiento de poblaciones estructuradas: Matriz de Leslie para proyectar cambios en la distribución de edades

La descripción abstracta y simplificada del comportamiento dinámico en una población nos permite identificar los factores clave detrás de dichos patrones temporales. No obstante, cuando se tiene enfrente un sistema complejo, los supuestos se tornan cada vez más restrictivos en cuanto a los resultados de las simulaciones y la capacidad de descripción o predicción puede verse sustancialmente mermada. Es preciso evaluar en este punto cuánta eficacia se está dispuesto a sacrificar con nuestro conjunto de supuestos, para entonces considerar incrementar ligeramente la complejidad de nuestro modelo en favor de una aplicabilidad mayor. En ecología, este concepto se conoce como resolución del modelo (Odum, 2006) y se refiere al conjunto de compartimentos que contempla en un sistema concatenado (como las clases edad, el número de fases larvarias o los tamaños diferentes de productores primarios).

El incremento del nivel de resolución en el modelo es una opción que cada usuario debe considerar, fundamentalmente, bajo el criterio de que integrar este tipo de comportamiento dinámico en varias subpoblaciones simultáneamente le permitirá adquirir una comprensión más profunda del sistema, aunque a expensas de mayor complejidad. Aunque esto implica resolver un sistema acoplado de ecuaciones diferenciales, el sistema STELLA<sup>(R)</sup> deja la configuración de los objetos que constituyen el modelo al usuario y resuelve dichas ecuaciones detrás de la interface (*background*), facilitando tanto la representación como la resolución de dicho sistema de ecuaciones.

Adicionalmente, para ilustrar el comportamiento de crecimiento en poblaciones discretas (aquellas que se distribuyen en grupos discretos de edad y donde el tiempo y la edad biológica avanzan en escalones determinados, como ciclos anuales, bienales, etc.), nos apoyamos en un tipo especial de estructura llamada matriz de Leslie, diseñada para predecir cambios en el tamaño de la población:  $N_{t+1} = AN_t$ , donde  $A$  es una matriz (arreglo numérico bidimensional constituido por elementos que se distribuyen en  $m$  columnas y  $n$  renglones; es denominada cuadrada cuando  $m=n$ ) con coeficientes positivos que describen las probabilidades de transición entre clases de edad (la primera fila de dicha matriz contiene las tasas de reproducción correspondiente a cada clase de edad). En la diagonal principal se encuentran las probabilidades de permanencia en la misma etapa con el paso del tiempo (supervivencia) y en la diagonal secundaria inferior (diagonal adyacente por debajo de la diagonal principal) las probabilidades de transición entre una etapa y otra (crecimiento). Asimismo, este arreglo incluye el vector poblacional  $N_t$  cuyos constituyentes denotan el número de individuos en las distintas clases de edad que contempla el modelo para cada tiempo ( $t$ ).

Este arreglo matricial permite una resolución de las incógnitas que subyacen en las ecuaciones usando álgebra lineal. Aunque el cálculo implica operaciones matriciales que pueden realizarse numéricamente (en ambiente R u hojas de cálculo Excel, por ejemplo) dicho cómputo puede de igual modo efectuarse siguiendo el enfoque del presente artículo, es decir, usando diagramas de flujo-reservorio.

El diagrama correspondiente y los resultados de la simulación del comportamiento dinámico de una población discreta de hembras de venado cola blanca se presentan en la Figura 4a. El foco en hembras del modelo Leslie se debe al peso específico de estos individuos para la población, ya que engendran nuevos individuos y usualmente mantienen una proporción estable dentro de la población total. Para nuestro modelo decidimos explicar los cambios anuales en el tamaño poblacional cifrados en el nacimiento de cervatillos (progenie) que se suman (*input*) al grupo más joven de la población (categoría de edad de 0-2 años) y en las tasas de mortalidad específicas por edad (*output*).

Todas las hembras de la población de venados son capaces de procrear desde los dos años, mientras que las tasas de natalidad y mortalidad comprenden un arreglo que varía en función de la transición de una categoría de edad a la siguiente (estado de maduración en el contexto de este artículo). Es importante recordar que se está tratando con una población discreta, donde los parámetros se proporcionan separadamente y son particulares de cada categoría de edad (edad-específico). Esta configuración permite un seguimiento de la variabilidad poblacional, reconociendo procesos potencialmente críticos para el desarrollo de los individuos en etapas vulnerables (esto ilustra el beneficio de considerar reservorios separados para cada etapa). El resultado de una súbita disminución durante dichas etapas radica en la inestabilidad que podrían inducir en el tamaño poblacional neto.

Para ejemplificar un escenario correspondiente podría considerarse la reducción en la producción de individuos juveniles como consecuencia de cierta enfermedad infecciosa contagiada de la madre al cervatillo. Esta perturbación diezmaría la población, toda vez que los adultos morirían a una tasa fija, pero con una sustitución de individuos jóvenes (reclutamiento) que mengua progresivamente y que ya no alcanzaría la fase adulta/reproductiva. En este contexto, las matrices de sensibilidad para investigar el efecto proporcional que la variación en tasas edad -o estadio- específicas de supervivencia ejercen sobre la matriz de proyección poblacional constituyen una valiosa herramienta (Caswell, 2001). Dicha técnica de análisis demográfico ha sido ampliamente socorrida para la estimación cuantitativa (extensión superficial del paisaje destinada a la protección) y cualitativa (selección de hábitat ontogenético para completar el ciclo de vida de la especie en cuestión) de áreas protegidas y evaluar la eficacia de un determinado plan de conservación para fomentar el crecimiento anual de especies clave, al tiempo que se reconoce su historia de vida (Gerber y Heppell, 2004).

Los resultados del modelo de la Figura 4 indican un decremento de la tasa de cambio para todas las subpoblaciones (Figura 4b). El comportamiento dinámico descrito por cada categoría de edad es consistente con el decaimiento sostenido del tamaño total de la población (Figura 4c). Una prolongada latencia en la capacidad reproductiva para esta especie, que pospone hasta los dos años la activación de la fecundidad que incorporaría nuevos individuos cada año, y la tasa edad-específica de supervivencia más baja para esta vulnerable subpoblación entre 0-2 años (~50 % de probabilidad de morir o persistir) contribuyeron a un gradual abatimiento anual del tamaño poblacional (Figura 4c).

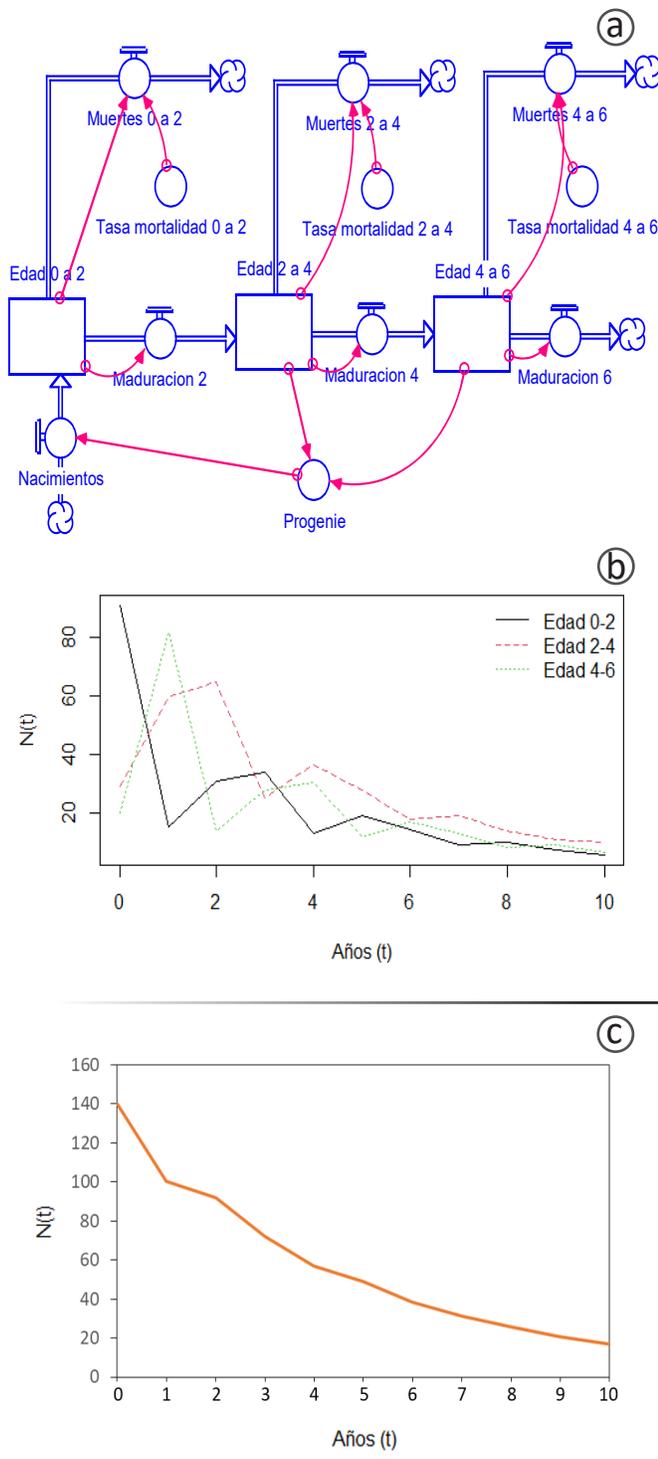


Figura 4. Cambio en la población de venados hembra desde edad cero a seis años compartimentalizada en tres clases de edad (cada categoría está acotada mediante rasgos poblacionales específicos indicados en el diagrama) para un período de simulación de 10 años con  $\Delta t = 1$  año. El flujo de entrada (*input*) a la población de venados se implementa en el modelo con una descendencia al nivel de individuos de dos años en adelante. Diagrama de flujos y reservorios en STELLA (a), gráfica con curvas de cambio poblacional para cada categoría de edad (b) y gráfica con curva de cambio para el total  $N$  (todo el conjunto de poblaciones) de venados (c).

Aunque dichas peculiaridades demográficas parecen aproximarse a un valor crítico en la magnitud del reclutamiento que pudiera causar el colapso en la población, éste no ocurrió dentro de la década de simulación (Figura 4c). Con todo, la tendencia negativa que describe el cambio poblacional indica la eventual consumación de este resultado. Como se mencionó anteriormente, herramientas clásicas de análisis demográfico como las matrices de sensibilidad y elasticidad podrían dar luz sobre el cambio poblacional inducido por ligeras variaciones en tasas vitales y, con esa evidencia, mejorar la prognosis del crecimiento o reducción en la población.

## CONCLUSIONES

La perspectiva de sistema dinámico se suma al conjunto de herramientas disponibles para la valoración crítica de problemáticas mediante una vía flexible enfocada al entendimiento de mecanismos de retroalimentación y regulación que atañen de manera general a sistemas complejos. Asimismo, dicha aproximación apoya, a través de una visualización relativamente sencilla, la expresión local de los factores que subyacen a estos mecanismos amortiguadores, contribuyendo a facilitar la elaboración de hipótesis orientadas a analizar soluciones viables para el estrés ecológico que resulte de perturbaciones naturales o antrópicas.

También ofrece una plataforma para incentivar a los estudiantes durante su formación a incidir asertivamente en las discusiones orientadas a tratar la mitigación y adaptación a tendencias globales de cambio. Asimismo, los elementos básicos que se aplicaron usando la plataforma STELLA<sup>(R)</sup> ofrecen una pauta para que tanto estudiantes como profesores indaguen sobre las implicaciones de la extracción de recursos y vislumbren los problemas de largo plazo que suponen el dispendio y explotación, en el contexto de fenómenos consistentes con cambios a escala global, si bien conciliando sus expresiones locales.

## AGRADECIMIENTOS

A la Escuela Nacional de Estudios Superiores de la Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad Mérida, por permitirme impartir cursos de Ecología como profesor de asignatura en sus Licenciaturas de Ciencias de la Tierra, Ecología y Ciencias Ambientales, en las cuales elaboré parte de los materiales que constituyen la raíz del presente manuscrito. Mi sincero reconocimiento también a los revisores, por disponer parte de su valioso tiempo para realizar un meticuloso análisis del manuscrito original y de las versiones ulteriores. Sus observaciones en torno al planteamiento conceptual de los diferentes modelos de dinámica poblacional fueron profundamente aleccionadores. Les estoy sumamente agradecido porque en el proceso de acreditar e implementar cada corrección, este manuscrito elevó notablemente su calidad.

## REFERENCIAS

- Caswell, H. (2000). Matrix population models: construction, analysis and interpretations. Sunderland, Sinauer Associates Inc. 722 pp.
- Comisión Económica para América Latina y el Caribe (2023). América Latina y el Caribe en la mitad del camino hacia 2030: avances y propuestas de aceleración. (Informe n° 6). <https://www.cepal.org/es/publicaciones/48823-america-latina-caribe-la-mitad->

- Gillman, M. y Hails, R. (1997). *An Introduction to Ecological Modelling Putting Practice into Theory*. Wiley Blackwell. 216 pp.
- iseesystems: página consultada el 12 de junio de 2024:  
<https://iseesystems.com/store/products/stella-online.aspx>
- Margalef, R. (1977). *Ecología*. Segunda Edición. Ediciones Omega, SA Barcelona, España. 951 pp.
- May, R. M. (1973). Qualitative Stability in Model Ecosystems. *Ecology*, 54(3), 638–641. DOI: 10.2307/1935352.
- Mayr, Ernst (2016). *Así es la biología*. Ed. DEBATE. 434 pp.
- Mcleod, E., Chmura, G., Bouillon, S., Salm, R., Björk, M., Duarte, C., Lovelock, C. Schlesinger, W. y Silliman, B. (2011). A blueprint for blue carbon: Toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO<sub>2</sub>. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9. DOI:10.1890/110004
- Peter J. M. (2011). *Community Ecology*. Wiley-Blackwell.
- Odum, E. P. (2006). *Fundamentos de Ecología*. Ed. Cengage Learning Editores, S.A. 613 pp.
- Postigo, L. (1983). *Matemáticas*. Ed. Hispania–Sopena. 917 pp.
- Pradisty, N. A., Amir, A. A. y Zimmer, M. (2021). Plant species- and stage- specific differences in microbial decay of mangrove leaf litter: the older the better? *Oecologia*, 195: 843-858. DOI: 10.1007/s00442-021-04865-3
- World Health Organization (12 de octubre de 2023). Climate change. Recuperado el 15 de noviembre de 2023 de <https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/climate-change-and-health#:~:text=Research%20shows%20that%203.6%20billion,diarrhoea%20and%20heat%20stress%20alone>.

Manuscrito recibido: 29 de marzo de 2024

Manuscrito corregido recibido: 4 de junio de 2024

Manuscrito aceptado: 12 de junio de 2023