



---

# **NATURALEZA, CIENCIA Y SOCIEDAD**

**CUARENTA AÑOS DE PENSAMIENTO  
CRÍTICO-INTERDISCIPLINARIO EN LA  
FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNAM**

---

**Fabrizzio Guerrero Mc Manus  
Eduardo Vizcaya Xilotl  
Octavio Valadez Blanco**

**EDITORES**

---



**Centro de Estudios  
Filosóficos, Políticos y Sociales  
Vicente Lombardo Toledano**

## MODELOS MATEMÁTICOS EN EL CONTEXTO DE LA CONSERVACIÓN DE ESPECIES

EDGAR J. GONZÁLEZ

### PROBLEMAS ECONÓMICOS

En 1970, el presidente de la Asociación Económica Americana, Wassily Leontief, al dirigirse a los miembros de la LXXXIII reunión de esa asociación, planteaba el problema que él veía con la entrada de la modelación matemática en el día a día de la investigación económica (Leontief, 1971). Un economista, al plantear por primera vez un modelo sobre la trayectoria que seguiría un factor económico en el tiempo, presentaría los supuestos asociados al modelo. Sin embargo, para el momento en que interpretara los resultados arrojados por éste, los supuestos que inicialmente consideró se habrían soslayado. Leontief argüía, con razón, que la validez de los resultados dependía precisamente de que dichos supuestos se cumplieran en la realidad. Ante esta crítica, el economista podría revirar que, de no cumplirse esos supuestos, un modelo más complejo podría involucrar supuestos más realistas. Este argumento, que se venía usando desde hacía tiempo, redundó en un crecimiento en el número de modelos propuestos y un incremento en la complejidad de los mismos. Muchos modelos no habían trascendido y otros habían sido sustituidos por nuevos que proclamaban tener un mejor desempeño. Los jóvenes economistas, creciendo bajo este *status quo*, aprendieron dichos modelos y no los cuestionaron; por el contrario, aplicaron todo su esfuerzo en entenderlos y mejorarlos, alejándose cada vez más de la toma de datos. Leontief planteaba que, a diferencia de la física y la biología, la economía estudia un sistema complejo y dinámico, lo que requiere de una constante toma de datos.

A propósito de los modelos, en 2008 tuvimos una crisis financiera que afectó la economía de países completos y tuvo repercusiones globales. Sin intentar adentrarme mucho en las múltiples causas que llevaron a esta crisis, baste decir que uno de los factores que la precipitó involucró modelos con supuestos poco creíbles. Así, durante el periodo de 2001 a 2006, el gobierno estadounidense bajó las tasas de interés al crédito, lo que permitió a los bancos ofrecer mayores créditos para la compra de bienes inmuebles. Los beneficiarios fueron aquellas personas con poca capacidad crediticia que previamente no habían podido acceder a dichos créditos. A pesar del riesgo involucrado en este tipo de crédito, los modelos que proyectaban el pago de estas deudas suponían que, de caer los deudores en suspensión de pagos, éstos serían pocos y la fracción del crédito recuperable sería constante (Brunnermeier, 2008; Chambers, Kelly y Lu, 2010). Esta fracción del crédito se consideró entonces como de buena calidad, en el sentido de que tenía una probabilidad muy alta de ser recuperado, por lo que en términos prácticos podía ser considerado como dinero contante y sonante y entrar a los mercados económicos internacionales de manera segura (Mayer, Pence y Sherlund, 2009; Stanton y Wallace, 2011). También se supuso que los precios de los inmuebles seguirían creciendo en el tiempo (Bianco, 2008). Sin embargo, por la ley de la oferta y la demanda, la disponibilidad de inmuebles superó la demanda de éstos y los precios cayeron. Para 2008, los deudores se encontraron pagando créditos enormes por bienes depreciados. Se dio entonces una ola de abandono de inmuebles y suspensión de pagos (Mayer, Pence y Sherlund, 2009). Al estar asociado el crédito a los mercados internacionales, esta suspensión tuvo un impacto mundial.

Estos dos episodios muestran la forma en la que la modelación matemática ha permeado el quehacer económico y cómo los modelos, que en el papel permiten hacer proyecciones aparentemente útiles para la toma de decisiones en materia económica, pueden tener un impacto negativo en la sociedad cuando los supuestos en los que se basaron no se cumplen. Muestran también cómo el ser humano, en un afán de ahorrarse la complejidad matemática, saltará por encima de ésta y buscará aplicaciones sencillas de modelos complejos... y ganar dinero en el camino.

Los dos ejemplos también muestran dos aspectos técnicos que un matemático siempre debe considerar al intentar modelar un fenómeno real pero complejo:

1. Los modelos se pueden hacer más y más complejos, pero siempre hay que confrontarlos con la realidad, i.e., contar con datos que permitan aterrizar el modelo a la realidad y ver qué tan bien se ajusta a ésta.
2. Es importante tomar en cuenta los supuestos de un modelo; de lo contrario se pueden tomar decisiones que pueden tener consecuencias contraproducentes o, incluso, catastróficas.

¿Cómo esto se relaciona con el tema de este capítulo: la conservación de especies? Introduzcamos primero el tema.

#### LA BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN

Aunque relativamente reciente, la biología de la conservación es una disciplina con grandes ambiciones. Ante las altas tasas de extinción de especies, es necesario identificar aquellas en peligro, así como las causas que las han llevado a esta situación y proveer medidas que la revertan y garanticen la sobrevivencia de las especies a largo plazo. Esto la convierte en una “disciplina de la crisis” (Soulé, 1985) que surge de la necesidad apremiante que tenemos como sociedad de conservar especies y ecosistemas que durante los últimos siglos han enfrentado una gran presión humana.

En su origen enfocada en conservar especies, la biología de la conservación fue incorporando en sus objetivos todos los niveles de organización biológica: desde la diversidad genética de una especie hasta la diversidad de ecosistemas en el planeta (Primack, 2012). Esto ha aumentado el ámbito de trabajo de esta ciencia y, por lo mismo, la hace inabarcable para las limitaciones de un capítulo. Por ello, en lo subsecuente, me enfocaré en la conservación de especies a un nivel medio de organización biológica: las poblaciones. Este es, de hecho, el nivel de organización que con mayor frecuencia se busca conservar (Fazey, Fischer y Lindenmayer, 2005) y el argumento subyacente es que si queremos evitar la

extinción de una especie, una aproximación será mantener viables sus poblaciones a largo plazo (Boyce, 1992).

Aun siendo una ciencia joven, la biología de la conservación ha recibido un gran impulso por parte de científicos y gobiernos, incorporando el conocimiento de muchas disciplinas científicas para alcanzar sus objetivos (Soulé, 1985). Al igual que en la economía, las matemáticas han sido incorporadas al trabajo de ésta y han aportado herramientas para estudiar el comportamiento de las poblaciones en el tiempo. Así, muchas de las decisiones que se toman para mantener viables las poblaciones encuentran su fundamento en conclusiones derivadas de modelos matemáticos (Groom y Pascual, 1998). La razón por la que se suele recurrir a ellos radica en la naturaleza del problema que se intenta abordar: predecir la trayectoria que a futuro seguirá una población. De conocerse esta trayectoria, se buscaría saber, entre otras cosas, si hay un número mínimo de individuos requerido para que la población evite la extinción en el largo plazo, cuáles son las causas que llevan al declive de las poblaciones y las medidas que se pueden tomar para revertir dicha trayectoria (Caughley, 1994; Coulson, et al., 2001; Morris y Doak, 2003).

Queda ahora clara la relación entre la econometría y la biología de la conservación; en ambas se intentan predecir las trayectorias que seguirán en el tiempo fenómenos relevantes: productos financieros por un lado, y poblaciones por el otro. Dada esta similitud, uno esperaría que las matemáticas formaran parte de la práctica diaria de los biólogos de la conservación. ¿Es este el caso?

#### COMPRENSIÓN MATEMÁTICA

La respuesta en primera instancia sería que no. Muchas veces, los biólogos implementan un modelo a través de un *software* que lo incorpora. Al igual que muchas otras disciplinas científicas, las altas capacidades computacionales con las que se cuenta actualmente permiten a los biólogos aplicar modelos complejos con un solo clic. Frecuentemente, un *software* de este tipo, al tratar de ser amigable con el usuario, puede presentar los resultados arrojados por un modelo como gráficas y estadísticos de resumen. Esta facilidad en el uso conlleva el riesgo de que el *software* sea visto como una caja negra y que los supuestos del modelo pasen, como

criticaba Leontief, a un segundo plano (May, 2004). Uno puede discutir sobre la necesidad o no de entender el contenido de una caja negra, pero cuando la viabilidad de las poblaciones de una especie en peligro de extinción está involucrada, puede resultar contraproducente, incluso catastrófico, no comprender un modelo. Además, no comprender un modelo puede llevar a que el biólogo vea el modelo como un oráculo: tomar los resultados arrojados por éste como incuestionables (muy similar a lo que suele ocurrir en la relación entre científicos y el público lego).

Ahora bien, ¿por qué un biólogo se conformaría con usar una caja negra? En general, por la reticencia a comprender la literatura científica que describe modelos matemáticos. Esto lo sugiere el hecho de que, por cada ecuación que se incluya en un texto científico sobre un tema ecológico, se reduce en un 28 por ciento el número de citas que este texto recibirá (Fawcett y Higginson, 2012). En otras palabras, los biólogos tienden a leer literatura sin ecuaciones matemáticas y, de tenerlas, leerán aquellos textos con el menor número de ecuaciones. Así, un texto que presente un modelo con pocas ecuaciones será más leído y por lo tanto, será implementado con mayor probabilidad por un biólogo.

¿Cómo esperaríamos que fuese un modelo con pocas ecuaciones? Con alta probabilidad se trataría de un modelo simple. Esto podría introducir un sesgo: de entre la amplia variedad de modelos matemáticos que se plantean año con año, aquellos que sean simples podrían acabar siendo los más usados y por lo tanto, los resultados que arrojaran tendrían mayor probabilidad de verse traducidos en políticas de conservación. Surgen entonces las preguntas: ¿es esto así?, ¿son los modelos simples los más usados?, o por el contrario, ¿lo son los modelos complejos incorporados en un *software*? Con relación a la econometría, ¿qué tan complejo es el sistema que se intenta modelar?

Hemos hablado de los modelos que proyectan el futuro de las poblaciones como algo intangible. Describamos primero estos modelos y veamos su grado de complejidad.

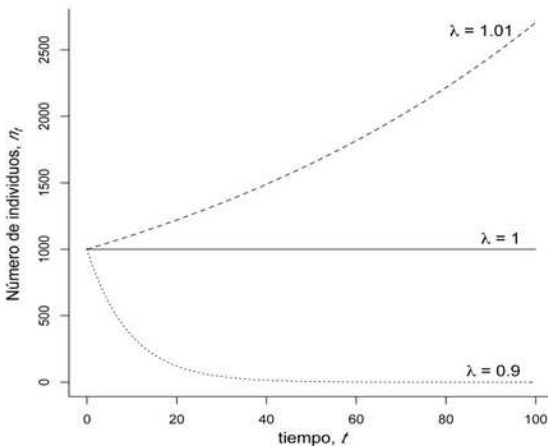
#### MODELOS POBLACIONALES

Si se quiere proyectar lo que le pasa a una población en el tiempo hay que primero modelar lo que le pasa de una unidad de tiempo

a la siguiente, digamos, de un año  $t$  a uno  $t+1$ . Así, si partimos de una población con  $n$  individuos al tiempo  $t$ , se esperaría que al tiempo  $t+1$  se tenga una proporción, mayor o menor, de éstos; matemáticamente esto se expresa como:

$$n_{t+1} = \lambda n_t \quad (1)$$

A  $\lambda$  se le conoce como la tasa de crecimiento poblacional y nos dice cuántos individuos tendremos al tiempo  $t+1$  a partir de  $n$  individuos que teníamos al tiempo  $t$ . Primero, nótese que no estamos modelando el origen de los  $n_{t+1}$  individuos: éstos pueden formar parte de los  $n_t$  individuos previos, ser nuevos individuos producidos por los  $n_t$  individuos o haber llegado de otras poblaciones. Segundo, el valor de  $\lambda$  nos permite proyectar hacia dónde se dirige la población: si  $\lambda = 1$  tenemos que  $n_{t+1} = n_t$ , i.e., la población conserva el mismo número de individuos de un año al siguiente; si  $\lambda > 1$ , tendremos más individuos de un año al siguiente, i.e., la población crecerá; y, finalmente, si  $\lambda < 1$ , la población estará decreciendo en el tiempo y buscaremos revertir dicha tendencia. Así, si nos interesa que una población sea viable a largo plazo buscaremos que  $\lambda$  mínimamente valga uno. Gráficamente, una población que en el año cero tuviera 1,000 individuos, tendría, a lo largo de 100 años, las siguientes trayectorias dependiendo del valor de  $\lambda$  que tenga:



GRÁFICA 1

Así, si una población crece un 1 por ciento anual ( $\lambda = 1.01$ ), habrá más que duplicado su tamaño después de 100 años; mientras que si decrece un 10 por ciento anual ( $\lambda = 0.9$ ), se habrá extinguido en 40.

Como hemos venido diciendo, los supuestos son importantes. Veamos cuáles subyacen a este modelo simple:

1. La población, si crece o decrece, lo hará exponencialmente.
2.  $\lambda$  no cambia en el tiempo, i.e., las condiciones se mantienen constantes en el tiempo.
3. Todos los individuos siguen el mismo comportamiento poblacional de un año al otro, i.e., producen el mismo número de descendientes, mueren con la misma probabilidad, crecen en la misma medida, etc.

De aquí podemos deducir que, si observamos una población con  $\lambda > 1$ , la población, al crecer exponencialmente, alcanzará eventualmente tamaños poblacionales infinitos. Si observamos una población con  $\lambda < 1$ , la población decrecerá inexorablemente hacia la extinción. Esto no parece razonable. Además, no esperaríamos que el ambiente fuera constante a lo largo del tiempo. Muchos factores entran en juego para determinar el ambiente en un año dado, por lo que esperaríamos que la suma de estos factores se tradujera en un ambiente cambiante de un año al siguiente. Finalmente, sabemos que los individuos son diferentes entre sí, por lo que esperaríamos que esto se tradujera en tasas de fecundidad, mortalidad y crecimiento diferenciadas. Como es lógico, un modelo simple tiene muchos bemoles.

Exploremos ahora la manera en que se puede aumentar la complejidad de este modelo y aspirar a un poco más de realismo. Empecemos con el supuesto 3. Un modelo que intente lidiar con este supuesto tomará en cuenta el hecho de que los individuos son diferentes entre sí por su tamaño o por otra característica relevante como edad, sexo, genotipo, etc. Supongamos que los individuos difieren entre sí principalmente por su tamaño. ¿Cómo se introduce el tamaño en el modelo original (ecuación 1)? Haciendo variar  $n_t$  y  $\lambda$  con respecto al tamaño, i.e., expresando  $n_t$  y  $\lambda$  en función del tamaño. Así, los individuos que tienen un tamaño  $x$  en el tiempo  $t$  se moverán a un tamaño  $y$  al tiempo  $t + 1$



con una cierta probabilidad, y tendrán un cierto número de descendientes de tamaño  $y$ . Esto se expresa matemáticamente como:

$$n_{t+1}(y) = \lambda(x,y)n_t(x)$$

Nótese que tuvimos que usar diferentes símbolos para el tamaño de un tiempo  $t$  al siguiente porque de expresarlo como  $n_{t+1}(x) = \lambda(x)n_t(x)$  tendríamos que los individuos no cambiarían de tamaño  $x$  de un tiempo al siguiente. Entonces, la función  $n_t$  nos dirá cuántos individuos hay de cada tamaño al tiempo  $t$  y la función  $\lambda$  nos dirá dos cosas: a qué tamaño se mueven los individuos de tamaño  $x$  con mayor probabilidad y qué tamaño tendrán con mayor probabilidad los individuos que nacieron en ese año. Como se puede ver, pasar del modelo original (ecuación 1) a uno que considera el tamaño de los individuos implica empezar a hablar de probabilidades, lo cual incrementa el grado de complejidad conceptual del modelo.

Pero ahora  $\lambda$  ya no es un número que nos dice a dónde se dirige la población en su conjunto. ¿Hay alguna forma de extraer de la función  $\lambda$  algún valor que nos diga qué le pasará a la población en el tiempo al igual que el valor  $\lambda$  en la ecuación 1? Sí, el eigenvalor principal de la función  $\lambda$ . Este es un germanismo para describir la dirección principal a la que la función  $\lambda$  "dirige" a  $n_t$ . Por supuesto, como los individuos son diferentes entre sí, se tiene que la población en su conjunto se mueve en diferentes direcciones y por lo tanto  $n_t$ . Tomará tiempo para que la dirección principal domine sobre las demás, pero eventualmente la población se dirigirá hacia esa dirección. Al igual que el modelo simple, el eigenvalor principal tendrá las mismas características que el valor  $\lambda$ : un valor de uno hace que la población no cambie en el tiempo, mientras que valores por encima o por debajo de uno harán que la población crezca al infinito o se extinga de manera exponencial. Como el eigenvalor principal tiene la misma interpretación biológica que el valor  $\lambda$  en el modelo original, conservamos el símbolo  $\lambda$  para el eigenvalor principal y renombramos a la función  $\lambda$  como  $k$ , quedando el modelo que toma en cuenta el tamaño de los individuos como:

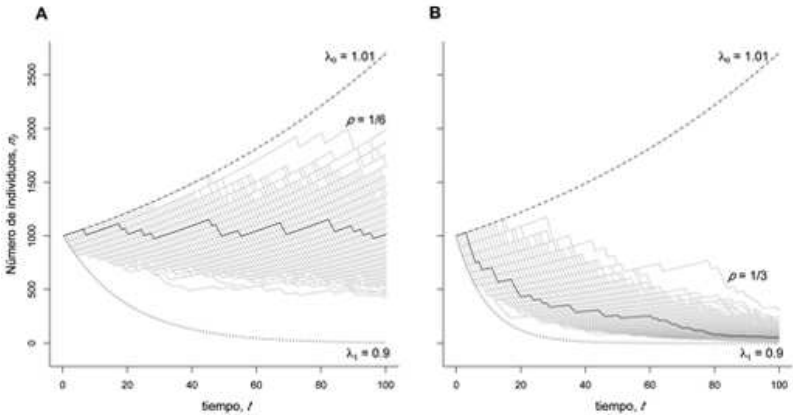
$$n_{t+1}(y) = k(x,y)n_t(x) \quad (2)$$

Una vez que hemos hecho más realista el modelo original al reconocer que los individuos de una población difieren entre sí, uno se puede hacer la pregunta: ¿qué tanto se usa esta versión del modelo? Crone, et al. (2013) muestran que de 400 artículos científicos que usan modelos para estudiar trayectorias poblacionales tomando en cuenta el tamaño de los individuos, 85 por ciento usan este tipo de modelos. Sin embargo, en este trabajo sólo 11 por ciento de los estudios se hicieron en el contexto de la biología de la conservación. Así que este grado de complejidad no es suficiente para los biólogos de la conservación.

Y con razón, porque el modelo anterior sigue considerando que las condiciones no cambian en el tiempo (supuesto 2). Así, la biología de la conservación reconoce el hecho de que, al estudiar la trayectoria de una población, es importante considerar que ésta puede experimentar cambios azarosos debidos a fenómenos inherentes a una población en peligro de extinción (e.g., deriva génica y efecto Allee) como debidos a un ambiente variable (e.g., disturbios como fuego, tormentas, sequías, etc.) que pueden ser adversos e incluso catastróficos, y que pone en riesgo su viabilidad (Beissinger, 2002). No resulta extraño entonces que los modelos que toman en cuenta la ocurrencia de estos fenómenos sean los usados con mayor frecuencia por los biólogos de la conservación (Beissinger y Westphal, 1998). No todos los cambios son estocásticos; por ejemplo, el cambio climático es, *grosso modo*, direccional, pues se ha estimado la dirección en la que el ambiente cambiará. Otros cambios son periódicos y se repiten entre años (e.g., el fenómeno de “El Niño”) o dentro de un mismo año (e.g., las estaciones). Sin embargo, para analizar el efecto de este tipo de fenómenos las modificaciones al modelo estocástico son menores.

Pasemos entonces a introducir estocasticidad al modelo dado por la ecuación 1. Supongamos que nos interesa saber cómo afecta a una población un evento negativo, pero aleatorio, como lo es la sequía. Supongamos igualmente que la sequía ocurre, en promedio, una vez en un periodo de seis años, i.e., cada año tenemos una probabilidad  $p = 1/6$  de que la sequía ocurra. Entonces tendríamos dos valores de  $\lambda$ : uno que describa a dónde se dirige la población en un año lluvioso y uno que describa a dónde se

dirige en un año con sequía. Sean estos valores  $\lambda_0$  y  $\lambda_1$ , respectivamente. Así, en un tiempo inicial tendremos  $n_0$  individuos y, para saber qué les pasará durante ese año, lanzaremos un dado y, si sale el número uno, usaremos el valor  $\lambda_1$  en la ecuación 1; si sale cualquier otro número, usaremos  $\lambda_0$ . Entonces, a lo largo del tiempo, la población saltará de seguir un comportamiento poblacional dado por  $\lambda_0$  a uno dado por  $\lambda_1$ . Aunque los saltos serán aleatorios, más frecuentemente la población estará en el estado 0 que en el 1, i.e., en un año húmedo que uno seco. Supongamos que en un año lluvioso la población crece un 1 por ciento ( $\lambda_0 = 1.01$ ) y que en un año con sequía la población decrece un 10 por ciento ( $\lambda_1 = 0.9$ ). Es decir, la población pasa aleatoriamente de un comportamiento creciente a uno decreciente (gráfica 1). ¿Cómo se ve esta trayectoria? Véase la línea negra en la gráfica 2A. Aquí se ve cómo la trayectoria se vuelve errática al saltar la población de  $\lambda_0$  a  $\lambda_1$ .



GRÁFICA 2

¿Qué significan las líneas grises? Hacer un modelo estocástico implica que dejaremos de tener un sola trayectoria de la población en el tiempo, pues para cada combinación aleatoria de años

lluviosos y secos por un periodo de 100 años tendremos una trayectoria particular. Así, si exploramos 1,000 escenarios aleatorios tendremos 1,000 trayectorias aleatorias. Estas son las líneas grises. Como se puede ver, las trayectorias caen entre las dos trayectorias originales: cuando la población sólo se comporta de acuerdo con  $\lambda_0$  o de acuerdo con  $\lambda_1$  (gráfica 1). Nótese que, en todas las trayectorias, la población se mantiene viable después de 100 años aun cuando  $\lambda_1$  predice la extinción de la población. Esto se debe a que el año seco ocurre con una baja probabilidad.

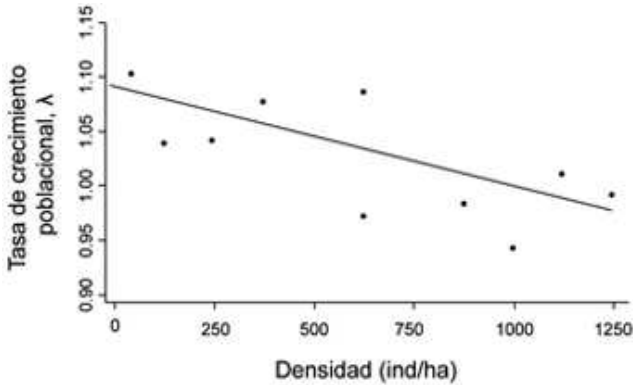
¿Qué pasa si los años secos ocurren con mayor frecuencia? Si la frecuencia con que ocurre la sequía sube de una vez en seis años a una en tres, i.e.,  $p = 1/3$ , se tiene la gráfica 2B. Como se ve, al aumentar la probabilidad de que las cosas vayan mal, la población irremediablemente se dirigirá a la extinción. Así, por ejemplo, se espera que el cambio climático aumente la frecuencia e intensidad de las sequías en los desiertos, de las lluvias en los climas húmedos y, en general, de las altas temperaturas en el planeta; esto aumentaría la probabilidad de que las poblaciones de las especies sensibles a estos fenómenos se extingan.

Hemos mostrado entonces cómo se puede aumentar la complejidad del modelo tanto a nivel de los individuos, al considerar que no todos los individuos son iguales, como a nivel de las condiciones ambientales, al considerar que no todos los años las condiciones son las mismas. Pasemos ahora a entender cómo se puede quitar el primer supuesto del modelo original: la población crece/decrece de manera exponencial.

La forma como se puede quitar el supuesto 1 es suponer que hay un límite en el número de individuos que puede haber en una población. Esto tiene sentido, pues en un espacio limitado los recursos son limitados y al alcanzar densidades poblacionales demasiado grandes, los individuos comenzarán a competir entre ellos o con individuos de otras especies por estos recursos. Mientras más cerca se encuentre una población de dicho máximo, se esperaría que, por el incremento en la competencia, se tuvieran más muertes, menos fecundidad y menor crecimiento. Se habla así de un modelo densodependiente, pues a mayor densidad de individuos en una población menor será el valor de  $\lambda$  y viceversa.

¿Cómo se introduce densodependencia en el modelo original? Una alternativa es analizar cómo cambia el valor de  $\lambda$  a diferentes

densidades. Supongamos que estudiamos 10 poblaciones con diferentes densidades. Tendríamos entonces 10 valores de  $\lambda$  diferentes. Así, esperaríamos tener los siguientes puntos en la gráfica 3:



GRÁFICA 3

La línea es un ajuste a estos puntos y modela el comportamiento promedio que tendría  $\lambda$  a diferentes densidades poblacionales. Matemáticamente esta línea se expresa como:

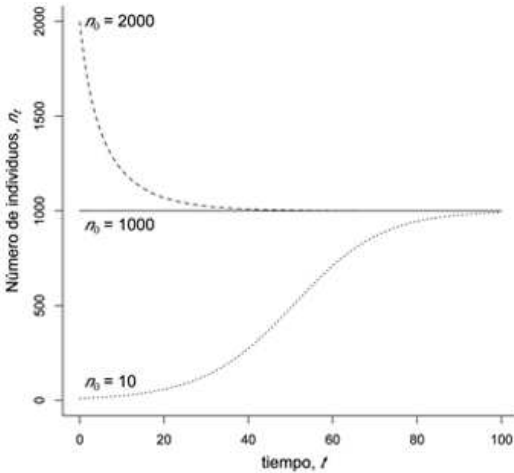
$$\lambda(d) = a + bd \quad (3)$$

donde  $d$  es la densidad poblacional. Si incorporamos esto a la ecuación 1, tenemos entonces una similar a la ecuación 2, pero aquí se toma en cuenta la densidad y no el tamaño de los individuos:

$$n_{t+1} = \lambda(d)n_t$$

Entonces, si la población ocupa un área  $A=1$  hectárea, la densidad para un tiempo  $t$  sería  $d_t = n_t/A = n_t/1 = n_t$  y ese sería el valor que introduciríamos en la función  $\lambda$  en cada tiempo  $t$ . ¿Cómo se ve esto gráficamente? Supongamos que empezamos en un tiempo 0 con tres poblaciones con diferente tamaño: 2,000, 1,000 y 100 individuos. Si usamos los valores para  $a$  y  $b$  en la ecuación 3 de

1.094 y  $9.410^{-5}$ , respectivamente, tenemos las siguientes trayectorias:



GRÁFICA 4

Como se ve, sin importar el tamaño poblacional con el que empiece una población, ésta tenderá a convergir a un valor fijo; en el ejemplo, 1,000 individuos. De esta manera, al introducir densodependencia se elimina el crecimiento exponencial, pero requiere tomar datos de distintas poblaciones para estimar un tamaño poblacional al cual se espera que converjan todas las poblaciones.

Obsérvese que hemos modificado el modelo original, un supuesto a la vez. Sin embargo, es posible generar un modelo que considere densodependencia, estocasticidad y diferencias entre individuos. Obviamente, la complejidad del mismo es mucho mayor y es aquí donde el biólogo puede ya sentirse sobrepasado en su comprensión matemática.

Una vez que hemos explorado la manera en que se modifican los tres supuestos originalmente planteados, queda la pregunta: ¿se puede agregar mayor complejidad al modelo? Como es de esperarse, la respuesta es: por supuesto. Sirvan como ejemplo un

par de supuestos adicionales no considerados en la lista presentada antes:

4. La población no interactúa con otras poblaciones.
5. Los individuos dentro de una población no interactúan entre sí.

Como es de esperarse, modificar estos supuestos implica aumentar aún más la complejidad del modelo original (Beissinger, 2002). La cuestión es, ¿ayuda en algo incorporar más elementos al modelo de manera que sea más complejo?, y, ¿tiene sentido seguir el ejemplo de los economistas y aumentar la complejidad de los modelos usados en la biología de la conservación?

#### COMPLEJIDAD

Teóricamente, uno esperaría que la curva comprensión-complejidad sea asintótica. Es decir, mientras más complejo sea un modelo más nos acercaremos a conocer el sistema que nos interesa, en este caso la trayectoria futura de una población y las causas que determinan dicha trayectoria. Obviamente existe un límite en la comprensión: la total comprensión del sistema. Esto establece un límite en lo alcanzable por un modelo. Al ir relajando supuestos nos acercaremos a dicho límite, pero, al haber un sinnúmero de supuestos inherentes a un modelo, la forma en que se llega a dicho límite debe ser asintótica. Así, debe existir un modelo que, conservando un número relativamente alto de supuestos, se acerque lo suficiente a dicho límite como para servir a nuestros objetivos.

Lo más probable, sin embargo, es que el modelo que sirva para modelar una especie no sirva para otra, pues diferentes factores determinarán las trayectorias poblacionales de diferentes especies (Brook, et al., 1997; 2000). De este modo, la cuestión será identificar aquellos factores que, para nuestra especie particular, son los que determinan más fuertemente la trayectoria de sus poblaciones (Brook, 2000; Green, et al., 2005). Así, para especies que viven en ambientes muy variables será más importante implementar un modelo que considere estocasticidad ambiental. Mientras que para especies que tienen comportamientos demográficos muy diferentes, dependiendo de la edad que tengan sus individuos (e.g., los corales que son de vida libre en sus primeras

etapas de vida y se vuelven sésiles como adultos), será más importante considerar un modelo que contemple diferencias entre individuos debido a su estadio de desarrollo.

Podemos entonces contestar a las preguntas formuladas originalmente: ¿son los modelos simples los más usados? Y, ¿qué tan complejo es el sistema que se intenta modelar? Con respecto a la primera, en la biología de la conservación no son los modelos más simples los más usados. Dado que en una población en peligro de extinción los tamaños poblacionales son reducidos, la estocasticidad juega un papel preponderante, pues un evento negativo (que en otras circunstancias podría reducir el tamaño poblacional), en una población reducida puede llevarla a la extinción. Por lo tanto, un modelo simple que no considere estocasticidad no será útil.

Con respecto a la segunda pregunta, queda claro que el sistema es complejo y, al igual que los fenómenos económicos, es dinámico, pues los factores que afectan las poblaciones lo son. La idea entonces es identificar aquellos factores que determinan en mayor medida la dirección en que se mueve una población y generar un modelo que los incorpore.

Así pues, resta por considerar otra crítica de Leontief: la falta de datos con los cuales verificar la capacidad del modelo para reflejar el fenómeno que se busca estudiar. ¿Cuál es la situación en la biología de la conservación?

#### ATERRICEMOS LOS MODELOS A LA REALIDAD

Para aterrizar los modelos anteriores se requieren diferentes cantidades de datos. Así, para ajustar el modelo más simple (ecuación 1) se necesita estimar el valor del parámetro  $\lambda$ . Si despejamos  $\lambda$  de la ecuación 1, tenemos que:

$$\lambda = n_{t+1}/n_t$$

Es decir, si conocemos el número de individuos de una población en dos años consecutivos, el valor de  $\lambda$  será el cociente de estos números. Así que conocer  $\lambda$  es relativamente sencillo: basta ir una vez al año por dos años y ver cuántos individuos hay en la población de interés. Esto es así porque este modelo es simple en términos del número de parámetros que posee: uno.



Ahora, para ajustar el modelo que toma en cuenta el tamaño de los individuos (ecuación 2) no basta con conocer el número y tamaño de los individuos de una población durante dos años consecutivos (aunque, pecando de autopromoción, cf. González y Martorell, 2013). Como el modelo necesita saber las probabilidades que tiene un individuo de pasar de un tamaño a otro de un año al siguiente, así como el tamaño de los descendientes de este individuo, se necesita que los individuos de la población sean seguidos durante al menos un año y ver si sobreviven o mueren, si crecen o decrecen, si se reproducen y, si lo hacen, cuántos y de qué tamaño son sus descendientes. Integrando toda esta información podremos conocer la función  $k$  en la ecuación 2. Como se puede uno imaginar, la cantidad de información necesaria es entonces órdenes de magnitud mayor con respecto al modelo original.

Después, para ajustar el modelo que toma en cuenta estocasticidad ambiental necesitamos conocer el valor de  $\lambda$  para cada forma en que un evento ambiental se puede presentar. En el ejemplo que se usó anteriormente sólo había dos tipos de año: lluvioso (0) y seco (1). En este caso necesitamos conocer  $\lambda_0$  y  $\lambda_1$ , i.e., necesitamos saber qué le pasa a los individuos de una población durante dos años contrastantes. De igual modo, para ajustar el modelo que toma en cuenta densodependencia, se necesitan estudiar diferentes poblaciones con diferentes densidades. Como se puede imaginar, incorporar eventos ambientales o fenómenos densodependientes más complejos requiere estudiar una población durante mucho más de un año y/o muchas poblaciones durante al menos un año.

Tenemos entonces modelos simples que requieren de pocos datos para implementarse, pero que probablemente pueden dar sólo una idea aproximada, si no es que errónea, sobre la trayectoria que sigue una especie (Beissinger y Westphal, 1998). Por otro lado, tenemos modelos lo necesariamente complejos como para proporcionar una buena descripción del sistema, pero que pueden requerir cantidades de trabajo muchísimo mayores. El problema es que generalmente la cantidad de datos disponible es limitada (Groom y Pascual, 1998; Brook, 2000) y la limitante muchas veces es económica.

Tenemos entonces otra intersección entre la biología de la conservación y la economía. Dejamos el reino de lo deseable y llegamos al reino de lo posible: ¿qué modelos se tienen para qué especies? Se tienen modelos complejos para especies que son de relevancia económica (se estudian más aquellas especies que tienen algún efecto económico para el ser humano, e.g., peces comestibles, árboles maderables, insectos plaga, virus y bacterias causantes de enfermedades contagiosas, etc.), poseen cierto atractivo (aunque, como siempre, la belleza está en el ojo de quien la mira), son fáciles de estudiar (e.g., hierbas de corta vida vs. árboles centenarios) o habitan en países desarrollados (principalmente Europa y Estados Unidos; Crone, et al., 2013). Este último aspecto es evidencia de que la ciencia requiere de un incentivo: el dinero. Son únicamente los países que asignan dinero a la ciencia los que se benefician de sus descubrimientos.

Por lo tanto, como todo fenómeno científico, la biología de la conservación parte de un interés por entender y proyectar, de la manera más rigurosa posible, el destino de las especies. Sin embargo, como fenómeno socio-económico, la capacidad del científico para entender un fenómeno complejo dependerá de las habilidades particulares que éste tenga en las diferentes áreas del conocimiento involucradas (y las matemáticas son una de las herramientas más útiles), así como de los recursos que la sociedad le asigne al científico para estudiar dicho fenómeno.

#### PARA CONCLUIR

Los economistas, al incorporar las matemáticas como la herramienta idónea para entender los fenómenos económicos, tienen un gran incentivo para aprenderlas: el dinero. Aún así, los grandes problemas que, en parte, se han debido a la incorrecta utilización de los modelos, harían pensar que la reticencia a entender las matemáticas superaría los costos que genera el no hacerlo. La biología, y en particular la biología de la conservación, se encuentran en la misma encrucijada: la humanidad está alterando un fenómeno mucho más complejo que la economía, la configuración de especies en el planeta. Entender dicho fenómeno, para en dado caso tratar de atenuarlo, requiere y requerirá del uso de las matemáticas. Los modelos que se generen conllevarán supuestos

y es importante que se tomen en cuenta al proponer escenarios para lograr la viabilidad de las especies. De lo contrario, las conclusiones que se deriven de éstos serán poco útiles, si no es que contraproducentes, para la conservación de las especies. La economía ha cometido este tipo de errores y los gobiernos de todo el mundo han tenido que lidiar con las consecuencias. Sin embargo, ante el peligro de extinción que corren muchas especies no podemos darnos el lujo de cometer errores similares al plantear políticas de conservación.

## BIBLIOGRAFÍA

- Beissinger, S. R., 2002. Population viability analysis: past, present, future. En Beissinger, S. R. y McCullough, D. R. (eds.), *Population Viability Analysis*. Chicago: University of Chicago Press, pp.5-17.
- Beissinger, S. R. y Westphal, M. I., 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *The Journal of Wildlife Management*, 62, pp.821-841.
- Bianco, K. M., 2008. *The Subprime Lending Crisis*. Alphen aan den Rijn, Netherlands: CCH, Wolters Kluwer Law & Business.
- Boyce, M., 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23, pp.481-497.
- Brook, B.W., Lim, L., Harden, R. y Frankham, R., 1997. Does population viability analysis software predict the behaviour of real populations? A retrospective study on the Lord Howe Island woodhen *Tricholimnas sylvestris* (Sclater). *Biological Conservation*, 82, pp.119-128.
- Brook, B. W., 2000. Pessimistic and optimistic bias in population viability analysis. *Conservation Biology*, 14, pp.564-566.
- Brook, B., O'Grady, J., Chapman, A. y Burgman, M., 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature*, 404, pp.385-387.
- Brunnermeier, M. K., 2008. Deciphering the liquidity and credit crunch, 2007-2008. *Journal of Economic Perspectives*, 23, pp.77-100.
- Caughley, G., 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology*, 63, pp.215-244.
- Chambers, D. R., Kelly, M. A. y Lu, Q., 2010. The role of the constant recovery assumption in the subprime bubble. *The Journal of Alternative Investments*, 13, pp.30-40.
- Fawcett, T. W. y Higginson, A. D., 2012. Heavy use of equations impedes communication among biologists. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, pp.11735-11739.
- Fazey, I., Fischer, J. y Lindenmayer, D. B., 2005. What do conservation biologists publish? *Biological Conservation*, 124, pp.63-73.
- González, E. J. y Martorell, C., 2013. Reconstructing shifts in vital rates driven by long-term environmental change: a new demographic method based on readily available data. *Ecology and Evolution*, 3, pp.2273-2284.
- Green, J. L., Hastings, A., Arzberger, P., Ayala, F. J., Cottingham, K. L., Cuddington, K., Davis, F., Dunne, J. A., Fortin, M.-J., Gerber, L. y Neubert, M., 2005. Complexity in ecology and conservation: mathematical, statistical, and computational challenges. *Bioscience*, 55, pp.501-510.

- Groom, M. J. y Pascual, M. A., 1998. The analysis of population persistence: an outlook on the practice of viability analysis. En Fiedler, P. L. y Kareiva, P. M. (eds.), *Conservation Biology*. 2a edición. Nueva York: Chapman & Hall, pp.4-27.
- Leontief, W., 1971. Theoretical assumptions and non-observed facts. *The American Economic Review*, 61, pp.1-7.
- May, R. M., 2004. Uses and abuses of mathematics in biology. *Science*, 303, pp.790-793.
- Mayer, C., Pence, K. y Sherlund, S. M., 2009. The rise in mortgage defaults. *Journal of Economic Perspectives*, 23, pp.27-50.
- Morris, W. F. y Doak, D. F., 2003. *Quantitative Conservation Biology: Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Primack, R. B., 2012. *A Primer of Conservation Biology*. 5ta edición. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Soulé, M. E., 1985. What is conservation biology? *BioScience*, 35, pp.727-734.
- Stanton, R. y Wallace, N., 2011. The bear's lair: Index credit default swaps and the subprime mortgage crisis. *Review of Financial Studies*, 24, pp.3250-3280.