

PERFILES DE SUPERVIVENCIA AJUSTADOS MEDIANTE MODELOS LINEALES Y DE WEIBULL: ESTIMANDO ESTRUCTURAS ESTABLES Y ESTACIONARIAS PARA POBLACIONES DE UNGULADOS DEL PLEISTOCENO

G. Rodríguez-Gómez^{1,2}, J.A. Martín-González³ y P. Palmqvist²

¹ Departamento de Matemáticas y Computación, Facultad de Ciencias, Universidad de Burgos, Plaza Misael Bañuelos s/n, 09001 – Burgos, España. Email: jamartin@ubu.es

² PACEA-UMR5199CNRS, Université de Bordeaux, Allée Geoffroy St Hilaire, Bâtiment B18, CS 50023, 33615 – Pessac Cedex, Francia. Email: guillerwilson@gmail.com

³ Departamento de Ecología y Geología, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga, Campus Universitario de Teatinos s/n, 29071 – Málaga, España. Email: ppb@uma.es

Palabras clave: Pleistoceno, ungulados, curvas de supervivencia, modelo lineal, modelo de Weibull

INTRODUCCIÓN

En los yacimientos pleistocenos de conservación excepcional el registro de las especies de ungulados representadas en la tafocenosis permite agrupar los individuos según clases de edad y reconstruir sus perfiles de mortalidad y supervivencia, lo que abre la posibilidad de obtener inferencias sobre la conducta de los depredadores y/o carroñeros responsables de la acumulación, como sus estrategias de selección de presas (Palmqvist et al., 1996). Ahora bien, para ello es importante conocer si (i) la tafocenosis se puede considerar una muestra aleatoria de la población original, reflejando su distribución el perfil de supervivencia de la misma, o (ii) los agentes acumuladores sesgaron la representación de los individuos según clases de edad. Existen dos modelos teóricos de mortalidad (Kurtén, 1953): el diacrónico (*attritional mortality*) y el sincrónico (*catastrophic mortality*). El primero se caracteriza por un perfil en forma de “U”, resultante de una sobrerrepresentación de los individuos muy jóvenes y seniles, las clases de edad más vulnerables, respecto a los adultos en edad reproductiva (Klein, 1982; Stiner 1990). Este patrón se debe a la intervención de factores ecológicos, como la mortalidad infantil, la epizootia, la depredación y la competencia intraespecífica por los recursos. El segundo tiene un perfil en forma de “L”, mostrando un descenso progresivo de la abundancia relativa de individuos conforme progresan la edad. En esta situación, las frecuencias relativas de individuos según clases de edad en la tafocenosis serían proporcionales a las abundancias en la población original, representando una instantánea del perfil de supervivencia de dicha población (Fernandez et al., 2009). El patrón de mortalidad que podría encajar con este modelo sería el de desastres naturales como sequías, inundaciones, incendios o erupciones volcánicas. Obviamente, para reconstruir perfiles de mortalidad y supervivencia es necesario definir los intervalos de edad a los que se pueden adscribir los especímenes conservados en la tafocenosis. En el caso de los ungulados, la aproximación más común es analizar los patrones de erupción y desgaste dental (Klein et al., 1981; Fernandez y Legendre, 2003), aunque también se usan otros índices como el grado de fusión de las epífisis y la osteocronología (Lister, 1999; Castanet et al., 2004).

Dada la importancia de disponer de perfiles de mortalidad realistas, se han utilizado aproximaciones matemáticas para reconstruir las poblaciones fósiles mediante tablas de vida (Kurtén, 1953, 1983; Van Valen, 1964; Voorhies, 1969; Fernandez y Legendre 2003; Mithlacher, 2003; Monchot et al., 2012; Price et al., 2016) y matrices de Leslie (Monchot et al., 2012; Rodríguez-Gómez et al., 2013, 2014, 2016a, 2017a, 2017b, 2017c; Martín-González et al., 2016; Domingo et al., 2017). Las primeras permiten comparar estructuras de edad de poblaciones fósiles entre especies en diferentes contextos y grupos taxonómicos. Las matrices de Leslie se emplean en dinámica de poblaciones para representar perfiles de supervivencia y describir sus oscilaciones. En paleontología se han empleado para análisis de estabilidad y estacionariedad de perfiles de mortalidad o supervivencia extraídos de conjuntos fósiles (Monchot et al. 2012; Martín-González et al. 2016) y también para sugerir sesgos en las tafocenosis de algunos yacimientos (Domingo et al. 2017; Rodríguez-Gómez et al. 2017a).

Rodríguez-Gómez et al. (2013, 2014) desarrollaron un modelo que permite estimar la disponibilidad de recursos cárnicos para las poblaciones humanas de cazadores-recolectores, basado en estudios previos (Palmqvist et al., 2003; Vizcaíno et al., 2004, 2010), incorporando matrices de Leslie para modelar la dinámica que rige el paso de cada generación a la siguiente. Asumiendo perfiles de supervivencia basados en modelos lineales, no paramétricos, según funciones definidas de diferente modo en el intervalo de subadultos y adultos, así como restringiendo las matrices y los perfiles a las condiciones de las poblaciones estacionarias (las que presentan una tasa de crecimiento cero) y estables (con una composición por clases de edad que no cambia), obtuvieron estructuras de población y muerte para diversas especies de ungulados del Pleistoceno. Buscaron estructuras estables y estacionarias al asumir que representarían las estructuras promedio de las poblaciones de ungulados, oscilando las variaciones en su tamaño y composición en torno a un valor que tiende a mantenerse constante en el tiempo (Spinage 1972; Promislow y Harvey, 1990; Owen-Smith, 1993). La aplicación de este modelo a los yacimientos del Pleistoceno de la Sierra de Atapuerca (Burgos) y Orce (Granada) ha proporcionado información relevante sobre los primeros

pobladores humanos del continente, como su presencia o ausencia en los ecosistemas según la disponibilidad de recursos cárnicos y el nivel de competencia por los mismos, a partir de la comparación entre las densidades estimadas y esperadas para los consumidores secundarios (Rodríguez-Gómez et al., 2013, 2014, 2016a, 2017a, 2017b, 2017c). Bajo estas premisas y asunciones, Martín-González et al. (2016) presentaron una nueva aproximación que proporciona perfiles de supervivencia y mortalidad a partir de modelos paramétricos usados habitualmente en los análisis de curvas de supervivencia, centrándose en la distribución de Weibull para describir poblaciones fósiles de *Bison priscus* de yacimientos del Pleistoceno medio. La dinámica de paso de una generación a la siguiente sigue regida por matrices de Leslie, manteniendo las poblaciones estables y estacionarias. Sin embargo, los perfiles se expresan como una familia paramétrica (funciones continuas y derivables), lo que simplifica la computación, obteniendo perfiles de supervivencia y estructuras de población estables para evaluar la sostenibilidad de las poblaciones y las estrategias de caza con más facilidad que en el modelo lineal (Martín-González et al., 2016).

OBJETIVOS

El objetivo de este estudio es comparar las aproximaciones basadas en modelos lineales (Rodríguez-Gómez et al., 2013) y de Weibull (Martín-González et al., 2016), con vistas a representar perfiles de supervivencia y estructuras de población (esto es, porcentajes de individuos en cada clase de edad) en poblaciones fósiles de ungulados a partir de la dinámica generada con matrices de Leslie.

MÉTODOS

El perfil de supervivencia por edades de una población viene dado por: $X_t = [X_t^1, \dots, X_t^n]$, siendo X_t^n la proporción de individuos de edad n que siguen vivos en el tiempo t . El paso de un periodo de tiempo al siguiente viene modelado por la matriz de Leslie (L):

$$X_{t+1} = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 & \dots & a_n \\ b_1 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & b_{n-1} & 0 \end{pmatrix} X_t \quad (1)$$

Donde a_i es la fecundidad (número de crías per cápita) y b_i la proporción de individuos que sobreviven de la edad i a la $i+1$, lo que representa una aproximación discreta (paso de año a año) de la tasa de supervivencia instantánea (en estos modelos se considera una población formada únicamente por hembras). La matriz describe la dinámica general de la población, aunque el objetivo es modelar poblaciones estables y estacionarias, lo que equivale a encontrar el autovector v de la matriz de Leslie asociado al autovalor 1. Conforme al álgebra lineal, la ecuación característica de L para $\lambda = 1$ se puede escribir según:

$$a_1 + a_2 b_1 + a_3 b_1 b_2 + \dots + a_n b_1 \dots b_{n-1} = 1 \quad (2)$$

Lo que permite conocer el autovector v en función de b_i ,

$$X_i = v = [1, b_1, b_1 b_2, \dots, b_1 \dots b_{n-1}] \quad (3)$$

En la literatura se encuentran dos métodos para abordar esta situación: el basado en modelos lineales definidos de forma diferente en dos intervalos distintos (Rodríguez-Gómez et al., 2013) y el paramétrico (Martín-González et al., 2016), donde se considera que los valores de X_i siguen el patrón de una familia paramétrica. En el modelo no paramétrico, al considerar X_i como una función continua definida a trozos, en la que cada intervalo es un modelo lineal, la única información que se maneja es que X_i debe de ser el autovector v de la matriz de Leslie asociado al autovalor 1, ecuación (3) que tiene $n-1$ incógnitas, lo que se puede simplificar colapsando la tasa de supervivencia instantánea b_i del grupo de subadultos y adultos en dos únicas probabilidades:

$$b_1 = b_2 = \dots = b_{k-1}, b_k = b_{k+1} = \dots = b_{n-1} \quad (4)$$

A partir de esta simplificación se puede obtener el autovector v asociado al autovalor 1 fijando la b_i de los subadultos y buscando la b_i de los adultos, pues la mortalidad juvenil se correlaciona mejor que la adulta con las características vitales de las especies (Promislow y Harvey, 1990).

En el modelo paramétrico se considera que la proporción de individuos que permanecen vivos al final del periodo i sigue la función de supervivencia de la distribución de Weibull, es decir:

$$X_i = S(i) = -e^{(-i/\lambda)^k}, i = 0, \dots, n \quad (5)$$

Por tanto, escribiendo el valor de b_i en función de esta consideración:

$$b_i = \frac{X_{i+1}}{X_i} = \frac{S(i+1)}{S(i)} = \frac{e^{-(i+1/\lambda)^k}}{e^{-(i/\lambda)^k}} = e^{\left(\frac{i}{\lambda}\right)^k - \left(\frac{i+1}{\lambda}\right)^k}, i = 1, \dots, n - 1 \quad (6)$$

Finalmente, la ecuación de estabilidad es:

$$\sum_{i=1}^n a_i \cdot e^{-\left(\frac{i-1}{\lambda}\right)^k} = 1 \quad (7)$$

Una vez establecidas las fecundidades de cada especie, tenemos una ecuación no lineal con dos parámetros. Fijado k , se obtiene con métodos de aproximación numérica el valor de $\lambda_{est}(k)$ comprendido en el intervalo $[0, 2]$. Se dispone así para cada especie de una familia paramétrica de perfiles definidos según:

$$S^{a_1, \dots, a_n}(t; k, \lambda_{est}(k)) \quad (8)$$

El significado de los términos b_i en ambos métodos se puede interpretar en la Figura 1, donde se representa la tasa de supervivencia instantánea b_i y la proporción de individuos que pasan de la edad i a la $i+1$ en la especie *Dama dama*. En trazo rojo, aparecen los resultados del modelo no paramétrico (función discontinua a trozos, en la que los dos intervalos representan la edad subadulta y la adulta). Los valores de b_i son diferentes en ambas edades hasta llegar al caso extremo, poco realista, en el que se igualan (representado en verde sólido). Este caso coincide con $k = 1$, la distribución exponencial. Por otro lado, tenemos la familia de modelos de Weibull, representada en azul discontinuo. En ellos la tasa de supervivencia instantánea es continua respecto a la edad, cambiando progresivamente desde el nacimiento hasta estabilizarse en la edad adulta. Se distinguen dos situaciones: las curvas desde la verde hasta la negra modelan una probabilidad de supervivencia menor o igual cerca del nacimiento que en la edad adulta; las restantes dan más probabilidad de supervivencia al principio de la vida ($k > 1$), escenario no realista (Promislow y Harvey, 1990).

RESULTADOS

Para ilustrar la comparación entre los dos métodos de búsqueda de perfiles de supervivencia estables y estacionarios, se presenta una representación gráfica tomando como ejemplo la especie *D. dama* (Fig. 2). En ella se observan perfiles de supervivencia en los que se representan clases de edad frente a porcentajes de población (Figs. 2a, c y d), así como la relación entre k y λ que hace a tales perfiles estables (Figs. 2b, e y f). La Figura 2a muestra en rojo los perfiles del modelo lineal (funciones definidas en dos intervalos, continuas pero no derivables) y en azul los de Weibull (funciones paramétricas). En ambos casos no se ha añadido ninguna otra restricción, pudiéndose ver la flexibilidad que aporta la familia de distribuciones de Weibull, la cual cubre un abanico más amplio de posibilidades. Aunque la mayoría de los perfiles situados hacia los extremos no son útiles en la práctica, esa flexibilidad se puede usar con especies que así lo demanden por sus características reproductivas o cualquier otra circunstancia de la especie. La Figura 2b muestra el conjunto de valores de k y λ que dan lugar a los perfiles estables de Weibull. Aunque no expresan visualmente como es el perfil de supervivencia, contienen toda la información para construirlo.

Las Figuras 2c y d muestran los perfiles y la pareja de parámetros que los genera cuya población en la edad más longeva se encuentra en el intervalo $[0,0001, 0,05]$, lo que equivale a que solo el 5% de la población supera la edad más longeva establecida a priori. Las Figuras 2e y f muestran los perfiles y parámetros correspondientes al intervalo $[0,0001, 0,01]$, equivalente a que solo el 1% de la población supera la edad máxima. Se aprecia una reducción drástica de perfiles estables y de posibilidades de modelización. Por lo tanto, establecemos la restricción $[0,0001, 0,05]$ para el resto de análisis ya que mantiene un compromiso entre limitar la población que supera la edad más longeva establecida a priori y dejar un número representativo de perfiles estables. El perfil de Weibull para $k = 1$, que coincide con la distribución exponencial (b_i constantes), se representa en verde, destacándose en la Figura 2f dicho valor con su correspondiente λ . Dicho perfil es cercano a la familia generada por el método no paramétrico (rojo).

Finalmente, en las Figuras 3 y 4 se presentan los perfiles de supervivencia estables de los modelos lineales (en rojo) y de Weibull (en azul), así como las parejas de valores k y λ , de todas las especies analizadas con una restricción para la mayor edad permitida en el intervalo $[0,0001, 0,05]$. Según la pendiente de la curva exponencial, las especies se separan en tres grupos (desde más suave a más fuerte): (i) *Elephas maximus*, *Loxodonta africana* y *Rinoceros unicornis* (menor diferencia entre el número de jóvenes y seniles en la población, $k = 0,5-1,0$, $\lambda = 3-20$); (ii) *Bison bison*, *Castor fiber*, *Cervus elephus*, *D. dama* y *Equus quagga* ($k = 0,1-1,0$, $\lambda = 0,0-4,0$); y (iii) *Sus scrofa* (mayor diferencia, $k = 0,0-0,45$, $\lambda < 0,1$). Conviene recordar que, dentro de cada especie, el valor de k informa sobre la edad del perfil de supervivencia estable (la población es más joven cuanto mayor es dicho valor) y el de λ sobre la fertilidad (la población es más fértil cuanto menor es dicho valor) (Martín-González et al. 2016).

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto CGL2016-78577-P.

Referencias

- Castanet, J., Croci, S., Aujard, F., Perret, M., Cubo, J., DeMargerie, E., 2004. Lines of arrested growth in bone and age estimation in a small primate: *Microcebus murinus*. *Journal of Zoology* 263,31–39.
- Domingo, L., Rodríguez-Gómez, G., Libano, I., Gómez-Olivencia, A., 2017. New insights into the Middle Pleistocene paleoecology and paleoenvironment of the Northern Iberian Peninsula (Punta Lucero Quarry site, Biscay): A combined approach using mammalian stable isotope analysis and trophic resource availability modeling. *Quaternary Science Reviews* 169, 243-262.
- Fernandez, P., Legendre, S., 2003. Mortality curves for horses from the Middle Palaeolithic site of Bau de l'Aubesier (Vaucluse, France): methodological, palaeo-ethnological, and palaeo-ecological approaches. *Journal of Archaeological Science* 30, 1577-1598.
- Fernandez, P., 2009. De l'estimation de l'âge individuel dentaire au modèle descriptif des structures d'âge des cohortes fossiles : l'exemple des Equidae et du time-specific model en contextes paléobiologiques pléistocènes. *Bulletin de la Société préhistorique française* 106, 5-14.
- Klein, R.G., Wolf, C., Freeman, L.G., Allwarden, K., 1981. The use of dental crown heights for constructing age profiles of red deer and similar species in archaeological samples. *Journal of Archaeological Science* 8, 1-31.
- Klein, R.G., 1982. Age (mortality) profiles as a means of distinguishing hunted species from scavenged ones in Stone Age archaeological sites (Africa). *Paleobiology* 8, 151-158.
- Kurtén, B., 1953. On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations. *Acta zool. fenn.*, 76,1-122.
- Kurtén, B., 1983. Variation and dynamics of a fossil antelope population. *Paleobiology* 9, 62-69.
- Lister, A.M., 1999. Epiphyseal fusion and postcranial age determination in the woolly mammoth, *Mammuthus primigenius* (Blum.). *Deinsea* 6, 79-88.
- Martín-González, J. A., Mateos, A., Rodríguez-Gómez, G., Rodríguez, J., 2016. A parametrical model to describe a stable and stationary age structure for fossil populations. *Quaternary International* 413, 69-77.
- Mihlbachler, M. C., 2003. Demography of late Miocene rhinoceroses (*Teleoceras proterum* and *Aphelops malacorhinus*) from Florida: linking mortality and sociality in fossil assemblages. *Paleobiology*, 29, 412-428.
- Monchot, H., Fernandez, P., Gaillard, J.-M., 2012. Paleodemographic analysis of a fossil porcupine (*Hystrix refossa* Gervais, 1852) population from the Upper Pleistocene site of Geula Cave (Mount Carmel, Israel). *Journal of Archaeological Science* 39, 3027-3038.
- Owen-Smith, N., 1993. Comparative Mortality Rates of Male and Female Kudus: The Costs of Sexual Size Dimorphism. *Journal of Animal Ecology* 62, 3, 428-440.
- Palmqvist, P., Martínez-Navarro, B., Arribas, A., 1996. Prey selection by terrestrial carnivores in a Lower Pleistocene paleocommunity. *Paleobiology* 22, 514-534.
- Palmqvist, P., Gröcke, D. R., Arribas, A., Fariña, R. A., 2003. Paleoecological reconstruction of a Lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$, $\delta^{18}O$, Sr: Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology* 29, 205-229.
- Price, M., Wolfhagen, J., Otárola-Castillo, E., 2016. Confidence intervals in the analysis of mortality and survivorship curves in zooarchaeology. *American Antiquity* 81, 157-173.
- Promislow, D.E.L., Harvey, P.H., 1990. Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology* 220, 417-437.
- Rodríguez-Gómez, G., Rodríguez, J., Martín-González, J. A., Goikoetxea, I., Mateos, A., 2013. Modeling trophic resource availability for the first human settlers of Europe: The case of Atapuerca-TD6. *Journal of Human Evolution* 64, 645-657.
- Rodríguez-Gómez, G., Mateos, A., Martín-González, J. A., Blasco, R., Rosell, J., Rodríguez, J., 2014. Discontinuity of human presence at Atapuerca during the early Middle Pleistocene: A matter of ecological competition? *PLoS ONE* 9, e101938.
- Rodríguez-Gómez, G., Palmqvist, P., Rodríguez, J., Mateos, A., Martín-González, J. A., Espigares, M.-P., Ros-Montoya, S., Martínez-Navarro, B., 2016a. On the ecological context of the earliest human settlements in Europe: Resource availability and competition intensity in the carnivore guild of Barranco León-D and Fuente Nueva-3 (Orce, Baza Basin, SE Spain). *Quaternary Science Reviews* 143, 69-83.
- Rodríguez-Gómez, G., Mateos, A., Martín-González, J. A., Rodríguez, J., 2016b. Measuring intraguild competition from faunal assemblages to compare environmental conditions among paleocommunities. *Quaternary International* 413, 55-68.
- Rodríguez-Gómez, G., Rodríguez, J., Martín-González, J. A., Mateos, A., 2017a. Carnivores and humans during the Early and Middle Pleistocene at Sierra de Atapuerca. *Quaternary International* 433, 402-414.

- Rodríguez-Gómez, G., Palmqvist, P., Ros-Montoya, S., Espigares, M. P., Martínez-Navarro, B., 2017b. Resource availability and competition intensity in the carnivore guild of the Early Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Baza Basin, SE Spain). *Quaternary Science Reviews* 164, 154-167.
- Rodríguez-Gómez, G., Rodríguez, J., Martín-González, J. A., Mateos, A., 2017c. Evaluating the impact of Homo-carnivore competition in European human settlements during the Early to Middle Pleistocene. *Quaternary Research* 88, 129-151.
- Shipman, P., 1975. Implications of drought for vertebrate fossil assemblages, *Nature*, 257, 667-668.
- Spinage, C. A., 1972. African Ungulate Life Tables. *Ecology* 53, 4, 645-652.
- Stiner, M.C., 1990. The use of mortality patterns in archaeological studies of hominid predatory adaptations. *Journal of Anthropological Archaeology* 9, 305-351.
- Van Valen, L., 1964. Age in two fossil horse populations. *Acta Zoologica* 45, 93-106.
- Vizcaíno, S. F., Fariña, R. A., Zárate, M. A., Bargo, M. S., Schultzd, P., 2004. Palaeoecological implications of the mid-Pliocene faunal turnover in the Pampean Region (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 213, 101-113.
- Vizcaíno, S. F., Bargo, M. S., Kay, R. F., Fariña, R. A., Giacomo, M. D., Perry, J. M. G., Prevosti, F. J., Toledo, N., Cassini, G. H., Fernicola, J. C., 2010. A baseline paleoecological study for the Santa Cruz Formation (late-early Miocene) at the Atlantic coast of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292, 507-519.
- Voorhies, M.R., 1969. Taphonomy and Population Dynamics of an Early Pliocene Vertebrate Fauna, Knox County, Nebraska, 1. University of Wyoming. Special Paper, Contributions to Geology, 1-69.