

Capítulo 4

Dinámica poblacional

Conceptos clave:

Características generales de los modelos matemáticos de dinámica poblacional
Modelos discretos y continuos de crecimiento exponencial
Modelos discretos y continuos de crecimiento logístico (densodependiente)
Modificaciones al modelo logístico: modelo θ -logístico, modelos con tiempo de retardo, modelos probabilísticos, modelos matriciales

4.1. Introducción

El capítulo anterior consistió en una breve introducción a conceptos demográficos básicos. En este capítulo aplicaremos algunos de esos conceptos para el estudio de la dinámica poblacional. Partiremos del modelo básico de dinámica poblacional presentado en el capítulo anterior. [Dar resumen de contenidos de este capítulo.]

En el capítulo anterior vimos que la densidad poblacional está determinada por cuatro procesos demográficos básicos—natalidad, mortalidad, inmigración y emigración—resumidos en la siguiente ecuación: $\text{Densidad}_{t+1} = \text{Densidad}_t + \text{Natalidad} - \text{Mortalidad} + \text{Inmigración} - \text{Emigración}$. En este capítulo tomaremos esta ecuación básica para presentar modelos de dinámica poblacional. Para esto es útil transformar este modelo en uno con notación matemática. Para esto definimos N_t como la densidad de la población en un tiempo t , y B_t , D_t , I_t y E_t como el número de individuos nacidos, muertos, inmigrantes y emigrantes en ese intervalo. De este modo, podemos describir la ecuación de arriba como

$$N_{t+1} = N_t + B_t - D_t + I_t - E_t. \quad (4.1)$$

Esta es la ecuación básica de dinámica poblacional, y todos los modelos que veremos en el resto del capítulo y en los subsiguientes son variaciones de este modelo básico. La ecuación nos dice cómo cambia el número de individuos en la población en función del número de nacimientos, muertes, inmigraciones y emigraciones. Una forma alternativa de pensar en esta ecuación es refiriéndonos siempre al número de individuos en la población, definiendo tasas de nacimiento b , mortalidad d , inmigración i y emigración e . De este modo, podemos reescribir la ecuación 4.1 como

$$N_{t+1} = N_t + bN_t - dN_t + iN_t - eN_t, \quad (4.2)$$

o, reorganizando,

$$N_{t+1} = N_t + N_t(b - d + i - e), \quad (4.3)$$

que es equivalente a

$$N_{t+1} = N_t(1 + b - d + i - e). \quad (4.4)$$

La ecuación 4.4 nos dice que la densidad de la población en el tiempo $t + 1$ depende de la densidad en el tiempo t multiplicado por una tasa de crecimiento poblacional que depende de las tasas de nacimientos, muertes, inmigraciones y emigraciones. Como veremos en la sección siguiente, cuando estas tasas son constantes podemos resumirlas en un único parámetro, $\lambda = 1 + b - d + i - e$, la tasa finita de crecimiento poblacional, llevando a un crecimiento exponencial o geométrico en el que la población crece con la misma tasa independientemente de su densidad. Sin embargo, este tipo de crecimiento es poco realista, ya que en algún momento el espacio o el alimento se vuelven limitados, y veremos también como podemos modificar este modelo básico para que la tasa de crecimiento dependa de la densidad

4.2. Crecimiento independiente de la densidad

Como mencionamos más arriba, cuando las tasas de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración son constantes, la población crecerá exponencialmente. En el caso de una población con generaciones que no se superponen, podemos usar un modelo discreto basado en una relación de recurrencia entre las densidades de la población en distintos momentos, de modo que la densidad de la población en un tiempo t se utiliza para calcular la densidad de un tiempo subsiguiente $t + 1$,

$$N_{t+1} = \lambda N_t. \quad (4.5)$$

En este modelo, la tasa de crecimiento per capita (i.e., N_{t+1}/N_t) se mantiene constante, de modo que la capacidad de cada individuo de reproducirse es independiente de la densidad (Fig. 4.1, panel derecho). Como el número de individuos en la población aumenta, esto lleva a que la tasa de crecimiento poblacional se acelere (Fig. 4.1, panel izquierdo).

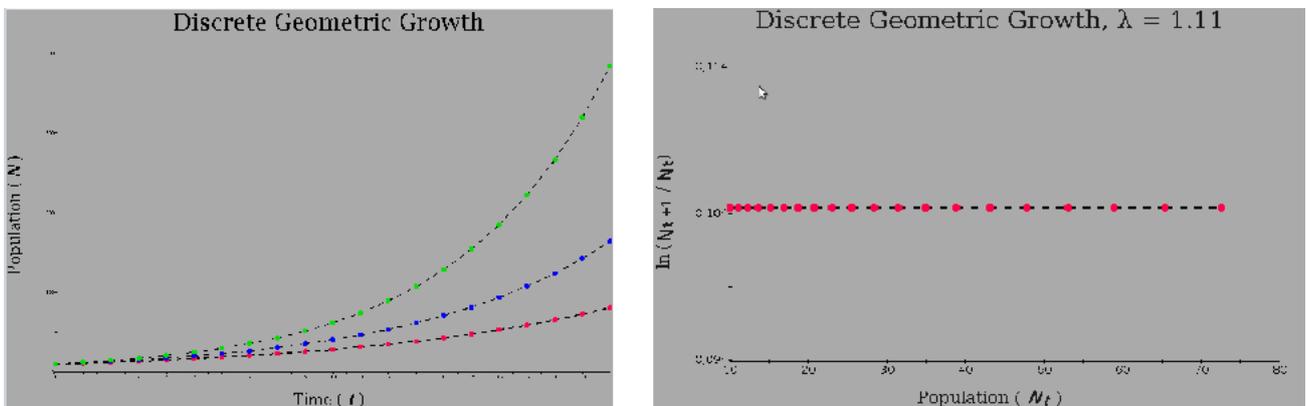


Figura 4.1: Trayectoria poblacional (izquierda) y tasa per cápita de crecimiento poblacional (derecha) para una población con crecimiento exponencial y generaciones que no se superponen, resultante del modelo descrito por la ecuación 4.5.

Para el caso de poblaciones con generaciones que se superponen (reproducción “continua”), podemos usar un modelo continuo basado en una ecuación diferencial, que describe el cambio en la densidad ante un cambio infinitesimal de tiempo

$$\frac{dN}{dt} = rN. \quad (4.6)$$

Como en el modelo discreto, en este modelo continuo la tasa per capita de crecimiento (i.e., $dN/(Ndt)$) se mantienen constante, y la población crece en forma acelerada (Fig. 4.2)

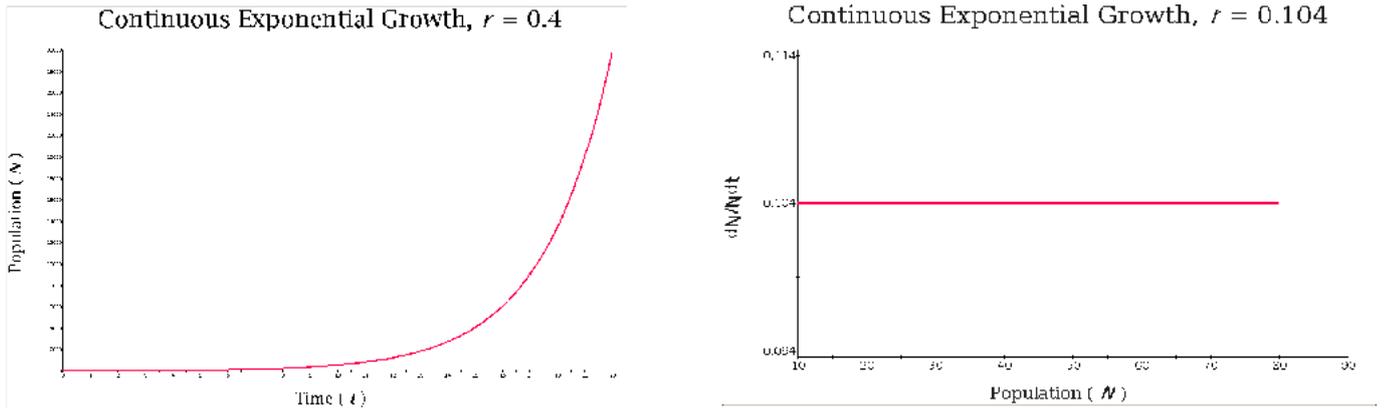


Figura 4.2: Trayectoria poblacional (izquierda) y tasa per cápita de crecimiento poblacional (derecha) para una población con crecimiento exponencial y generaciones que se superponen, resultante del modelo descrito por la ecuación 4.6.

4.3. Crecimiento densodendiente

Thomas Malthus, en su libro sobre ensayo sobre la población (Malthus, 1798), quien notó que “la capacidad de una población es indefinidamente mayor que la capacidad de la Tierra para producir subsistencia para el hombre”. En otras palabras, el crecimiento ilimitado de una población no es posible, ya que tarde o temprano los recursos (o el espacio, o los predadores) limitarán el crecimiento poblacional. Esto lleva a que la capacidad de cada individuo de reproducirse disminuya con la densidad, es decir, a que el crecimiento poblacional sea densodependiente.

La idea propuesta por Malthus puede hoy parecernos obvia, pero no lo era en los tiempos de Malthus. Muchos de sus contemporáneos creían que el progreso y el crecimiento de las poblaciones humanas era ilimitado. De hecho, sus ideas fueron muy controvertidas, e influyeron sobre algunos de los biólogos más importantes de la época, notablemente Charles Darwin, quien escribió “En octubre de 1838 leí el libro de Malthus sobre la población. [...] Me llamó la atención que en esas circunstancias las variedades favorables tenderían a ser preservadas, y las favorables a ser destruidas. El resultado sería la formación de nuevas especies.” (Darwin, 1859).

El primer modelo de crecimiento poblacional densodependiente fue el propuesto por un estudiante doctoral belga llamado Pierre-François Verhulst (1845), quien, por algún motivo inexplicable, lo llamó “ecuación logística” (“équation logistique” en francés),

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right). \quad (4.7)$$

Este modelo logístico propuesto de Verhulst es una modificación del modelo exponencial para poblaciones con generaciones superpuestas que vimos más arriba (eq. 4.6), en el que la densidad poblacional es multiplicada por una función de la densidad poblacional, $1 - N/K$, donde K es la “capacidad de carga” del ambiente donde vive la población, es decir, el número máximo de individuos de esta población que el ambiente puede soportar. El valor de esta función varía entre 1, cuando $N = 0$, y 0, cuando $N = K$. Así, cuando la densidad es muy baja (cercana a cero), la población crece exponencialmente. En cambio, cuando la densidad es muy alta (cercana a K) el crecimiento poblacional se detiene, ya que dN/dt tiende a cero. La población crece con mayor velocidad densidades intermedias, específicamente cuando $N = K/2$ (Fig. 4.3).

La idea también puede aplicarse para una población con generaciones que no se superponen, modificando el modelo discreto para incorporar la densopendencia. Un modelo posible es

$$N_{t+1} = N_t e^{r\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)}. \quad (4.8)$$

Un modelo alternativo es

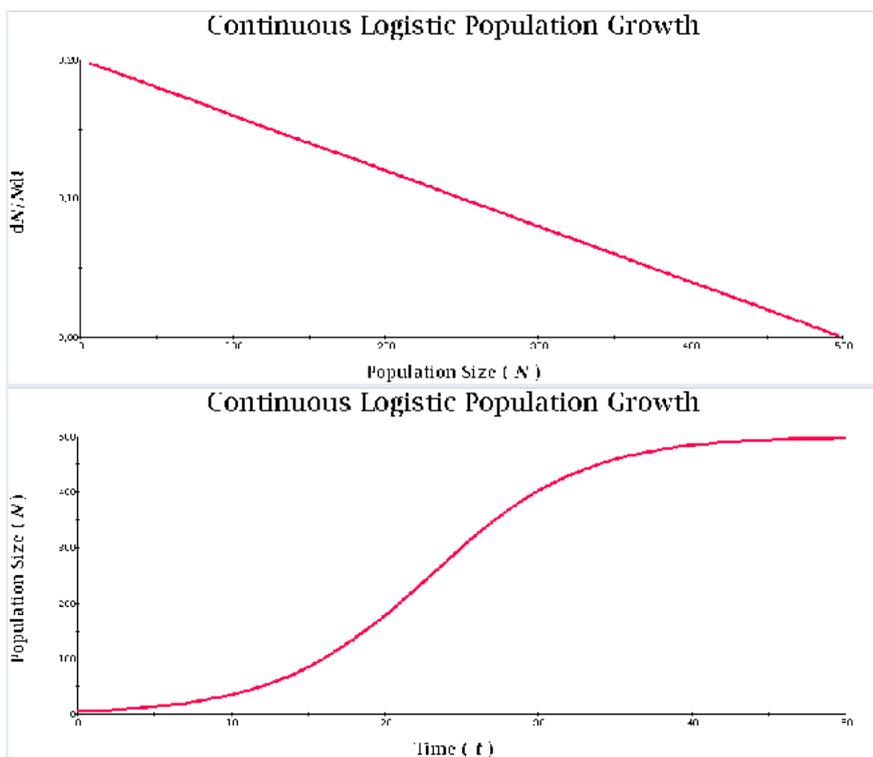


Figura 4.3: Trayectoria poblacional (abajo) y tasa per cápita de crecimiento poblacional (arriba) para una población con crecimiento logístico y generaciones que se superponen, resultante del modelo descrito por la ecuación 4.7.

$$N_{t+1} = N_t e^{r(1-\frac{N}{K})}. \quad (4.9)$$

Los modelos 4.8 y 4.9, si bien difieren en los detalles, tienen comportamientos similares: en ambos casos, la tasa de crecimiento por capita disminuye linealmente con la densidad, y la curva de la trayectoria poblacional en función del tiempo tiene una forma sigmoidea, con un aceleramiento del crecimiento hasta densidades intermedias y un desaceleramiento a partir de ese punto hasta llegar a K (4.4).

A pesar de que las ecuaciones 4.8 y 4.9 son muy simples, pueden describir dinámicas extremadamente complejas, incluyendo equilibrios estables, oscilaciones periódicas y caos (May, 1974). Matemáticamente, el caos es un comportamiento determinístico aperiódico muy sensible a las condiciones iniciales. El tipo de dinámica está determinado por r , la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (Tabla 4.5; Fig. 4.6). Cuando r es bajo, la trayectoria poblacional converge en K en un equilibrio estable. Con valores un poco más elevados de r la población oscila en ciclos de 2, 4 o más puntos. Y cuando r supera cierto valor, la dinámica es caótica, es decir, con total ausencia de periodicidad. Este resultado con modelos logísticos discretos tiene consecuencias importantísimas para nuestra comprensión de la dinámica de poblaciones naturales, ya que no es necesario invocar influencias externas (por ejemplo, el clima, los predadores) para explicar las oscilaciones en la densidad poblacional; por el contrario, la velocidad a la que puede crecer una población puede determinar su dinámica.

Aunque la dinámica descrita por el modelo logístico es razonable, es importante preguntarnos si las poblaciones realmente describen este tipo de dinámica. Uno de los primeros experimentos en evaluar las predicciones del modelo logístico es el de Gause (1935) con *Paramecium*. Gause demostró que el crecimiento poblacional se saturaba, llegando a una asíntota 4.7. Pearl (1927) obtuvo resultados similares con la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*.

Un problema con los experimentos de Gause, Pearl y otros ecólogos de la época es que interrumpían el experimento al poco tiempo de haber alcanzado una aparente asíntota. Trabajando con los escarabajos de la harina *Tribolium castaneum*, Thomas Park (1964) y colaboradores continuaron los

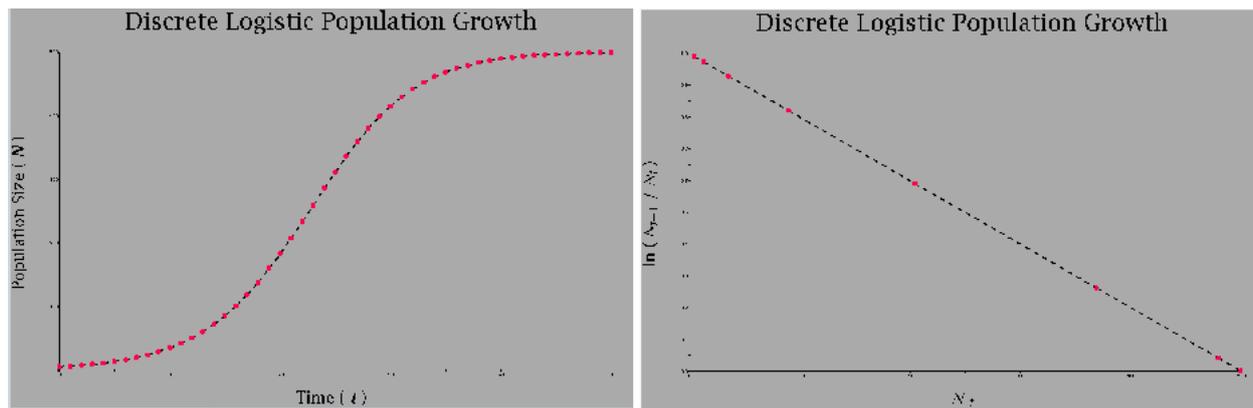


Figura 4.4: Trayectoria poblacional (abajo) y tasa per cápita de crecimiento poblacional (arriba) para una población con crecimiento logístico y generaciones que no se superponen, resultante del modelo descrito por la ecuación 4.8. Las curvas para la ecuación 4.9 son similares.

Table 1. Dynamics of a population described by the difference equations 1 or 2.

Dynamical behavior	Value of the growth rate, r	
	Equation 1	Equation 2
Stable equilibrium point	$2 > r > 0^*$	$2 > r > 0$
Stable cycles of period 2^n		
2-point cycle	$2.526 > r > 2.000^\dagger$	$2.449 > r > 2.000$
4-point cycle	$2.656 > r > 2.526^\ddagger$	$2.544 > r > 2.449$
8-point cycle	$2.685 > r > 2.656$	$2.564 > r > 2.544$
16, 32, 64, ...	$2.692 > r > 2.685$	$2.570 > r > 2.564$
Chaotic behavior. (Cycles of arbitrary period, or aperiodic behavior, depending on initial condition.)	$r > 2.692^\S$	$r > 2.570$

* See Fig. 1a. † See Fig. 1b. ‡ See Fig. 1c. § See Fig. 1, d, e, and f.

Figura 4.5:

experimentos durante varios años, y observaron que las poblaciones nunca se estabilizaban. Más recientemente, Costantino *et al.* (1995, 1997) demostraron que es posible obtener una diversidad de dinámicas, desde el equilibrio estable a las oscilaciones y al caos, y que los cambios en la dinámica son consecuencia de cambios en los parámetros demográficos. En poblaciones naturales, algunas especies muestran una curva de crecimiento sigmoidea y una dinámica relativamente estable, como lo predice el modelo logístico originalmente propuesto por Verhulst (1845). Otras, en cambio, muestran oscilaciones en el tiempo, las cuales difieren bastante de ese modelo básico.

4.4. Modificaciones al modelo logístico

Como vimos más arriba, a pesar de que algunas poblaciones se acercan bastante a las predicciones del modelo logístico básico propuesto por Verhulst (1845), otras poblaciones se desvían de lo predicho por este modelo poblacional simple. Un supuesto bastante restrictivo es que la tasa de crecimiento per capita ($dN/(Ndt)$ en el modelo continuo, N_{t+1}/N_t en el discreto) tiene una relación lineal negativa con la densidad poblacional N , de modo que a medida que aumenta la densidad disminuye proporcionalmente la tasa de crecimiento per capita. Si bien este supuesto es razonable, no es la única posibilidad, y es posible modificar el modelo logístico básico para incorporar otras alternativas.

Una forma de relajar este supuesto de una relación lineal negativa entre la tasa de crecimiento per capita y la densidad es, justamente, permitiendo que esta relación sea no lineal. Esto puede conseguirse

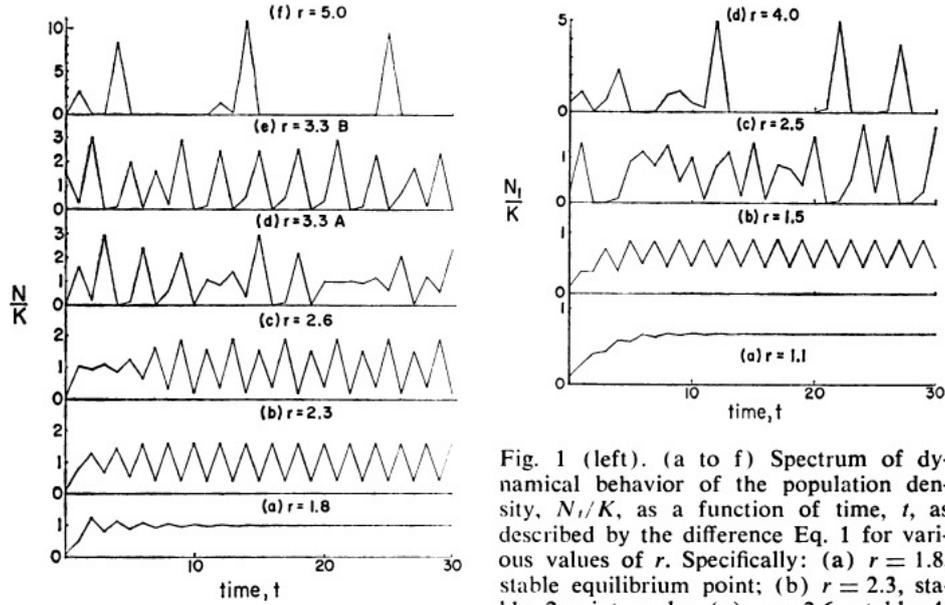


Fig. 1 (left). (a to f) Spectrum of dynamical behavior of the population density, N_t/K , as a function of time, t , as described by the difference Eq. 1 for various values of r . Specifically: (a) $r = 1.8$, stable equilibrium point; (b) $r = 2.3$, stable 2-point cycle; (c) $r = 2.6$, stable 4-point cycle; (d to f) in the chaotic regime, where the detailed character of the solution depends on the initial population value, with (d) $r = 3.3$ ($N_0/K = 0.075$), (e) $r = 3.3$ ($N_0/K = 1.5$), (f) $r = 5.0$ ($N_0/K = 0.02$). Fig. 2 (right). Stability character of the difference equation model of two-species competition, Eq. 5. Specifically, the figure is for $r_1 = r$, $r_2 = 2r$, $K_1 = K_2 = K$, $\alpha_{11} = \alpha_{22} = 1$, $\alpha_{12} = \alpha_{21} = \alpha$: under these conditions the criterion for a stable point, Eq. 7, reduces to the requirements $\alpha < 1$ (as for the analogous Lotka-Volterra differential equation), together with $[3 - (1 + 8\alpha^2)^{1/2}] / [2(1 - \alpha)] > r > 0$. The first population, expressed as N_1/K , is shown as a function of time for $\alpha = 0.5$ and several values of r : (a) $r = 1.1$; (b) $r = 1.5$; (c) $r = 2.5$; (d) $r = 4.0$.

Figura 4.6:

de un modo simple incorporando un parámetro θ al modelo logístico original,

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)^\theta. \quad (4.10)$$

Dependiendo del valor de θ , la relación entre la tasa de crecimiento por capita y la densidad puede ser cóncava (cuando $\theta < 1$), lineal (cuando $\theta = 1$), y convexa (cuando $\theta > 1$; Fig. 4.8). Sibly *et al.* (2005) estimaron estadísticamente este parámetro con una base de datos de 1780 series temporales poblaciones naturales de mamíferos, aves, peces y anfibios. Su análisis indica que las dinámicas poblacionales de estas especies abarcan un amplio rango de valores de θ ; sin embargo, una mayoría de especies tiene un $\theta < 1$, con una relación cóncava entre la tasa de crecimiento per capita y la densidad. Esto quiere decir que las poblaciones naturales suelen crecer más lento de lo que se espera por su densidad según el modelo logístico básico, de modo que aún a densidades relativamente bajas, inferiores a la capacidad de carga, estas poblaciones crecen lentamente, como si estuvieran cerca de su capacidad de carga. Este tipo de dinámica puede deberse a las interacciones entre organismos, tanto intra como interespecíficas; por ejemplo, si los individuos de una misma especie se interfieren en la explotación del recurso, parte del recurso explotable puede quedar sin explotar.

Otra forma de modificar el modelo logístico es incorporando un retardo en la dinámica poblacional, de modo que la tasa de crecimiento de la población no responda instantáneamente a los cambios en la densidad (como lo supone la versión continua del modelo logístico), sino que dependa de una densidad poblacional anterior,

$$\frac{dN}{dt} = rN_t\left(1 - \frac{N_{t-\tau}}{K}\right). \quad (4.11)$$

Este tipo de dinámica con retardo puede ser consecuencia de los tiempos naturalmente necesarios para que ocurran los procesos demográficos; por ejemplo, puede llevar un tiempo para que la escasez de alimento se traduzca en aumentos en las tasas de mortalidad o disminuciones en la fecundidad de los

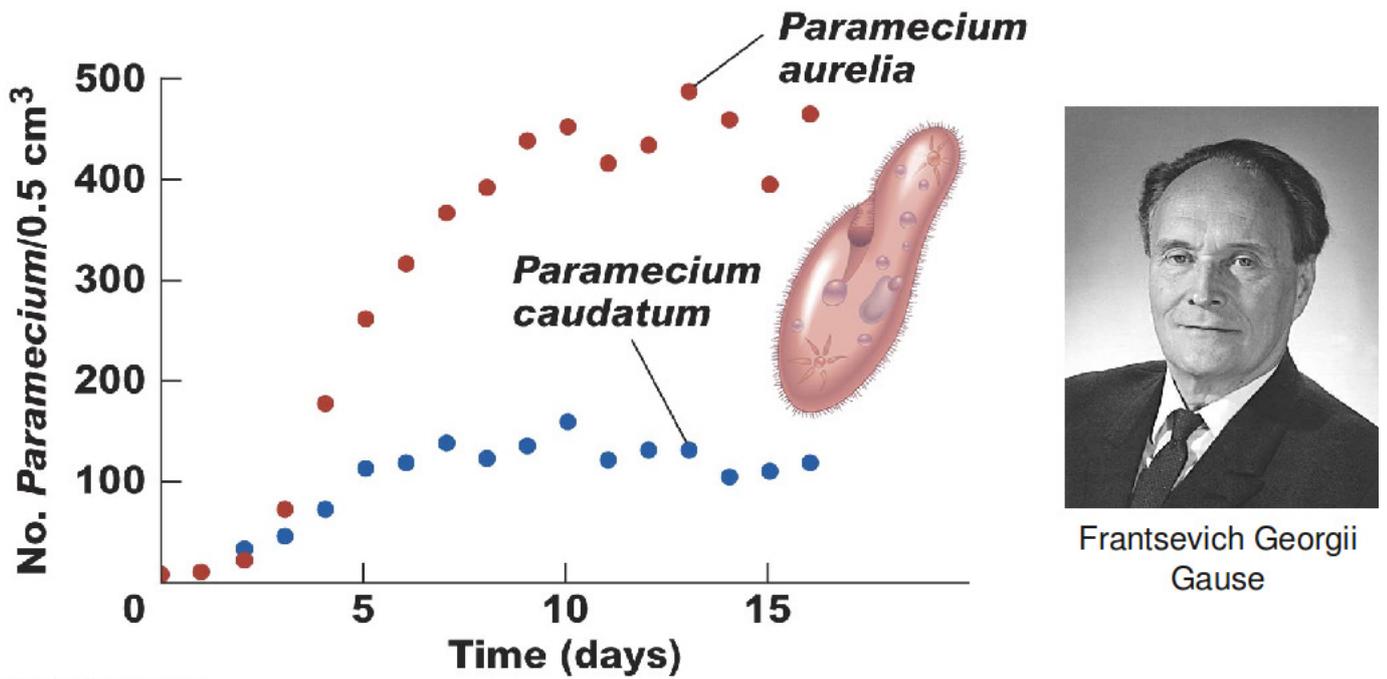


Figura 4.7: Resultados de los experimentos de Gause (1935) con *Paramecium* spp. para evaluar las predicciones del modelo logístico.

organismos. Esta modificación en el modelo logístico básico puede llevar a oscilaciones periódicas 4.10, algo que no era posible en el modelo logístico básico propuesto por Verhulst. Es importante notar aquí que el modelo logístico discreto (eqs. 4.8 y 4.9) incluye un retardo, ya que la población en el tiempo $t + 1$ depende de la población en el tiempo t ; éste es justamente el motivo de que este tipo de modelos discretos puedan describir la dinámica tan rica que demostró May (1974).

El modelo logístico básico supone que aún a densidades muy bajas la relación entre la tasa de crecimiento per capita y la densidad es negativa. Sin embargo, este supuesto puede ser cuestionable, porque muchas poblaciones necesitan de otros organismos de la misma especie para sobrevivir y reproducirse. Es posible modificar el modelo logístico básico para incorporar el llamado “efecto Allee”, o densodependencia positiva, de modo que a densidades bajas exista una relación positiva entre la tasa de crecimiento per capita y la densidad (Fig. 4.11). Muchas poblaciones naturales describen este tipo de dinámica (Courchamp *et al.*, 2008).

4.5. Modelos matriciales de proyección poblacional

Los modelos de dinámica poblacional que vimos hasta ahora suponen que la población en estudio es homogénea en términos demográficos. Sin embargo, este supuesto suele ser incorrecto, ya que por ejemplo individuos de distintas edades pueden tener distintas probabilidades de supervivencia y fecundidades. Existe una familia de modelos poblacionales basados en matrices que permiten incorporar tasas demográficas específicas para cada clase de edad o estadio de desarrollo de la población. Este tipo de modelos fue desarrollado originalmente por Patrick Leslie (1945), por lo que las matrices utilizadas en estos modelos suelen denominarse “matrices de Leslie”.

Los modelos matriciales permiten proyectar el crecimiento poblacional para poblaciones estructuradas por edades o estadios, en las cuales cada clase de edad o tamaño tiene densidades y tasas de supervivencia y fecundidad específicas. Por ejemplo, en un modelo estructurado por edades con tres clases de edades, el vector de densidades de cada clase de edad es:

$$\frac{dN}{dt} = r(1 - N_t/K)^\theta N_t$$

Fig. 2. Illustration of the curves generated by the theta-logistic equation (Eq. 1) for different values of θ . N represents population size or density. Each curve is constrained to go through (1, 0.1) and (100, 0); thus, the minimum population size is 1 and $r_m = 0.1$ and $K = 100$. There is no particular significance in our choice of $N = 1$ for the lower constraint; similar families of curves are obtained at other values of N , provided that these are nonzero and small in comparison with K (supporting online text).

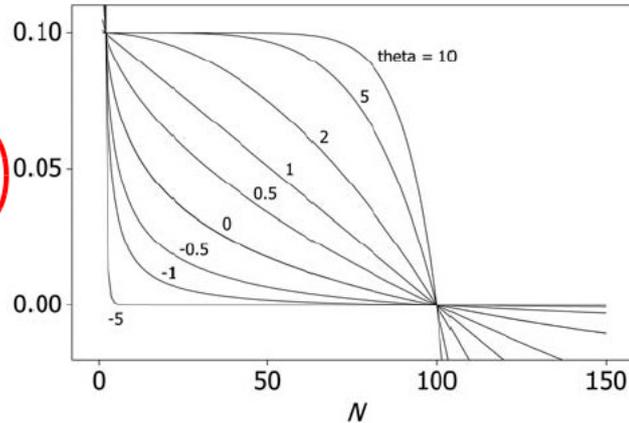


Figura 4.8:

$$\mathbf{N}(t) = \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{bmatrix}$$

La matriz de proyección poblacional tiene la siguiente forma:

$$\mathbf{M} = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \end{bmatrix}$$

donde F_x son las fecundidades correspondientes a cada clase de edad x y P_x son las probabilidades de transición (de supervivencia) de la clase x a $x + 1$. Esta matriz \mathbf{M} es equivalente al λ de los modelos para poblaciones con generaciones discretas no estructuradas. De este modo, podemos calcular el cambio en el tamaño de la población entre los tiempos t y $t + 1$ multiplicando \mathbf{M} por el vector de densidades poblacionales, $\mathbf{M}\mathbf{N}(t) = \mathbf{N}(t + 1)$. Nótese que aquí se trata de multiplicación matricial, de modo que para calcular $\mathbf{N}(t + 1)$ haremos los siguientes cálculos:

$$\begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} F_1n_1 + F_2n_2 + F_3n_3 \\ P_1n_2 + 0 + 0 \\ 0 + P_2n_3 + 0 \end{bmatrix}$$

Este modelo para poblaciones estructuradas por edades puede modificarse para poblaciones en las que no puede trabajarse con la edad, ya sea porque no se conoce o porque la edad cronológica no representa una etapa del desarrollo de los organismos. En ese caso, se utilizan modelos estructurados por estadios, en los que no sólo se incluye una probabilidad de pasar al estadio siguiente, sino también otra probabilidad de permanecer en el estadio actual (Fig. 4.12).

Es importante notar que el modelo para poblaciones estructuradas que acabamos de describir supone un crecimiento exponencial de la población. A pesar de su simplicidad, este tipo de modelos sirve para responder preguntas interesantes e importantes. Por ejemplo, un programa de recuperación de la tortuga marina *Caretta caretta* en el sudeste de los Estados Unidos se enfocaba en la protección y el manejo de huevos y la liberación de las crías al mar, pero un análisis con modelos matriciales de

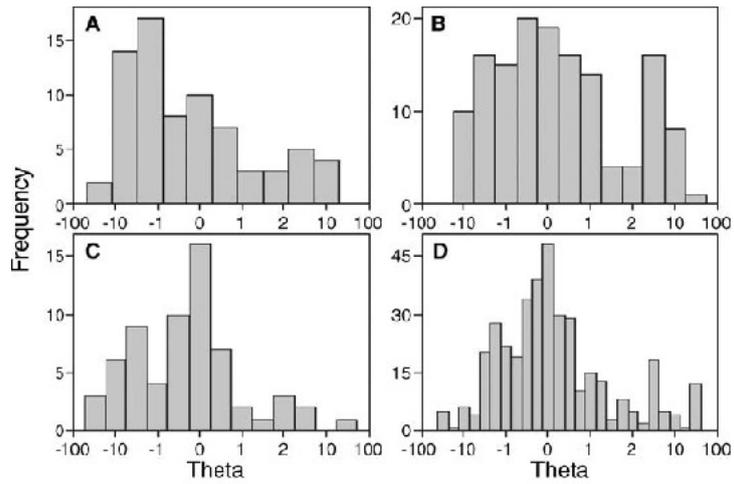


Fig. 3. Histograms of θ for the four major taxonomic groups in the GPDD database: (A) mammals, (B) birds, (C) fish, and (D) insects. A hybrid scale is used for θ , linear between -1 and 2 and \log_{10} elsewhere. This scale is used to give similar weights to each of the principal regions of interest in Fig. 2. Where there existed within-species replication, we used the average value, so that each species is here represented only once.

Figura 4.9:

proyección poblacional indicó que los huevos son la etapa del ciclo de vida menos sensible a la protección y que proteger a los juveniles sería una estrategia mucho más efectiva (Crouse *et al.*, 1987, Fig. 4.13). En este caso, si bien los supuestos del modelo utilizado eran claramente incorrectos (especialmente que la población crece indefinidamente en forma exponencial), el modelo sirvió para los fines prácticos de evaluar la sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional frente a la protección de individuos en distintas etapas del ciclo de vida.

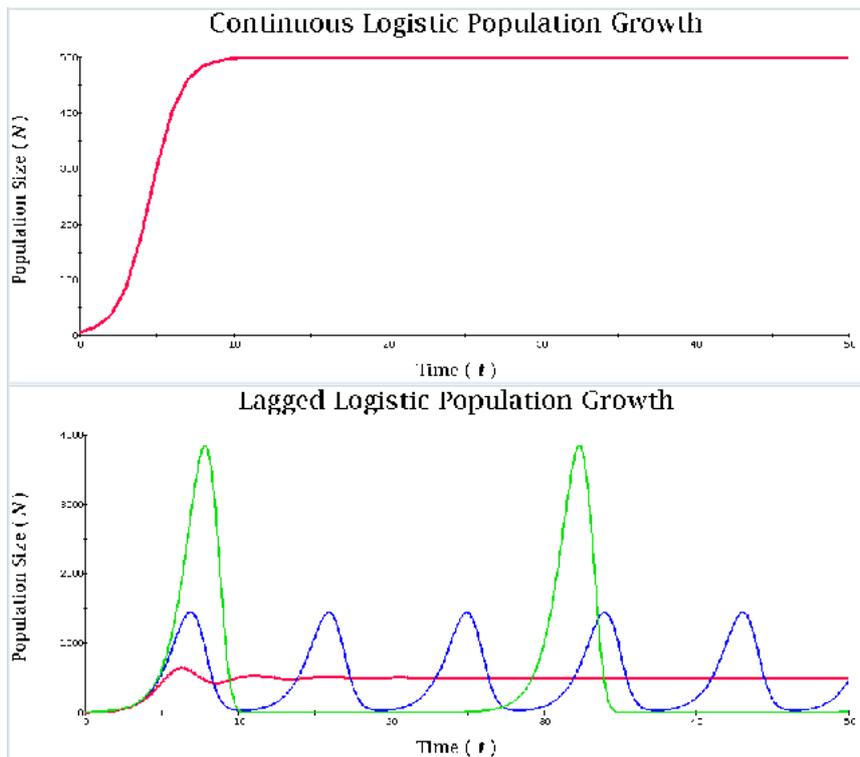


Figura 4.10:

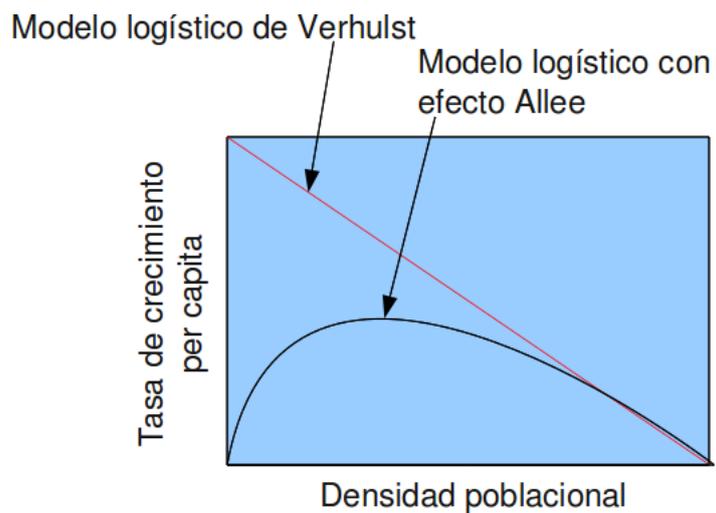
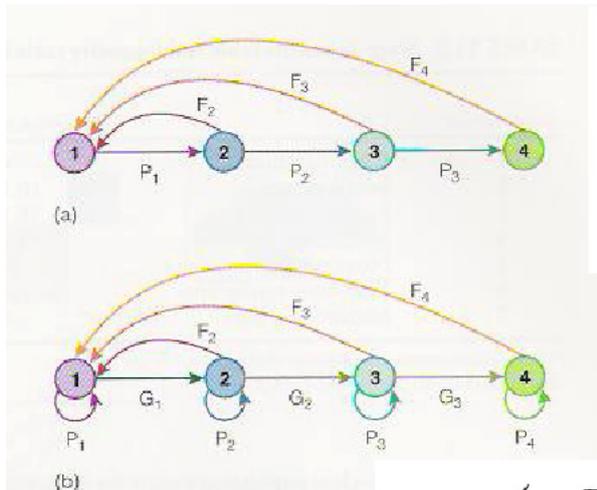


Figura 4.11: Relación entre la tasa de crecimiento per capita y la densidad poblacional para el modelo logístico básico y otro que incorpora el efecto Allee.



$$M = \begin{pmatrix} F_0 & F_1 & F_2 & \dots & F_k \\ P_0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & P_{k-1} & 0 \end{pmatrix}$$

FIGURE 11.18

Population projection matrices. (a) *T*, age-classified life cycle. Four age class example, with different fecundities (F) and different probabilities P_x of survival class to the next. (b) A size- or stage-structured life cycle which the only added complication is that individuals have probability P_x of remaining in the same life cycle stage in one time period and a probability G_x of surviving and moving on into the next stage of the life cycle. (After Caswell 1989.)

$$M = \begin{pmatrix} P_1 & F_1 & F_2 & \dots & F_k \\ G_1 & P_2 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & G_{k-1} & P_k \end{pmatrix}$$

Figura 4.12: Estructura básica de modelos estructurados por edades (matriz de Leslie) y por estadios.

Table 9.2 Stage-based life table and fecundity table for the loggerhead sea turtle.^a

Stage number	Class	Size (carapace length) (cm)	Approximate age (yr)	Annual survivorship	Fecundity (eggs/yr)
1	Eggs, hatchlings	<10	<1	0.6747	0
2	Small juveniles	10.1–58.0	1–7	0.7857	0
3	Large juveniles	58.1–80.0	8–15	0.6758	0
4	Subadults	80.1–87.0	16–21	0.7425	0
5	Novice breeders	>87.0	22	0.8091	127
6	First-year remigrants	>87.0	23	0.8091	4
7	Mature breeders	>87.0	24–54	0.8091	80

^aThese values assume a population declining at 3% per year.

SOURCE: Data from Crouse et al. (1987).

Copyright © 2010 Pearson Education, Inc.

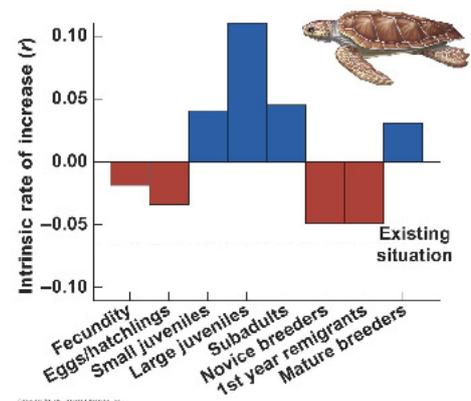


Figura 4.13: Resultados del estudio de (Crouse *et al.*, 1987) sobre la demografía de la tortuga marina *Caretta caretta*.