Teórica 4:
Regulación y crecimiento poblacional

Repaso Teórica 3: Parámetros poblacionales y estadísticas vitales

- ¿Qué parámetros regulan la abundancia poblacional?
- ¿Cómo podemos estimar la abundancia poblacional?
- ¿Qué técnicas podemos utilizar para estudiar los parámetros poblacionales?
- ¿Qué es R_0? ¿Cómo se calcula?
- ¿Qué son □ y r? ¿Qué relación tienen con R_0? ¿Cómo influyen sobre la dinámica poblacional?

Teórica 4: Esquema conceptual

- Crecimiento poblacional: modelos matemáticos
- Modelos discretos y continuos de crecimiento exponencial
- Modelos discretos y continuos de crecimiento logístico (densodependiente)
- Modificaciones al modelo logístico:
  - Modelo θ-logístico
  - Tiempo de retardo
  - Modelos probabilísticos
- Modelos matriciales

Refrescando la memoria...

Teórica 3: Parámetros poblacionales y estadísticas vitales

x	l_x	b_x	$l_x\,b_x$	$(x)\,(l_x)\,(b_x)$
0	1	0	0	0
1	1	2	2	2
2	1	1	1	2
3	1	0	0	0
4	0	–	–	–

$$R_0 = \sum_{0}^{4} l_x b_x = 3$$

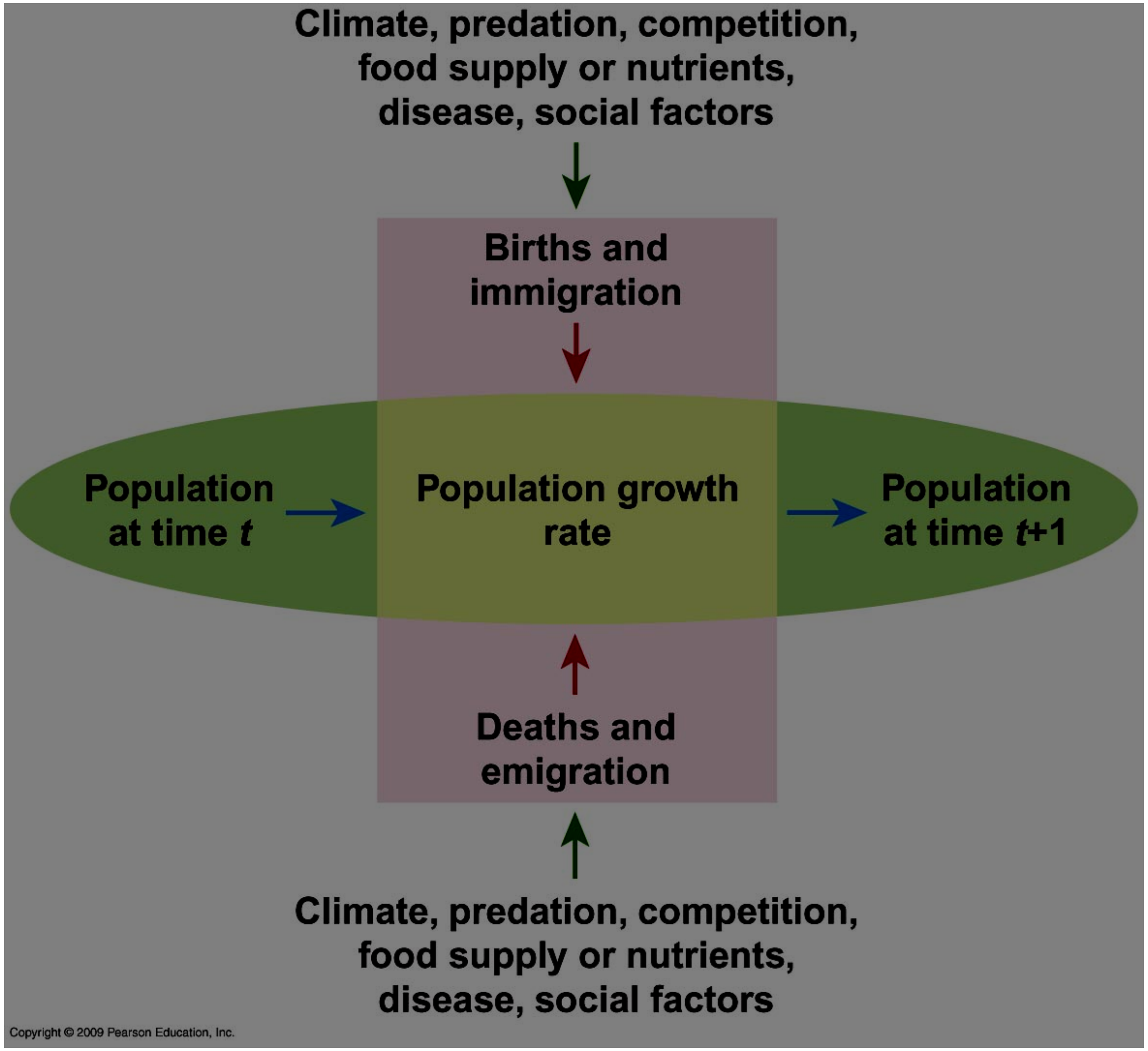
$$R_0 = \sum_{0}^{\infty} l_x\, b_x$$

$$G = \frac{\sum l_x\, b_x x}{\sum l_x\, b_x} = \frac{\sum l_x\, b_x x}{R_0}$$

$$r = \frac{\ln R_0}{G} \longrightarrow \lambda = e^{r}$$

Refrescando la memoria...

Parámetros poblacionales y dinámica poblacional



Modelo básico de dinámica poblacional

$$\text{Densidad}_{t+1} = \text{Densidad}_t + \text{Natalidad}_t - \text{Mortalidad}_t + \text{Inmigración}_t - \text{Emigración}_t$$

$$\boxed{N_{t+1} = N_t + B_t - D_t + I_t - E_t}$$

Modelo básico de dinámica poblacional

Densidad$_{t+1}$ = Densidad$_t$ + Natalidad$_t$ - Mortalidad$_t$ + Inmigración$_t$ - Emigración$_t$

$$\boxed{N_{t+1} = N_t + B_t - D_t + I_t - E_t}$$

En términos de N_t y su relación con cada parámetro

$$\boxed{N_{t+1} = N_t + bN_t - dN_t + iN_t - eN_t}$$

Reagrupando

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

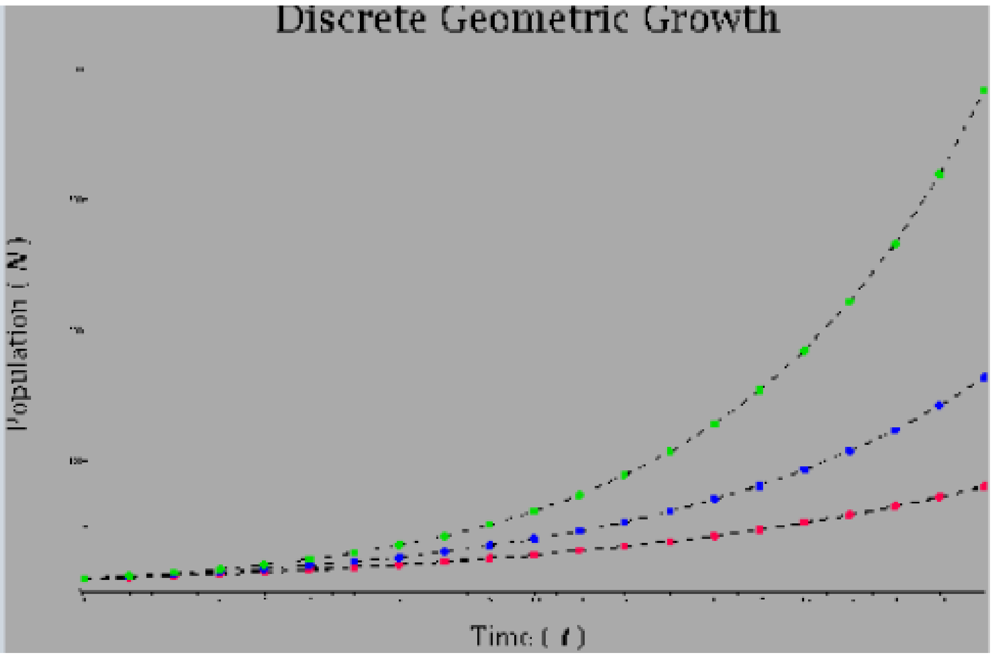
Cuando:

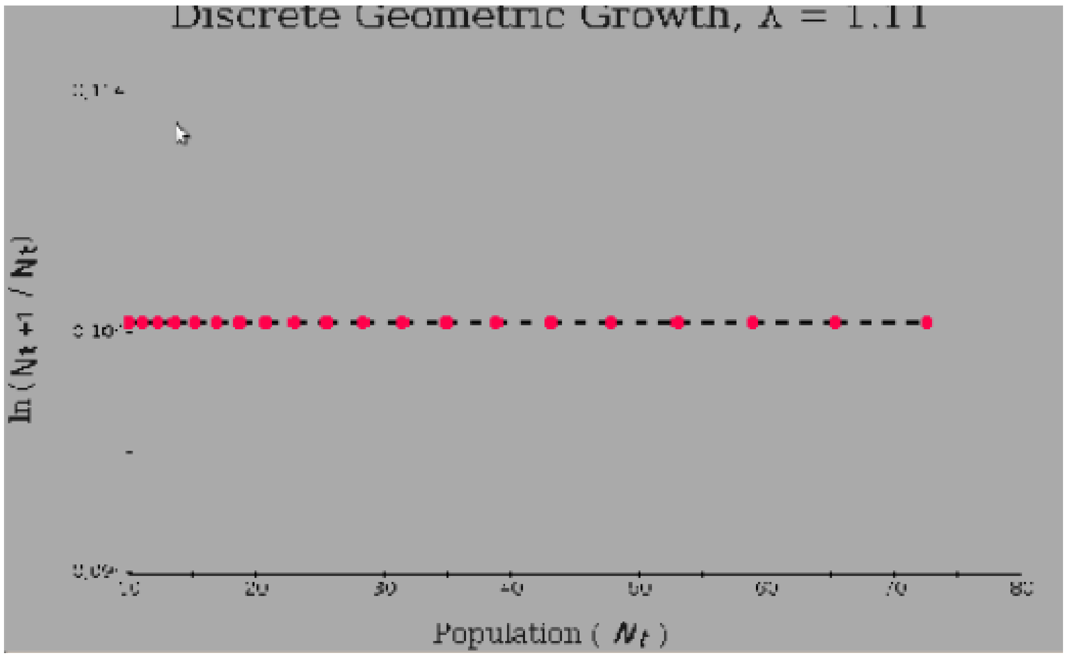
- Las tasas son constantes

$$\lambda = 1 + b - d + i - e$$

Crecimiento exponencial (o geométrico): generaciones discretas

$$N_{t+1} = \lambda N_t$$



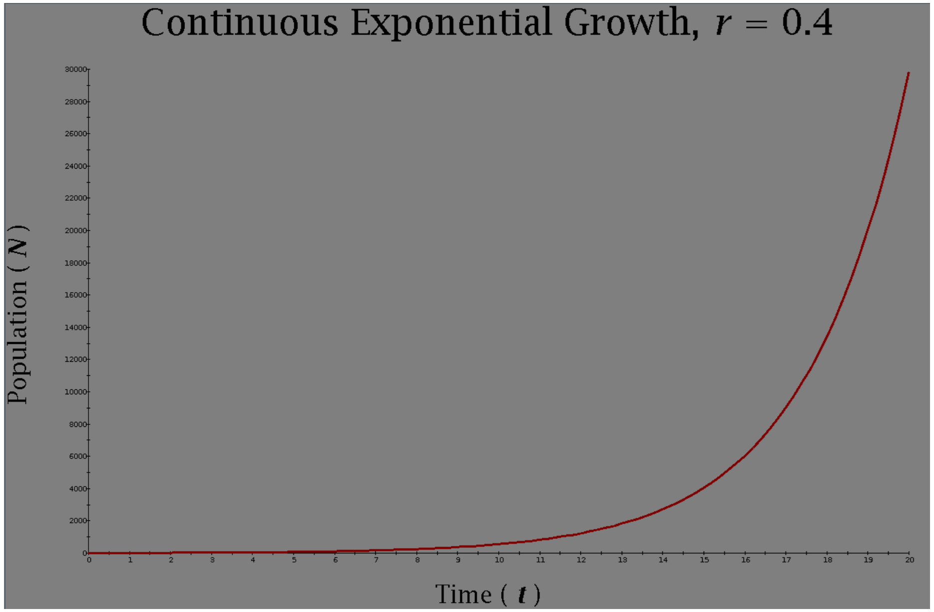


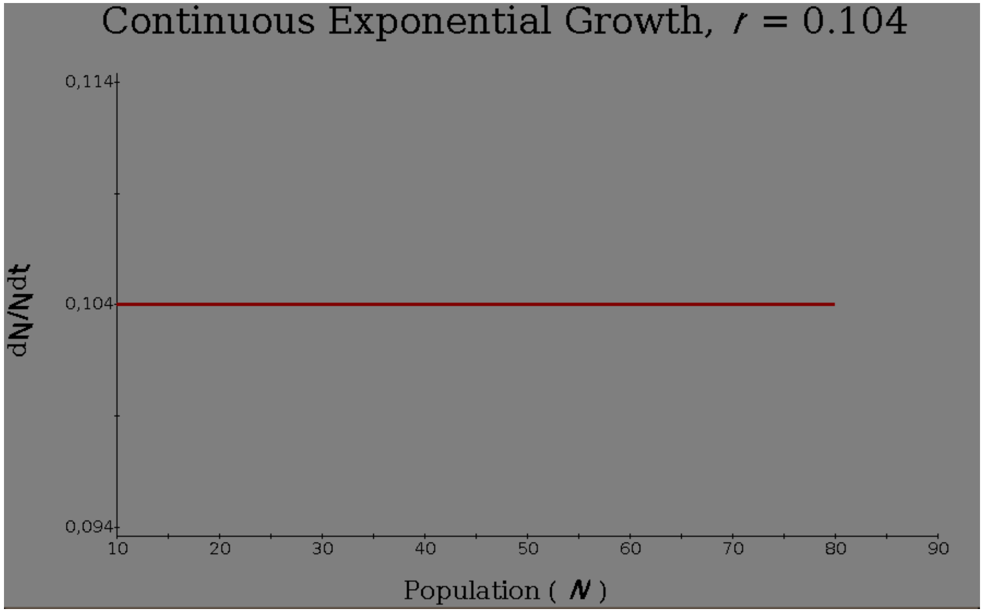
Crecimiento exponencial (o geométrico): generaciones continuas

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

O integrando...

$$N_t = N_0 e^{rt}$$





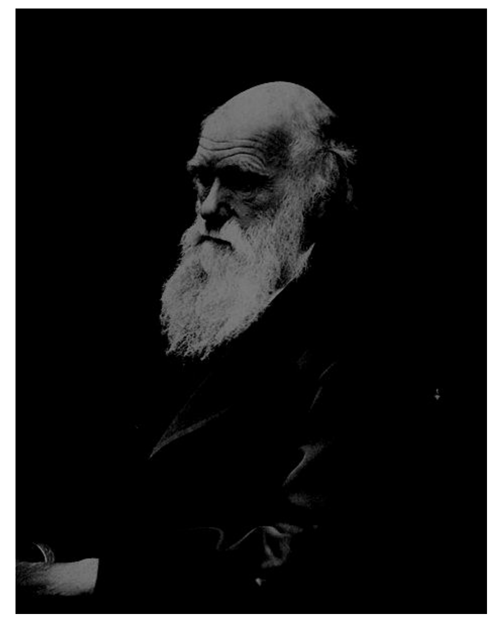
¿Pueden las poblaciones crecer infinitamente? ¿Por qué?

Límites al crecimiento poblacional

Thomas Malthus

La capacidad de crecimiento de la población [humana] es mucho mayor que la capacidad de la tierra para producir alimento.

"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 desfavorables a ser destruidas. El resultado sería la formación de nuevas especies."



Charles Darwin

¿Cómo modificamos la ecuación exponencial para incluir la regulación densodependiente de la densidad poblacional?

$$N_{t+1} = \lambda N_t$$

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

Límites al crecimiento poblacional

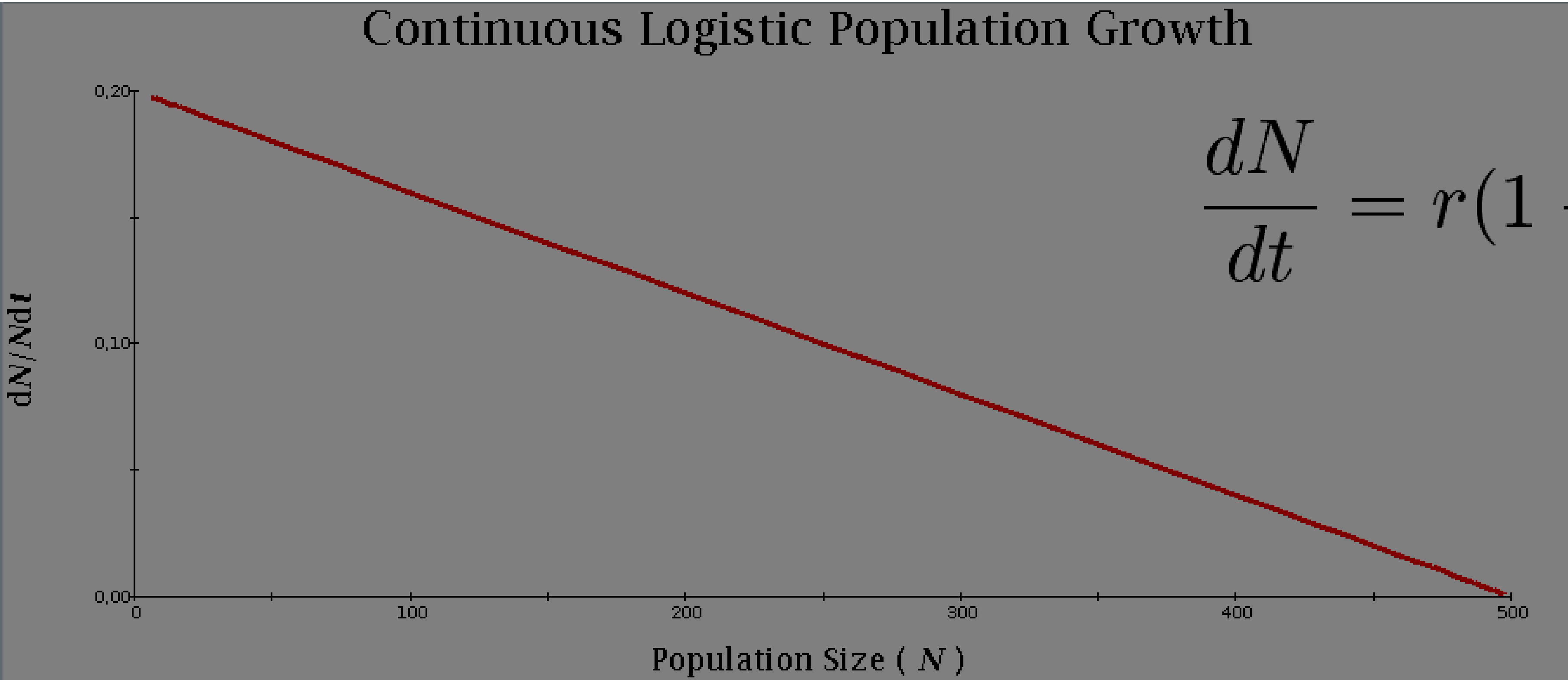
Pierre-François Verhulst (1845): Primer modelo de crecimiento poblacional denso-dependiente: Ecuación Logística

Generaciones continuas:

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

K = Capacidad de carga

- Qué pasa cuando N es cercano a 0?
- Qué pasa cuando N es cercano a K?



$$\frac{dN}{dt} = r(1 - \frac{N}{K})N$$

$$N_t = \frac{K}{1 + (\frac{K}{N_0} - 1)e^{-rt}}$$

Crecimiento logístico: generaciones discretas

Un modelo posible

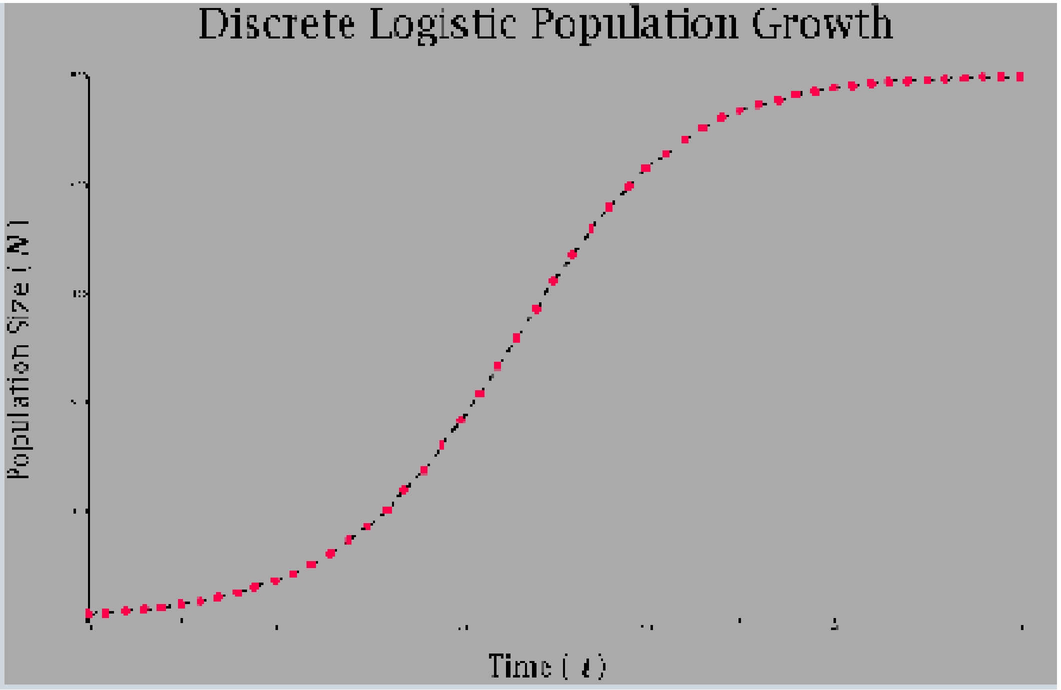
$$N_{t+1} = N_t e^{r\left(1-\frac{N_t}{K}\right)}$$

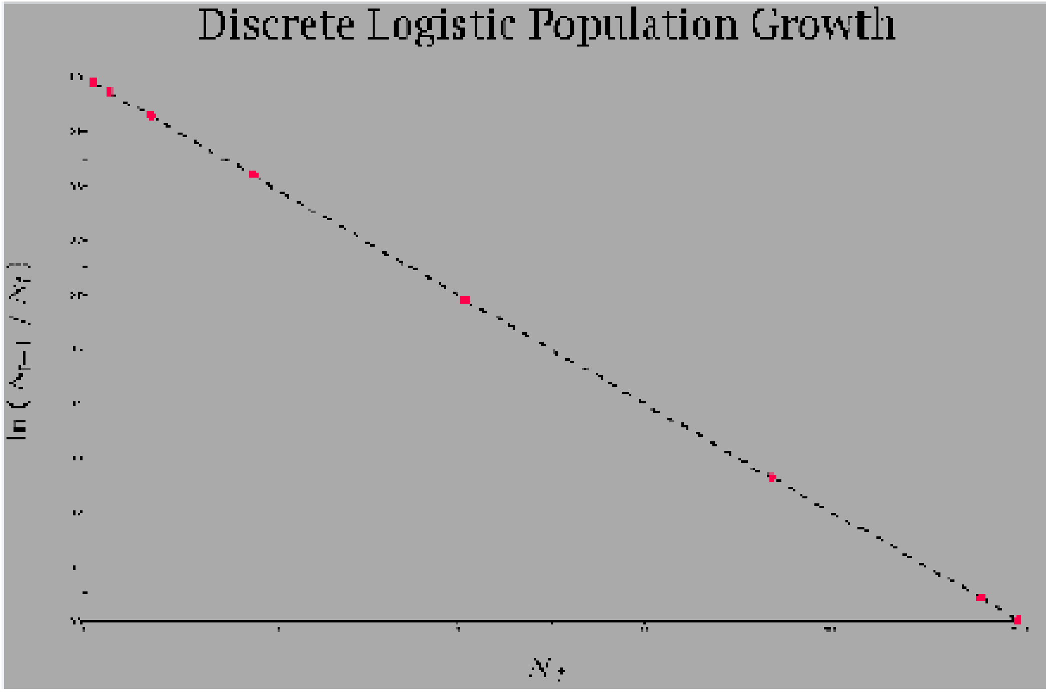
Otro modelo posible

$$N_{t+1} = N_t + rN_t\left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$$

Estos dos modelos difieren en detalles pero 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.

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





Generaciones discretas: crecimiento logístico

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

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

$$N_{t+1} = N_t e^r (e^r)^{-N_t/K}$$

$$N_{t+1} = \underbrace{N_t\,\lambda}_{\text{Crecimiento exponencial}}\,\underbrace{\lambda^{-N_t/K}}_{\text{Regulación densodependiente}}$$

Generaciones discretas: Equilibrio, oscilaciones y caos

Robert May (1974)

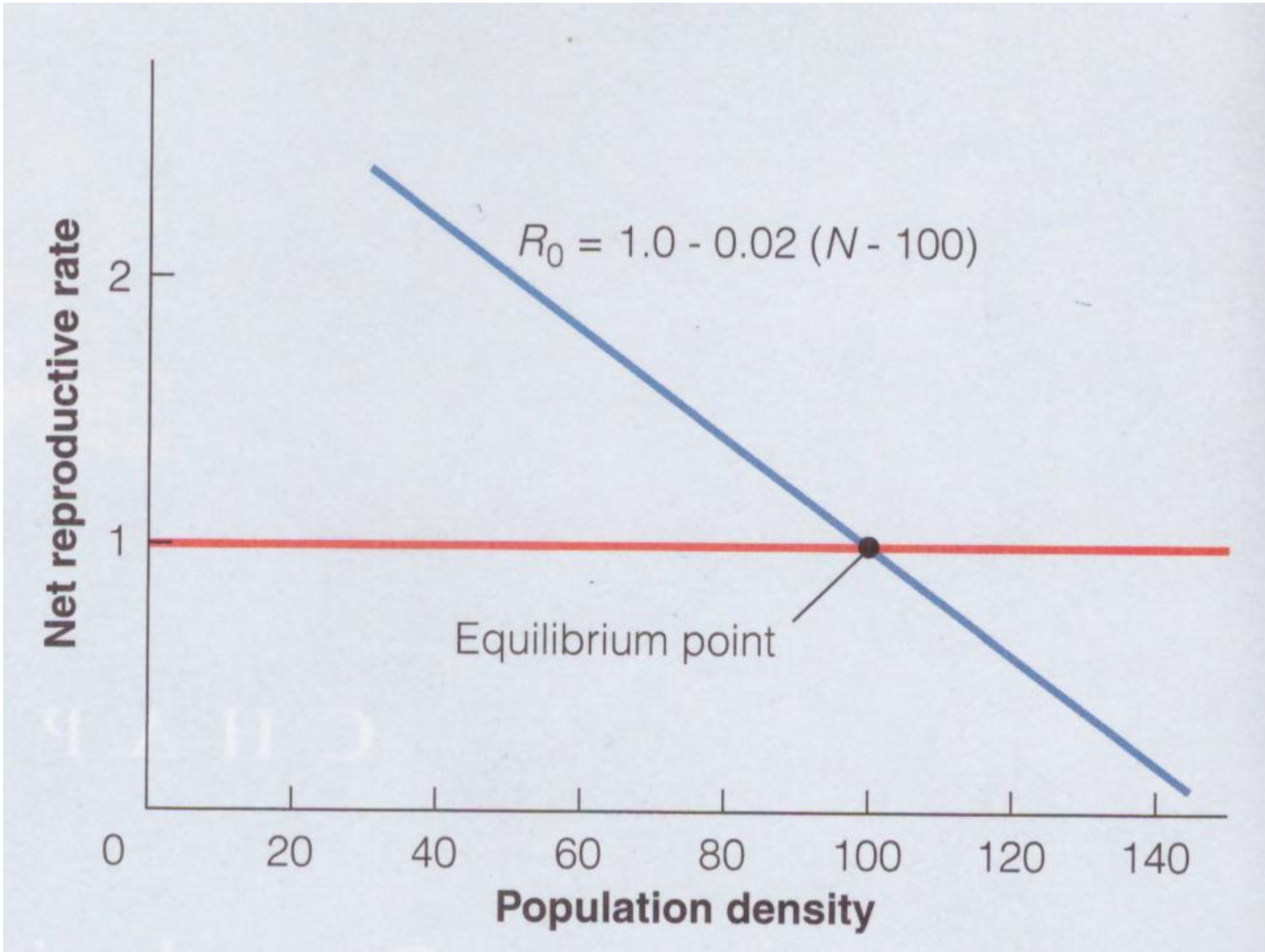
- A pesar de que algunas ecuaciones son muy simples, pueden describir dinámicas extremadamente complejas, incluyendo equilibrios estables, oscilaciones periódicas y caos.
- El tipo de dinámica está determinado por r. Cuando r es bajo, la trayectoria poblacional converge en K en un equilibrio estable. 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.

N = tamaño poblacional

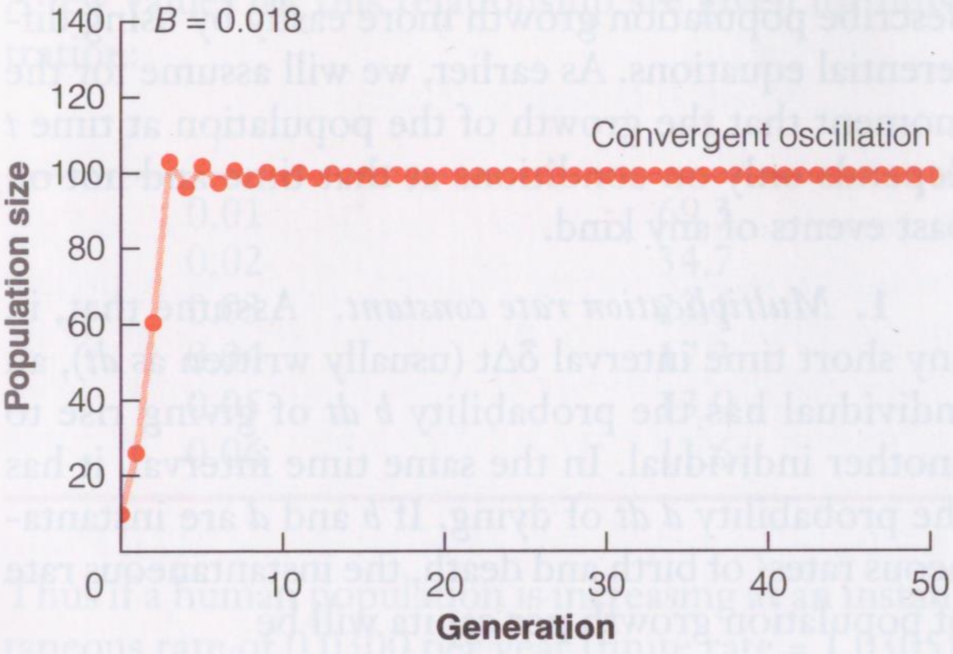
N_{eq} = tamaño poblacional en equilibrio (cuando Ro = 1)

Ro = $1 - B (N - N_{eq})$

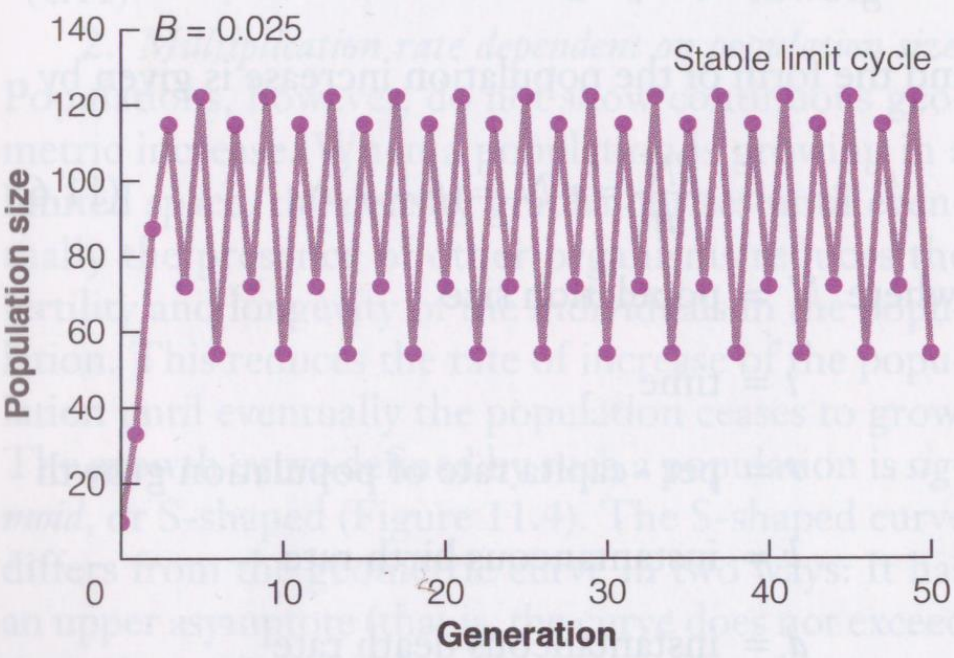
B = Pendiente



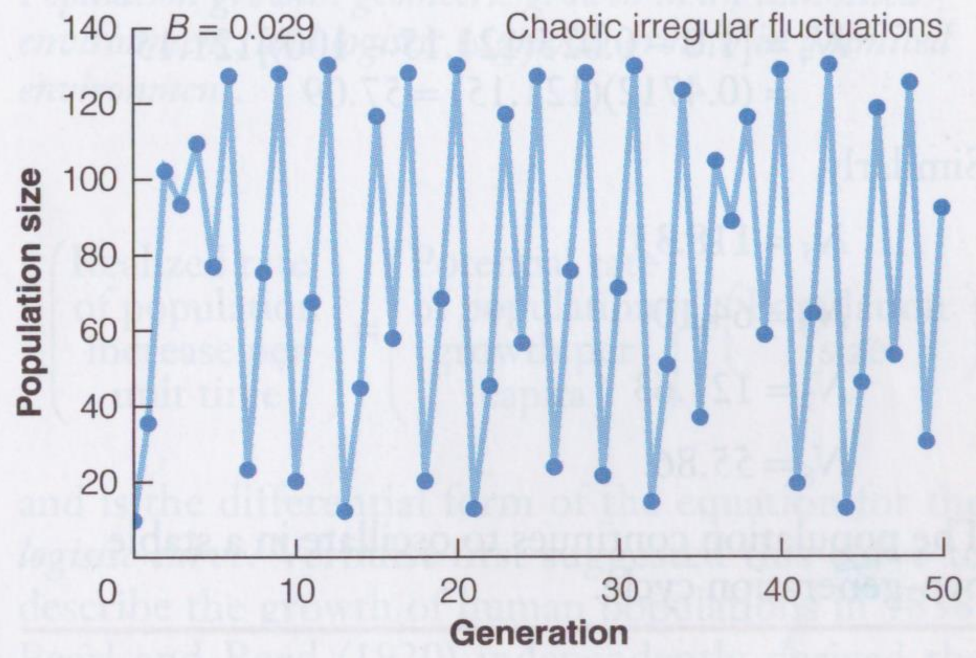
$$N_{t+1} = Ro\ N_t = 1 - B (N - N_{eq})\ N_t$$



(a)



(b)



(c)

FIGURE 11.3
Examples of population growth with discrete generations and multiplication rate as a linear function of population density as in Figure 11.2. Starting density, is 10 and equilibrium density is 100. Three examples with different slopes are shown (a) for B = *0.018, the population shows convergent oscillations to equilibrium density at 100. (b) for* B = 0.025, *the population oscillates in a two-generation limit cycle. (c) for* B = *0.029, the population fluctuates chaotically in an irregular pattern that never repeats itself.*

¿Pero qué es el caos?

Matemáticamente, el caos es un comportamiento determinístico aperiódico muy sensible a las condiciones iniciales.

El modelo anterior asume que la tasa de crecimiento per capita tiene una relación lineal negativa con la densidad poblacional N. 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 es permitiendo que esta relación sea no lineal. Esto puede conseguirse de un modo simple incorporando un parámetro al modelo logístico original.

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

Dependiendo del valor de , la relación entre la tasa de crecimiento per capita y la densidad puede ser cóncava (cuando < 1), lineal (cuando = 1), y convexa (cuando > 1).

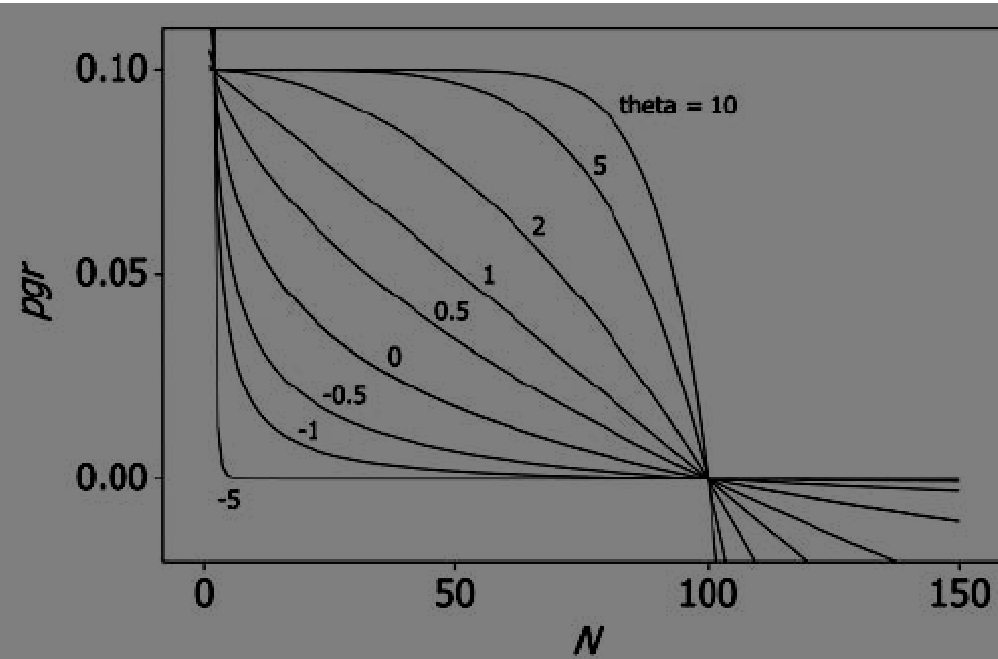
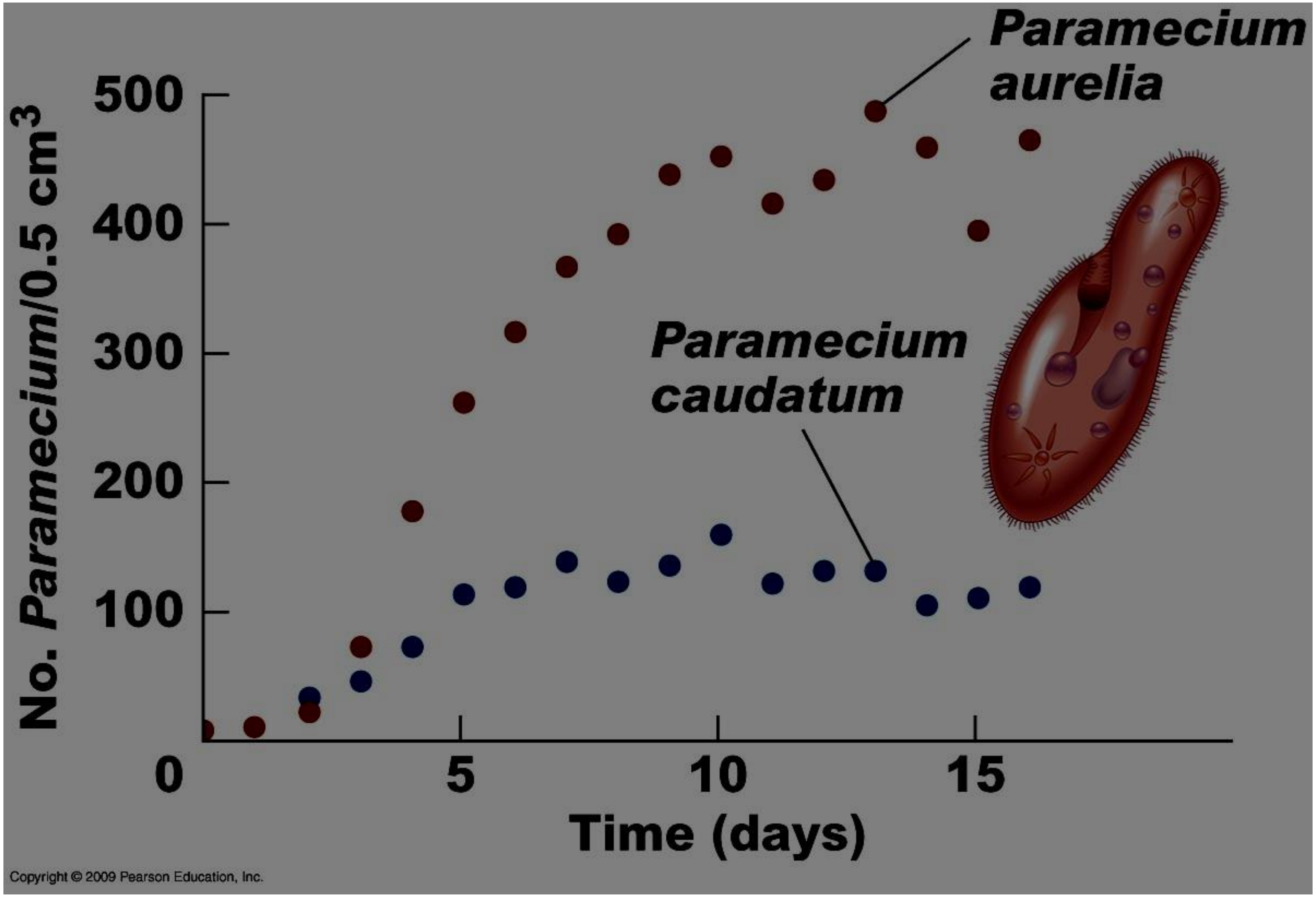
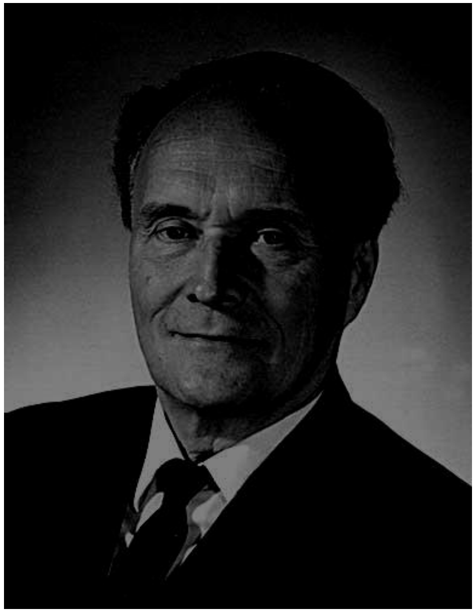


Fig. 2. Illustration of the curves generated by the theta-logistic equation (Eq. 1) for different values of θ. *N* represents population size or density. Each curve is constrained to go through (1, 0.1) and (100, 0); thus, the minimum population size is 1 and $r_m = 0.1$ and $K = 100$. There is no particular 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).

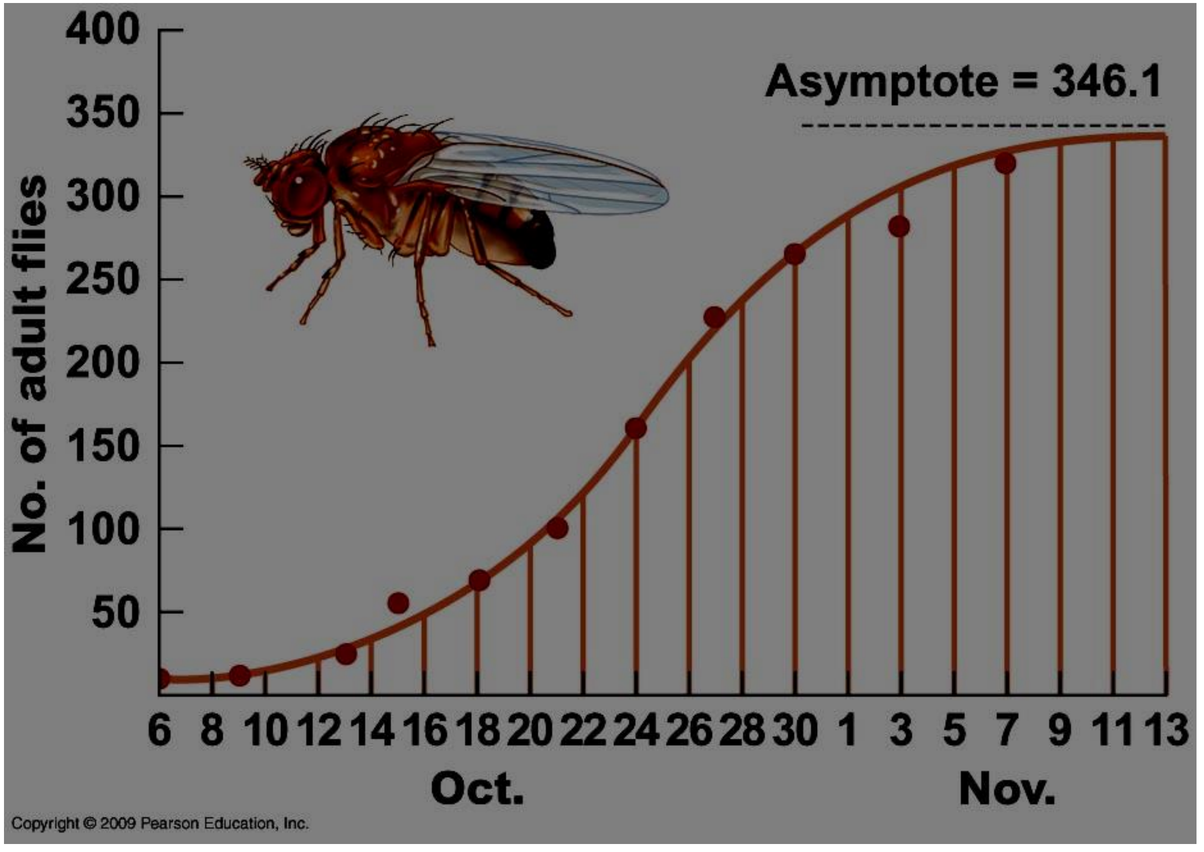
Evaluaciones experimentales del modelo logístico



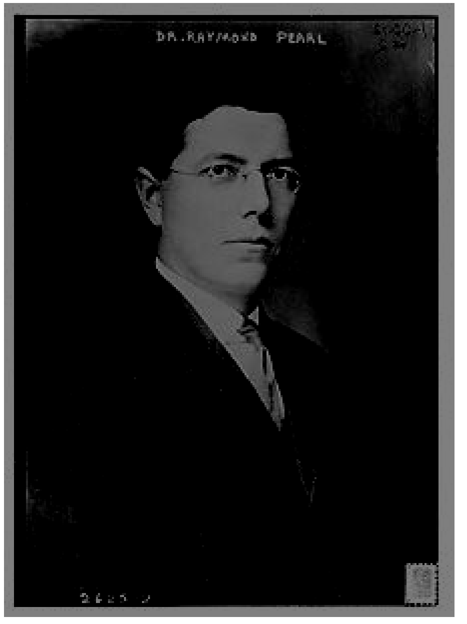


Frantsevich Georgii Gause

Evaluaciones experimentales del modelo logístico

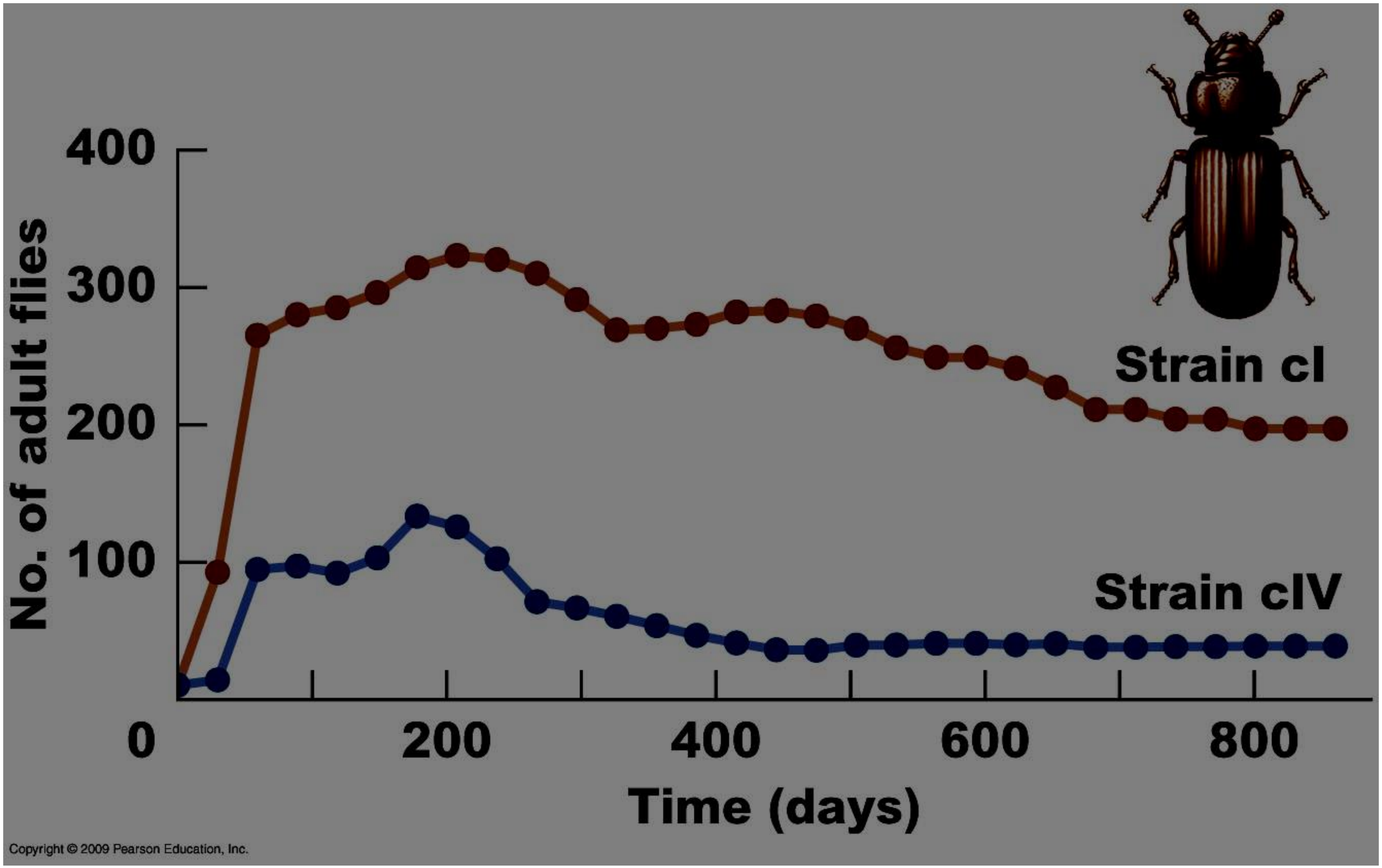


Drosophila melanogaster



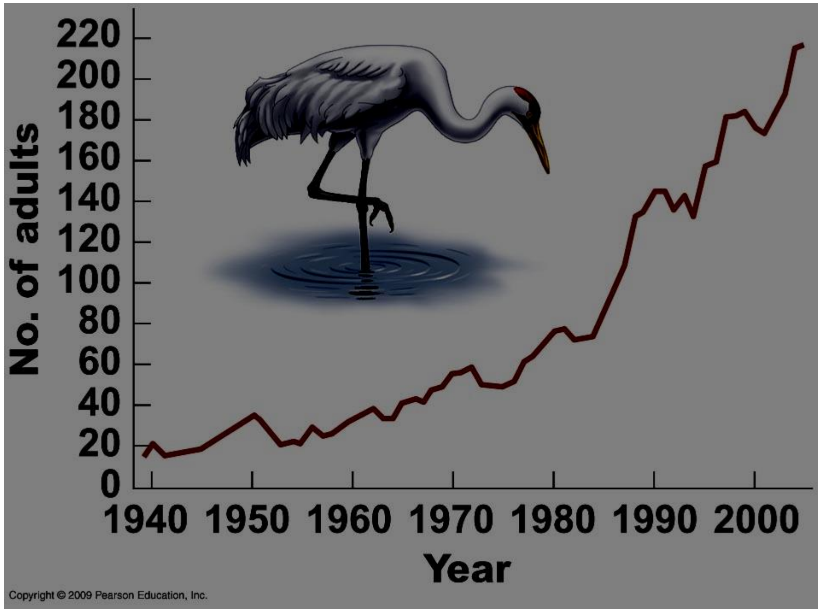
Raymond Pearl

Evaluaciones experimentales del modelo logístico

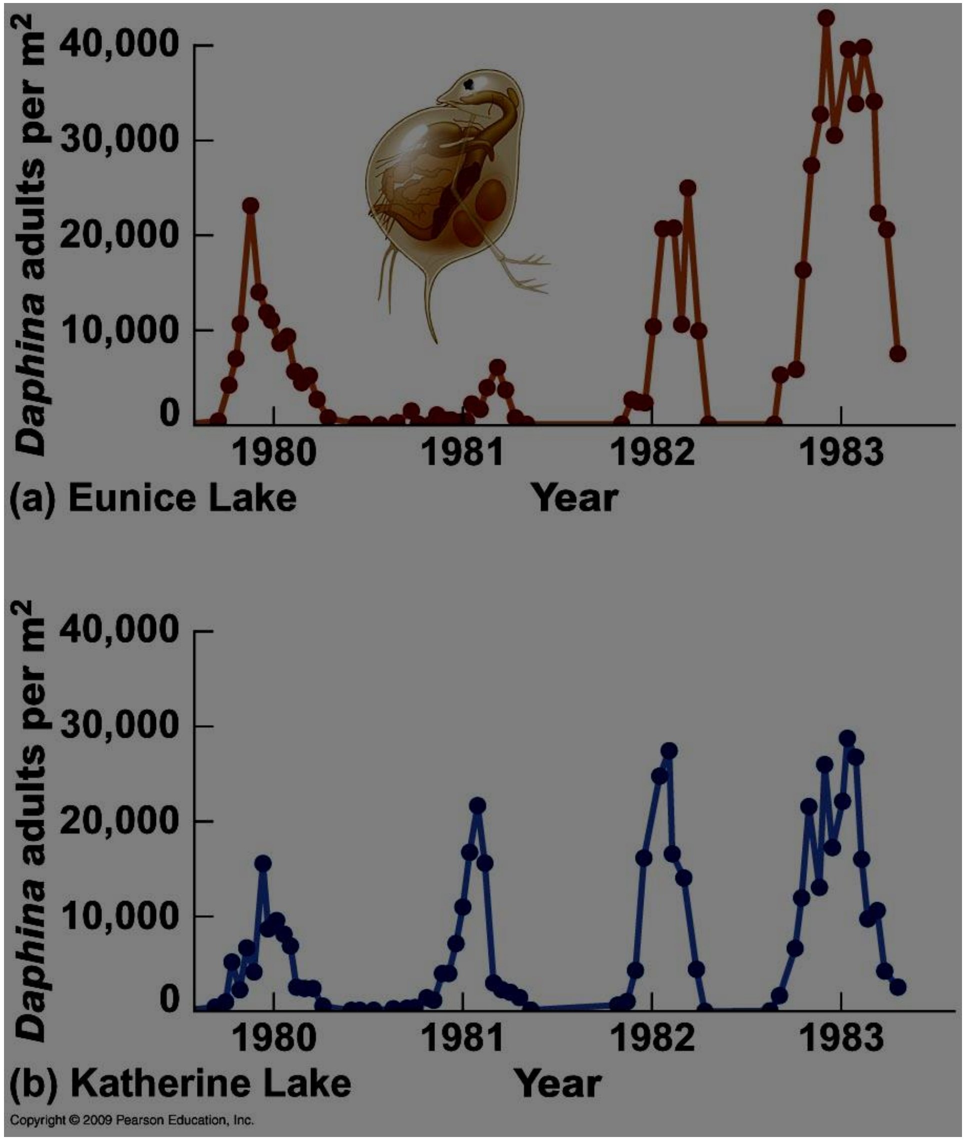


Tribolium sp.

Dinámica de poblaciones naturales



Whooping Crane (*Grus americana*)

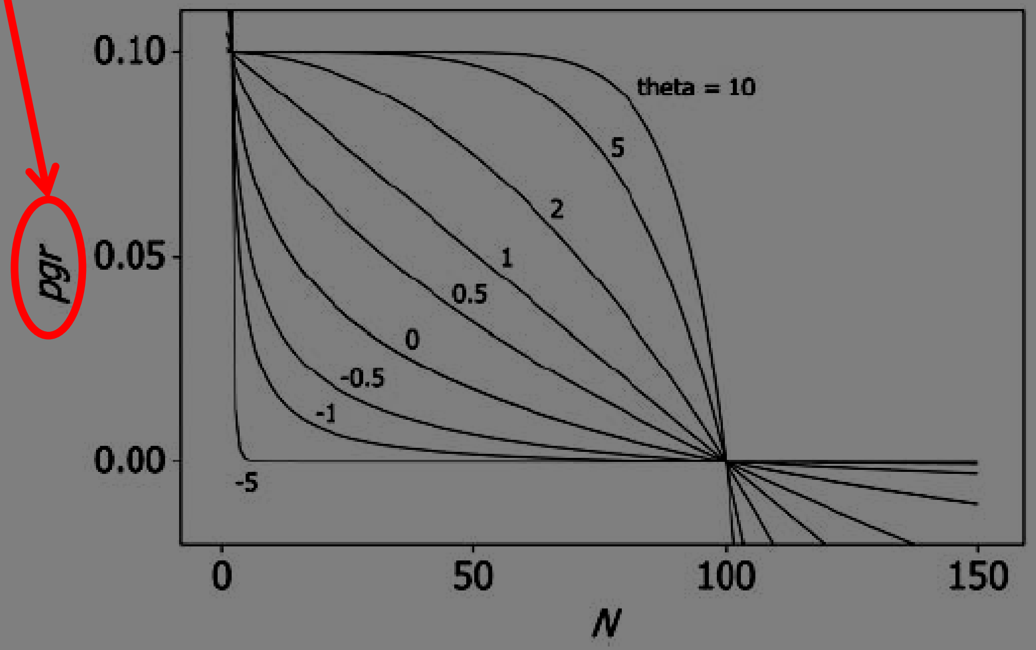


Daphnia rosea

Modificando el modelo logístico: tasa de crecimiento per capita no lineal

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

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).



Fuente: Sibly et al. (2005) Science 309: 607-610

Modificando el modelo logístico: tasa de crecimiento no lineal

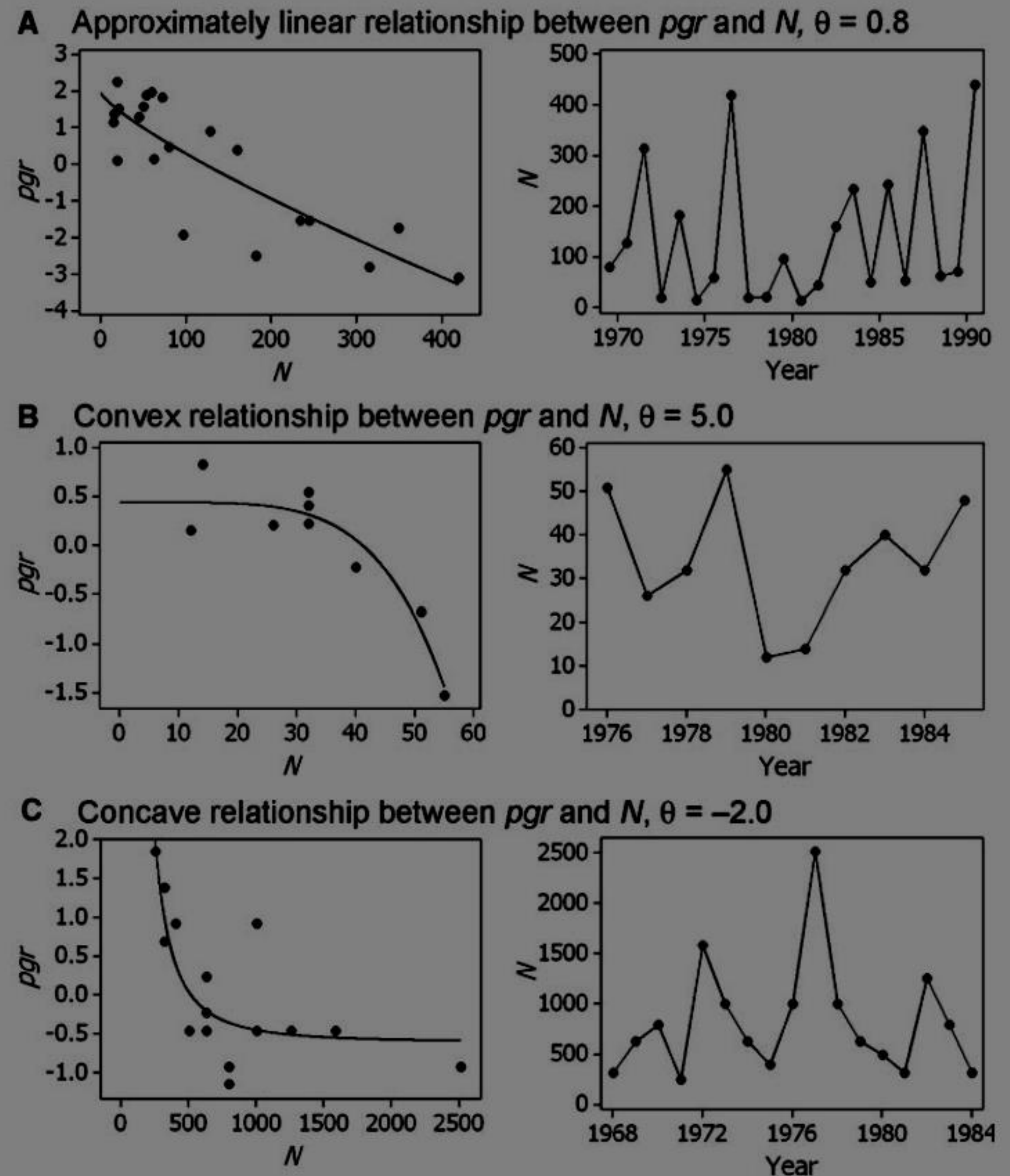


Fig. 1. (A to C) (Left) The relationships between population growth rates (*pgr*) and size (*N*) with (right) their associated population time series. The observed values on the left are calculated from the time series, and the fitted curves are of the type of Eq. 1. The data come from three insect populations in the GPDD with (A) $\theta \approx 1$ (*Acyrthosiphon pisum*, GPDD main ID 8383), (B) $\theta > 1$ (*Inachis io*, ID 3276), (C) $\theta < 0$ (*Xylena vetusta*, ID 6321). The form of *pgr-N* relationships are specific to the time and place in which the data were collected (32).

Fuente: Sibly et al. (2005)
Science 309: 607-610

Modificando el modelo logístico: tasa de crecimiento no lineal

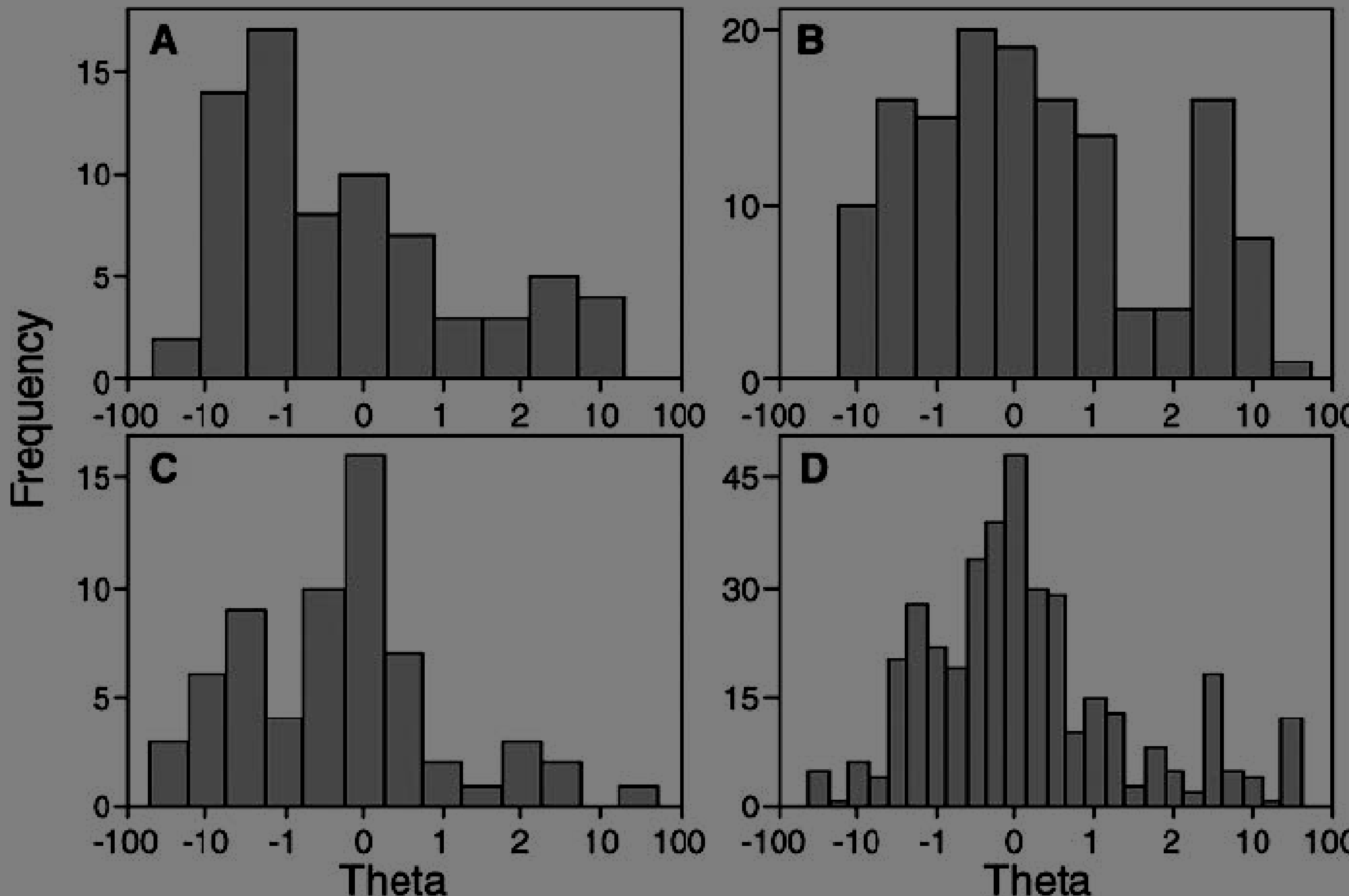
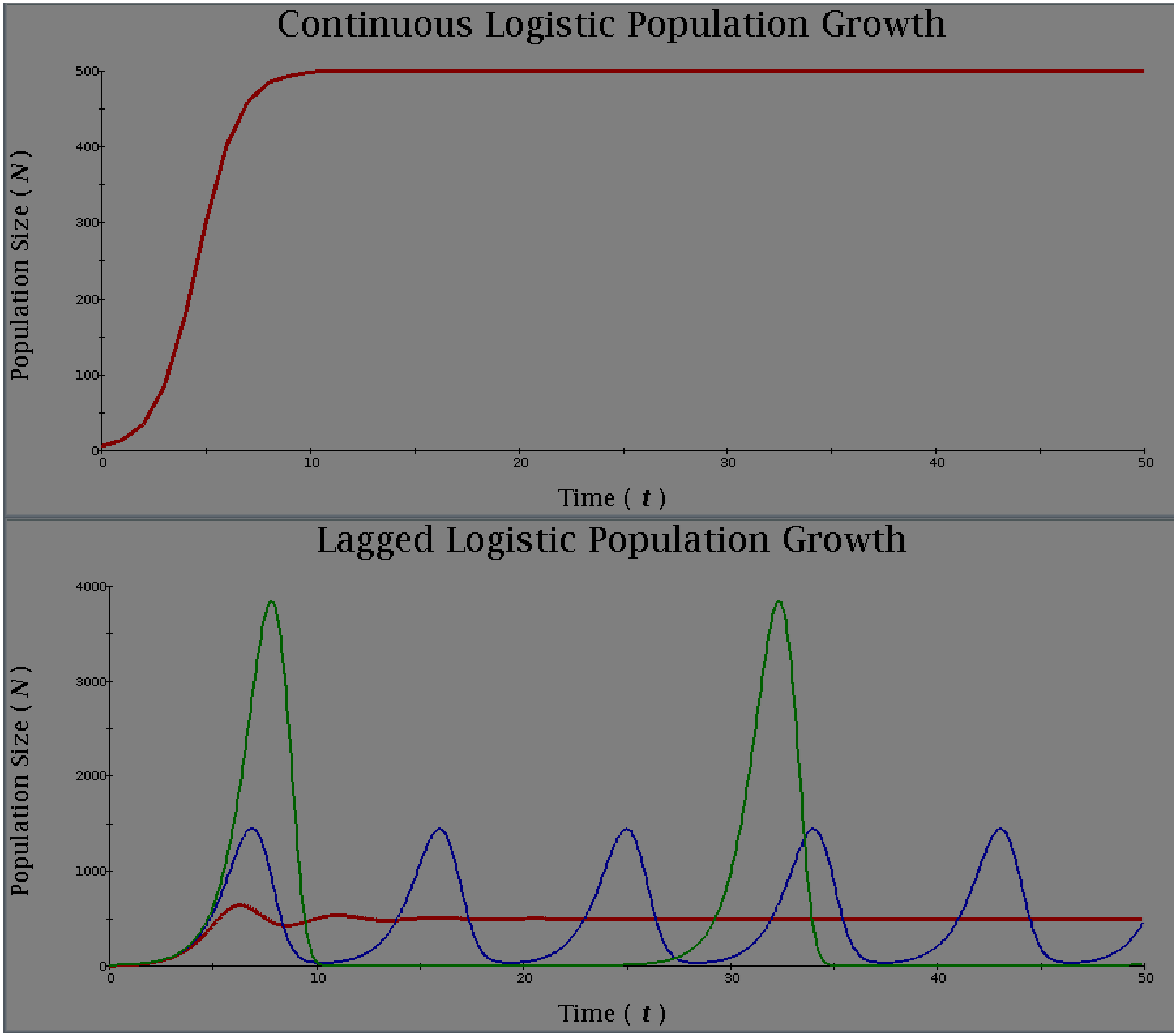


Fig. 3. Histograms of θ for the four major taxonomic groups in the GPDD database: (**A**) mammals, (**B**) birds, (**C**) fish, and (**D**) insects. A hybrid scale is used for θ, linear between −1 and 2 and $\log_{10}$ elsewhere. This scale is used to give similar weights to each of the principal regions 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.

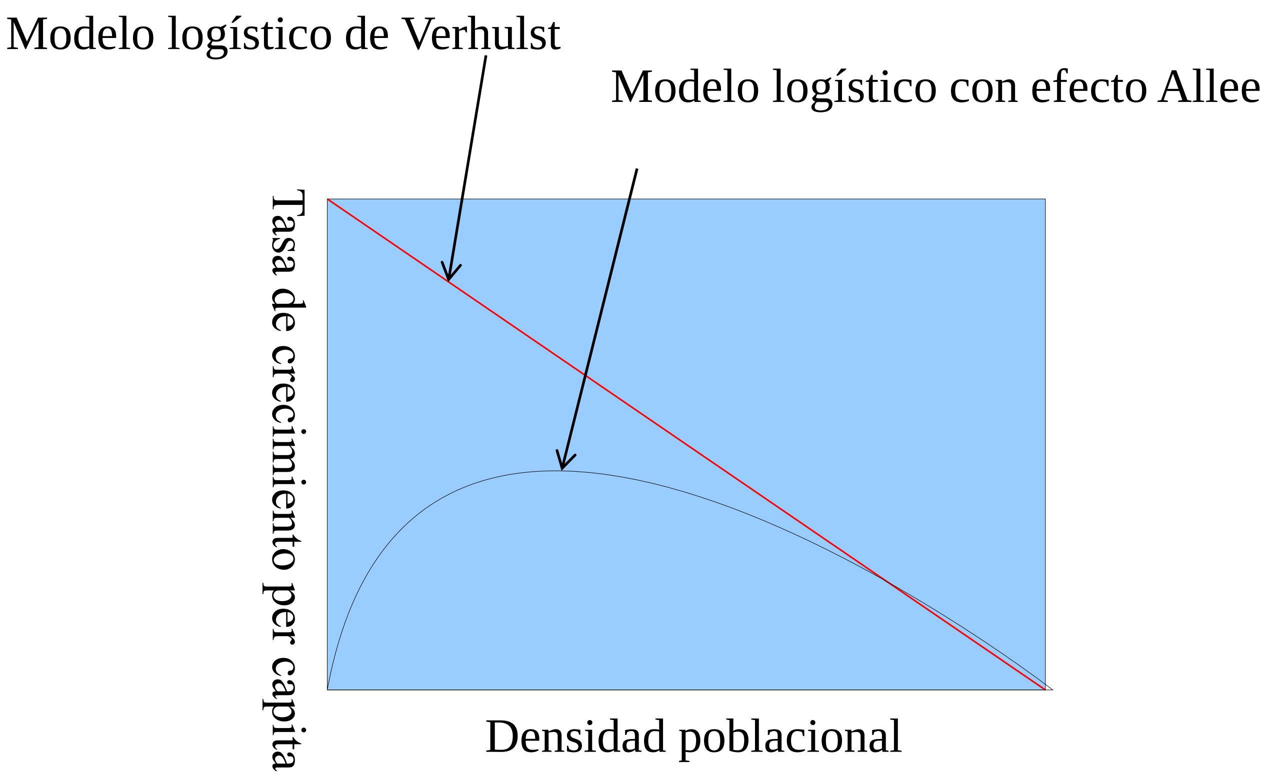
Fuente: Sibly et al. (2005) Science 309: 607-610

Modificando el modelo logístico: crecimiento logístico con retardo

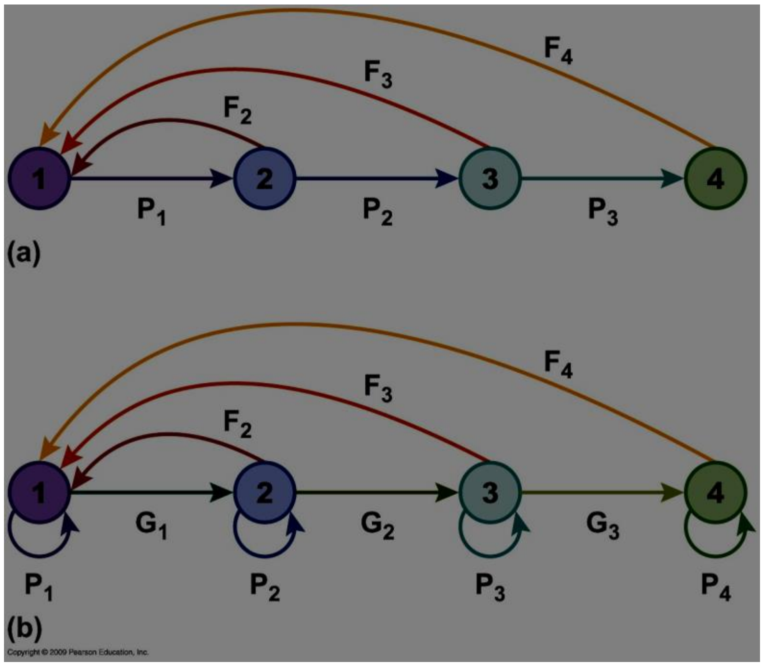
$$\frac{dN}{dt} = r\left(1 - \frac{N_{t-\tau}}{K}\right)N_t$$



Efecto Allee

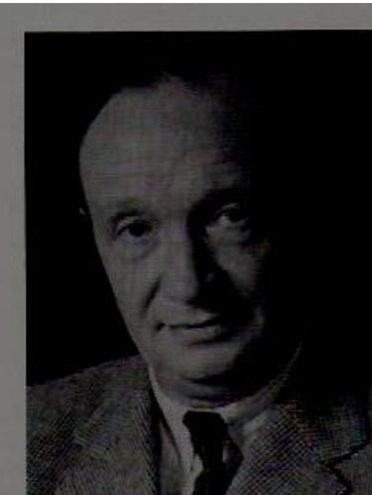


Modelos matriciales de proyección poblacional



$$M = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & \ldots & F_k \\ P_1 & 0 & \ldots & 0 \\ \ldots\ldots\ldots & & & \\ 0 & 0 & P_{k-1} & 0 \end{pmatrix}$$

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



Patrick H. (George) Leslie *(1901–1972) Bureau of Animal Population, Oxford University*

Modelos matriciales de proyección poblacional

$$M = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & \ldots & F_k \\ P_1 & 0 & \ldots & 0 \\ \ldots\ldots\ldots & & & \\ 0 & 0 & P_{k-1} & 0 \end{pmatrix}$$

$$N = \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \\ \ldots \\ N_k \end{pmatrix}$$

$$N_{t+1} = M N_t$$

Modelos matriciales de proyección poblacional

Ejemplo:

$$\begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} F1 n_1 + F_2 n_2 + F_3 n_3 \\ P_1 n_2 + 0 + 0 \\ 0 + P_2 n_3 + 0 \end{bmatrix}$$

Modelos matriciales: ejemplo de tortuga marina *Caretta caretta*

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

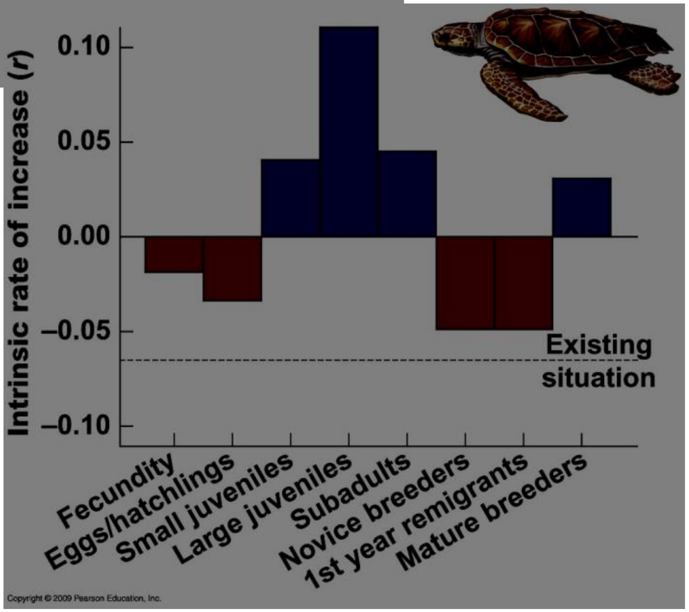
Stage number	Class	Size (carapace length) (cm)	Approximate age (yr)	Annual survivorship	Fecundity (eggs/yr)
1	Eggs, hatchlings	<10	<1	0.6747	0
2	Small juveniles	10.1–58.0	1–7	0.7857	0
3	Large juveniles	58.1–80.0	8–15	0.6758	0
4	Subadults	80.1–87.0	16–21	0.7425	0
5	Novice breeders	>87.0	22	0.8091	127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

Table 9.3 Stage-class population matrix for the loggerhead sea turtles.[a]

0	0	0	0	127	4	80
0.6747	0.7370	0	0	0	0	0
0	0.0486	0.6610	0	0	0	0
0	0	0.0147	0.6907	0	0	0
0	0	0	0.0518	0	0	0
0	0	0	0	0.8091	0	0
0	0	0	0	0	0.8091	0.8089

[a]Estimates based on the life table presented in Table 9.2, with the survival estimates broken down into survival within the same stage and survival and movement into the next stage.

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



Teórica 4: Recapitulación

- El crecimiento poblacional puede ser descripto por modelos matemáticos simples
- Los modelos discretos pueden exhibir dinámicas complejas que incluyen equilibrio estable, ciclos y caos
- Para las poblaciones con crecimiento continuo el modelo logístoco puede usarse para describir su dinámica
- Estos modelos pueden hacerse más complejos y realistas al incorporar retardos y estructura de edades