



# TEMA 15. DINÁMICA DE POBLACIONES

Ecología (Universidad Autónoma de Madrid)

## TEMA 15: DINÁMICA DE POBLACIONES

**¿Cómo se modifica el tamaño de una población? El potencial biótico o tasa intrínseca de aumento de una población. Modelos de crecimiento poblacional: exponencial y logístico. La regulación de las poblaciones naturales. Efecto Allee.**

La Ecología estudia las interacciones entre los organismos y de éstos con su ambiente abiótico, a varios niveles jerárquicos. Hasta ahora, se han estudiado visto procesos a escala de Ecosistema, Comunidad, Individuo y Especie. En los temas siguientes se estudiarán procesos a nivel de Población.

La **Ecología de Poblaciones** es la rama de la Ecología que estudia la estructura y dinámica de poblaciones. Una **población** es un grupo de individuos de la misma especie que habitan en el mismo área. Las poblaciones pueden definirse a **diferentes escalas** (fragmentos de hábitat, regiones, islas...).

La ecología de poblaciones se plantea cuestiones como el tiempo que tardará en crecer una población hasta un tamaño determinado, cuál será el tamaño poblacional tras  $n$  generaciones o el efecto que tienen los factores ambientales en el tamaño poblacional.

*Parámetros poblacionales.*

- Sobre su estructura      Abundancia y densidad de individuos, distribución de edades, de sexos, espacial...
- Sobre su dinámica      Tasas de natalidad y mortalidad, de emigración e inmigración, crecimiento poblacional, cambios en la distribución de edades o sexos...

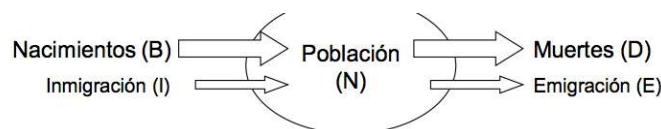
La estructura y dinámica de una población se puede ver afectada por:

1. Factores ambientales: el entorno abiótico que rodea a los individuos.
2. Factores intraespecíficos: relaciones con individuos de su propia especie.
3. Factores interespecíficos: relaciones con individuos de otras especies.

El análisis de cómo estos factores inciden en la dinámica de la población es el objeto de estudio de la Ecología de Poblaciones.

### ¿Cómo se modifica el tamaño de una población?

La **demografía** define específicamente para cada población, sus parámetros de crecimiento, supervivencia y fecundidad. Los **parámetros demográficos** determinan los cambios en el tamaño poblacional para un intervalo de tiempo.



Al conocer el número de individuos que nacen, mueren, emigran e inmigran (si la población es abierta) por unidad de tiempo, se pueden calcular las distintas *tasas demográficas*:

- **Tasa de fecundidad (o natalidad) poblacional ( $b$ )** = nº de nacimientos per cápita en una población ( $b=B/N$ ) en un intervalo de tiempo
- **Tasa de mortalidad poblacional ( $d$ )** = nº de muertes per cápita en una población ( $d=D/N$ ) en un intervalo de tiempo.

- **Tasa intrínseca de crecimiento poblacional ( $r$ )** =  $b-d$  (en poblaciones cerradas).

### *El potencial biótico o tasa intrínseca de aumento de una población*

En **poblaciones cerradas** (donde emigración=inmigración=0), con **recursos ilimitados** (los individuos de la especie no compiten entre sí por los recursos), el tamaño poblacional en un tiempo  $t+1$  será el tamaño que tenía en un tiempo  $t$  anterior + el número de nacimientos – el de defunciones. La variación que tiene lugar es el **tamaño poblacional** por unidad de **tiempo**.

$$\begin{aligned}N_{t+1} &= N_t + B - D \\N_{t+1} - N_t &= B - D \\ \Delta N &= B - D\end{aligned}$$

Si el número de nacimientos y defunciones dependen del tamaño poblacional de un modo lineal, se podría decir que el número de nacimientos/defunciones es una función de  $N$ , que queda multiplicado por un factor constante ( $b/d$ ), de tal modo que:

$$\begin{aligned}\text{Número de nacimientos (B)} &= b \cdot N = \text{tasa de natalidad} \cdot N \\ \text{Número de muertes (D)} &= d \cdot N = \text{tasa de mortalidad} \cdot N\end{aligned}$$

El valor  $r = b - d$  define la **tasa instantánea** (o intrínseca) **de crecimiento** de la población.

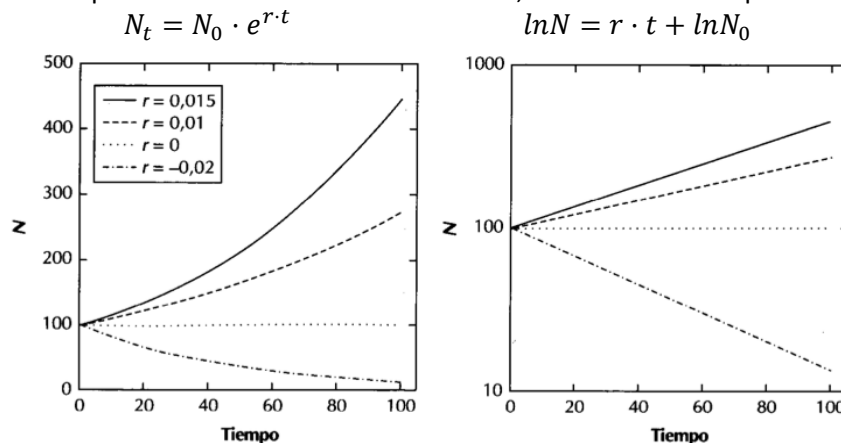
Si el tiempo se hace infinitesimal, e integrando todo lo anterior:

$$\frac{dN}{dt} = B - D = (b - d) \cdot N \rightarrow \frac{dN}{dt} = r \cdot N \rightarrow N_t = N_0 \cdot e^{r \cdot t}$$

Este modelo define un **crecimiento exponencial continuo**, en el cual se asume que el cambio de la población a lo largo del tiempo ocurre de un modo lineal, multiplicado por la tasa  $r$  de crecimiento. Se asume que los nacimientos ocurren de forma continua en la población.

### *Crecimiento exponencial continuo*

Cuando se utiliza una fórmula exponencial, esta función se puede transformar en lineal mediante logaritmos neperianos. En la fórmula lineal, el intercepto es *el  $\ln N_0$*  y la pendiente está definida como  $r$  en un tiempo  $t$ .  $\ln N_0$  es el logaritmo del tamaño poblacional en un tiempo cero y  $r \cdot t$  es el cambio del tamaño poblacional en un intervalo de tiempo. Al tratarse de una función lineal, la recta tiene una pendiente constante.



Cuando se conoce el valor de  $r$ , se puede saber si la población está creciendo ( $r>0$ ), decreciendo ( $r<0$ ) o se mantiene constante ( $r=0$ ).

Si se conoce el modelo de crecimiento de la población, se puede calcular el **tiempo de duplicación** (tiempo que requiere la población para tener el doble de individuos que en un momento inicial). Si se sustituye en la ecuación inicial el tamaño poblacional  $N_0$  por un tamaño  $N_t = 2 \cdot N_0$  se podría despejar  $t$  y conocer cuánto tiempo tardaría la población en alcanzar dicho tamaño.

$$N_t = 2 \cdot N_0 (\text{tiempo de duplicación}) \quad 2 \cdot N_0 = N_0 \cdot e^{r \cdot t} \rightarrow \ln 2 = r \cdot t \rightarrow t = \frac{\ln 2}{r}$$

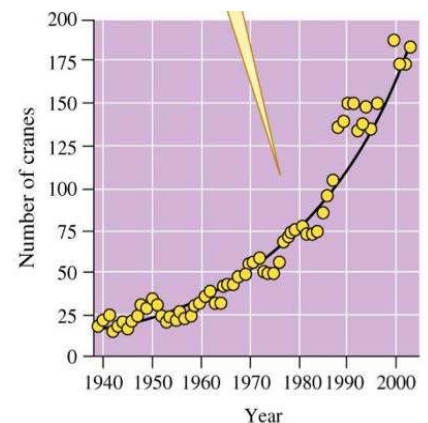
### Características del modelo exponencial continuo.

1. Es un modelo determinista; los parámetros que lo definen ( $r$ ,  $b$ ,  $d$ ) son constantes.
2. Cuando  $r > 0$  la población crece de forma exponencial, y cuando  $r < 0$  va a reducirse.
3. No hay efecto de la densidad sobre el tamaño poblacional, ya que los recursos son ilimitados;  $r$  no varía con el tamaño poblacional (denso-independencia).
4. Los recursos no son limitantes, permitiendo un rápido crecimiento de la población.
5. No se tiene en cuenta la estructura demográfica de la población: todos los individuos tienen la misma tasa de crecimiento, de reproducción, etc. (los parámetros son independientes de la edad o estado de los individuos).

### Ejemplos de crecimiento exponencial en poblaciones en expansión.

*Pino silvestre (Pinus sylvestris)*. La tasa de acumulación de polen en los sedimentos de un lago se puede utilizar como índice del tamaño de la población en el pasado. En los registros polínicos del pino silvestre, se puede observar que colonizó a región de estudio (Gran Bretaña) hace unos 9.500 años y que posteriormente, creció exponencialmente durante 500 años. Durante un primer periodo, la población se comportó de un modo exponencial, ya que no existían limitaciones.

*Grulla blanca (Grus americana)*. En el año 1940 se protegió la especie y desde entonces, a partir de 15 adultos, la población creció exponencialmente hasta más de 180 (año 2000).



### Límites del crecimiento exponencial.

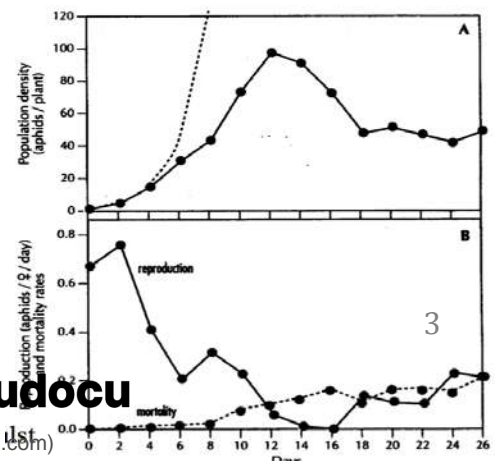
Teóricamente, una mosca puede llegar a poner 120 huevos por generación, de modo que una sola pareja podría tener 5 trillones de descendientes en un solo año y en 10 años, sus descendientes podrían formar una capa de 2 metros de espesor alrededor de toda la superficie del planeta... sin embargo, esto nunca llega a suceder, ya que los recursos no son ilimitados.

**El ambiente restringe el crecimiento poblacional.** Cuando los recursos se van agotando, la tasa de crecimiento de la población disminuye gradualmente hasta que finalmente se detiene, al mismo tiempo que se alcanza un tamaño poblacional estable, por competencia entre individuos.

### Crecimiento logístico

La **densidad de población** como freno al crecimiento.

**Modelo logístico de Verhulst.** El modelo logístico se demostró mediante un experimento realizado con 16 plantas de alfalfa, con dos



áfidos adultos por planta (sabiendo que los áfidos hembra se reproducen asexualmente). Se llevó a cabo un muestreo del número de áfidos vivos y muertos, cada dos días.

- Se obtuvo como resultado que la densidad de población alcanzaba un máximo exponencial, pero que posteriormente tendía a estabilizarse en un determinado valor  $K$  (capacidad de carga), que hace referencia a la capacidad que tiene el medio de mantener dicha población.
- Además, en las variaciones en las tasas de natalidad y mortalidad se observa que al principio la tasa de natalidad es alta y va disminuyendo gradualmente y que la tasa de mortalidad es primero baja y posteriormente aumenta.

### Características del modelo.

1. La tasa de crecimiento  $r$  decrece según aumenta el tamaño de la población  $N$  y se hace igual a 0 cuando  $N=K$ .
2. La población crece (o decrece) hasta alcanzar una asíntota ( $K$ ).
3.  $K$  se interpreta como la **capacidad de carga** de ese ambiente. Es el tamaño poblacional en el que se estabiliza la tasa de crecimiento.
4.  $r_{\max}$  es la **tasa máxima de crecimiento poblacional**, que tiene lugar durante un determinado periodo.

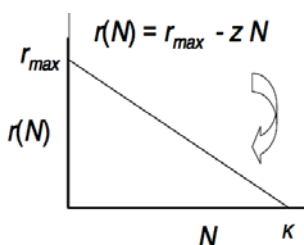
Las poblaciones en la naturaleza no pueden crecer indefinidamente de forma exponencial, ya que un crecimiento de ese tipo derivaría inmediatamente hacia una saturación del medio y a la competencia por los recursos de los individuos que componen la población. El crecimiento está limitado por la **saturación del medio**, que se produce por la **competencia** entre individuos por el mismo recurso (**fenómenos denso-dependientes**).

La ecuación que describe este modelo es básicamente igual a la del modelo exponencial, solo que añadiendo un término que disminuye la tasa de crecimiento en función de si  $N$  se aproxima a  $K$ . Es decir,  **$r$  disminuye a medida que aumenta  $N$** .

$$\text{Ecuación logística: } \frac{dN}{dt} = rN \left( \frac{K - N}{K} \right) \quad \text{ó} \quad \frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right)$$

Cuando  $N$  tiene un valor muy pequeño en relación con  $K$ , este parámetro es  $\approx 0$ . Cuando  $N$  se aproxima a  $K$ , llega un momento en el que  $N=K$  y este término vale 0 (la población se establece):  $1-N/K$ .

La forma de la curva logística es teórica, en la naturaleza raramente una población sigue esa curva.



En su forma más simple, se expresa como una ecuación lineal de  $r$  en función de  $N$ :  $r(N)$ .

$r_{\max}$ : tasa de crecimiento, que es máxima a densidades muy bajas.

$K$ : densidad que hace  $r = 0$  y  $N = \text{cte}$ . **Capacidad de carga**.

$z$ : pendiente de la recta si  $N = K$  y  $r(N) = 0$ ,  $z = r_{\max}/K$ . La pendiente de la recta es negativa, ya que  $N$  disminuye en función de  $K$ .

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad \Rightarrow \quad \frac{dN}{dt} = (r_{\max} - zN)N = r_{\max}N - zN^2$$

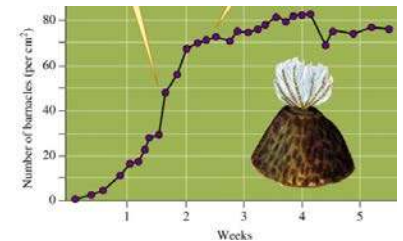
$$\frac{dN}{dt} = r_{\max}N - \frac{r_{\max}}{K}N^2 = r_{\max}N \left( 1 - \frac{N}{K} \right) = r_{\max}N \left( \frac{K - N}{K} \right)$$

$N$  se acercará asintóticamente a  $K$  a una velocidad determinada por  $r$ .

### Ejemplos de crecimiento logístico.

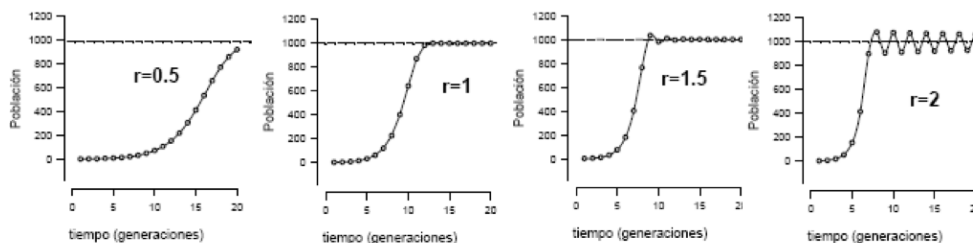
**Número de paramecios (por  $\text{cm}^3$ ) a lo largo del tiempo.** La población crece lentamente durante unos 5 días, pero posteriormente, la población comienza a crecer rápidamente durante 5 días. El crecimiento poblacional se estabiliza después de los 10 días.

**Número de percebes (por  $\text{cm}^2$ ) a lo largo del tiempo.** El asentamiento de la población permite en un primer momento crecer rápidamente en densidad. Posteriormente, alrededor de 2 semanas después, la población se estabiliza.



### Efecto de $r$ sobre la dinámica de la población.

Dependiendo de los valores que tenga  $r$ , el comportamiento de la dinámica de población puede ser variable. A medida que aumenta el valor de  $r$ , la curva adquiere un comportamiento fluctuante alrededor de  $K$ .

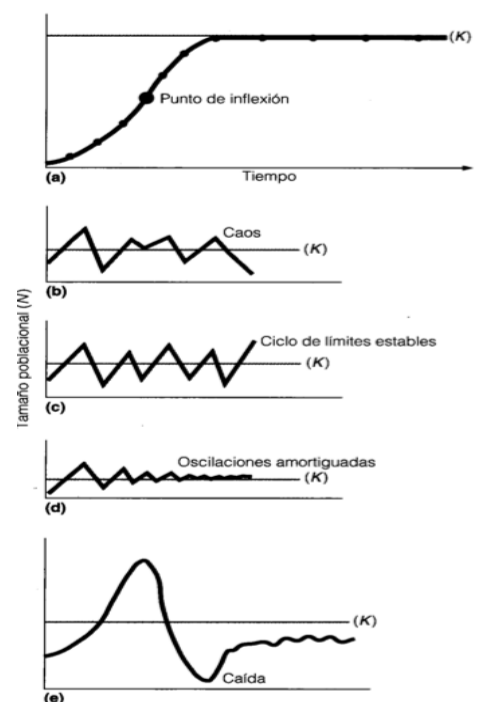


### El modelo asume...

1. La relación entre la densidad y la tasa de incremento es lineal.
2. Efecto de la densidad sobre la tasa de incremento es instantáneo.
3. El ambiente y por tanto  $K$ , es constante.
4. Todos los individuos se consideran iguales ( $N$ ), no hay estructuración en función de sexo o edad de los individuos.
5. No hay inmigración ni emigración.

### Aunque en la naturaleza...

1. Cada individuo que se incorpora a la población posiblemente no cause un efecto equivalente en la disminución de  $r$ .
2. Deben de existir retardos, especialmente en organismos con ciclos de vida complejos.
3. El ambiente no es constante, luego  $K$  puede variar en el tiempo si cambian las condiciones ambientales (estacionalmente, cambios climáticos).
4. No se reproducen todos los individuos; a menudo sólo unos pocos individuos acceden a la reproducción.
5. Son escasas las barreras que impiden la dispersión (inmigración o emigración).



### Modificaciones del modelo logístico.

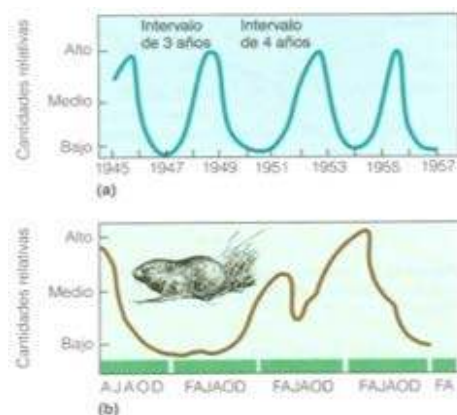
Según la ecuación logística, la población se estabiliza cuando se aproxima a su capacidad de carga  $K$  como una respuesta inmediata al **efecto de la densidad**.

Sin embargo, habitualmente **existe un retraso** desde el momento en el que la población alcanza una determinada densidad hasta que los efectos repercuten en las tasas de natalidad y mortalidad. Por tanto, va a existir una **fluctuación** alrededor del valor de  $K$  hasta ajustarse (si  $K$  permanece constante).

Estos retrasos hacen que las poblaciones fluctúen bastante, en ocasiones entre unos límites superiores e inferiores.

$r < 2$	<i>Oscilaciones amortiguadas</i>
$2,0 < r < 2,5$	<i>Ciclo de límites estables</i>
$r > 2,69$	<i>Patrón caótico</i>

En muchas ocasiones, las fluctuaciones poblacionales se ajustan a **ciclos**, cuyos periodos varían según las especies.



**Liebre americana.** Se observaron ciclos más o menos cada 9-10 años; había una explosión en el número de individuos y posteriormente una caída muy fuerte en la población.

**Lemmings.** En poblaciones naturales también se observan ciclos cada 3-4 años, se produce un pico seguido de una caída.

Todos estos ciclos se deben al **efecto de la densidad misma** (una alta densidad acaba con los recursos y por tanto la población cae drásticamente, y posteriormente pueden volver a crecer) aunque también se han observado que estos ciclos pueden estar **sincronizados con parásitos o depredadores** (en casos donde existen relaciones muy específicas).

### Comparación entre ambos modelos: logístico y exponencial

#### a. Variación del crecimiento poblacional en función de $N$ .

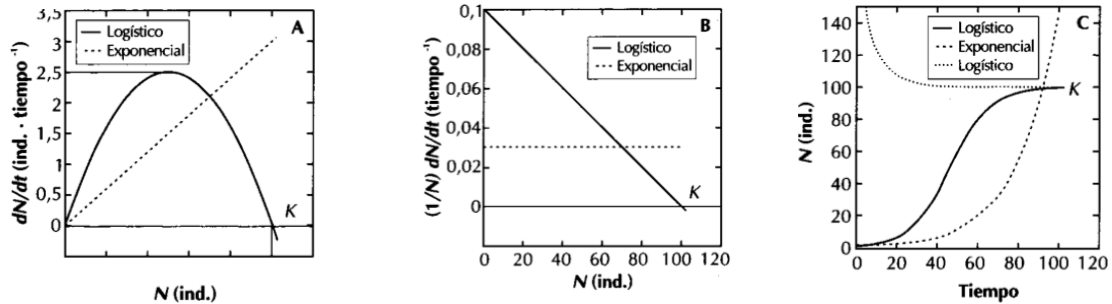
- En el modelo exponencial, el crecimiento poblacional aumenta indefinidamente con  $N$ .
- En el modelo logístico, el número de individuos aumenta en un primer momento y posteriormente disminuye en función de  $K$  cuando  $N > K$ . El crecimiento máximo tiene lugar para  $N = K/2$ .

#### b. Variación del crecimiento poblacional per cápita en función de $N$ .

- En el modelo exponencial, el crecimiento poblacional per cápita es constante, ya que el número de individuos siempre aumenta con  $N$  de forma lineal.
- En el modelo logístico, disminuye linealmente con  $N$  (en función de  $K$ ).

#### c. Variación del número de individuos ( $N$ ) en función del tiempo.

- En el modelo exponencial, el crecimiento poblacional es indefinido y se predice exponencial.
- En el modelo logístico, el número de individuos crece hasta acercarse asintóticamente a  $K$ . Si se encuentra por encima de  $K$ , decrecerá hasta alcanzar dicho valor.



### La regulación de las poblaciones naturales

Cualquier aspecto del **ambiente** (biótico o abiótico), limita el crecimiento de las poblaciones ya que modifican las tasas de natalidad y mortalidad.

*Ejemplo: fecundidad denso-dependiente en plantas.* Dependiendo del número de semillas por metro cuadrado, existe una mayor o menor fecundidad. Los individuos plantados en bajas densidades producen muchas más semillas que cuando están todos plantados juntos.

*Ejemplo: cambio del tamaño de la puesta en aves, dependiendo de la densidad de hembras en el territorio.* Cuando en un territorio hay muchas hembras, ponen pocos huevos y cuando son pocas, muchos.

**Factores denso-dependientes.** Pueden ejercer un efecto sobre la natalidad o la mortalidad, en función de la densidad. Si hay más densidad aumenta la mortalidad, pero si hay mas densidad la natalidad por individuo no necesariamente aumenta (el número de descendientes que dejan los individuos disminuye). Estas regulaciones se producen por:

- Competencia por el alimento
- Restricción de lugares donde vivir y refugios.
- Efecto de los depredadores, parásitos y enfermedades (este último no sólo tiene que ver con la densidad de población).

Estos factores afectan a la población y la regulan mediante **retroalimentación**.

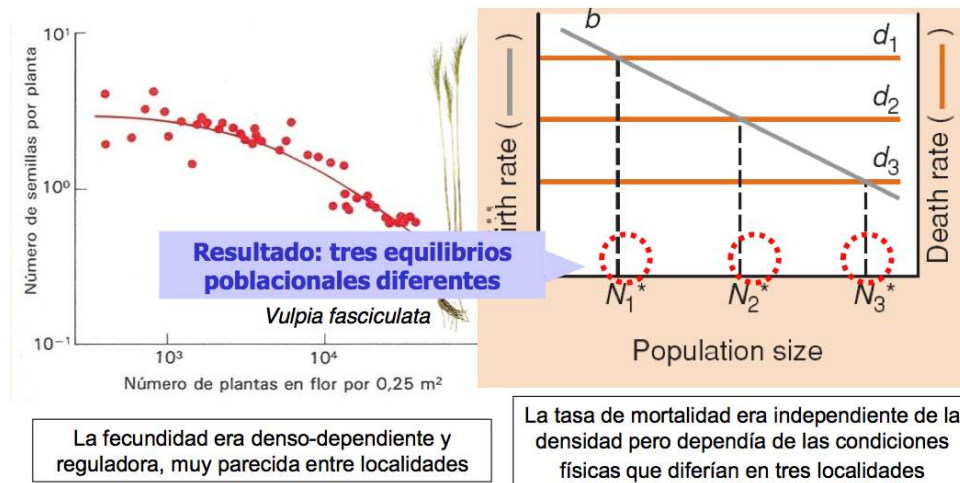
**Factores denso-independientes.** La población puede variar por otros factores de tipo aleatorio, que **condicionan** la tasa de crecimiento, independientemente de la densidad.

- Variabilidad ambiental (por ejemplo, un efecto climático extremo va a generar una gran mortalidad).
- Variabilidad generada por fenómenos aleatorios (transporte por dinámica de corrientes y mortalidad larvaria en organismos marinos).
- Enfermedad o depredación, cuando las tasas no dependen de la densidad. Cuando no existe un ajuste muy fino entre predador-presa (una relación muy específica) el fenómeno es independiente de la densidad.

Estos factores afectan a la población pero **no la regulan** ya que no generan fenómenos de retroalimentación.

En la naturaleza se van a mezclar ambos tipos de fenómenos **superpuestos**. La abundancia depende de los factores combinados de los procesos dependientes e independientes de la densidad.

**Ejemplo: *Vulpia fasciculata*.** Cuanto mayor es el número de plantas que hay en el medio, menor es el número de semillas se produce por plantas (fenómeno denso-dependiente). Si además esta población se encuentra en un ambiente heterogéneo, con una zona 1 muy mala (donde habrá mayor mortalidad independientemente de la densidad), una zona 2 (intermedia) y otra zona 3 (con un ambiente mejor) ambos fenómenos se van a superponer. Por tanto, la natalidad dependerá de la densidad de población (función de  $N$ ) pero en cada zona la mortalidad va a variar según la calidad del terreno. En el punto en el que se hacen iguales la natalidad y la mortalidad (donde las rectas coinciden) la población se estabilizará en un tamaño (que será mayor en la zona 3). Se obtienen como resultado tres equilibrios poblacionales diferentes, según el tipo de terreno.

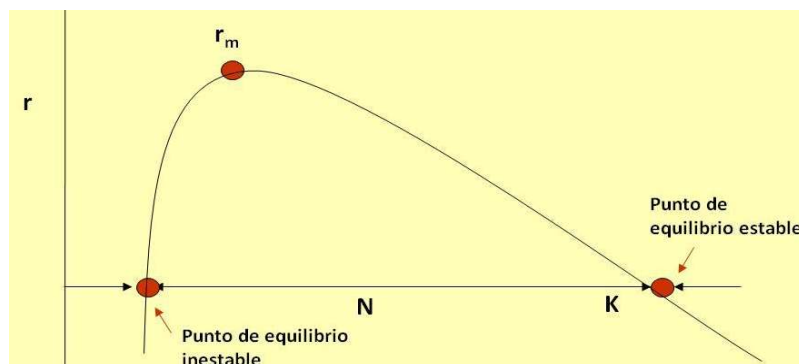


### Efecto Allee (1931)

Hace referencia a la disminución de la reproducción o la supervivencia debida a la baja densidad poblacional.

Cuando el tamaño de la población es muy pequeño (cercano a 0) las tasas de crecimiento no son máximas (como considera el modelo logístico) lo cual supone un fenómeno de **depensación** (frente a la denso-compensación).

Si aplicamos el efecto Allee, cuando hay una densidad de población baja, el crecimiento es muy lento, posteriormente se dispara y luego vuelve a estabilizarse (cuando la tasa de crecimiento no es máxima para valores de  $N$  cercanos a 0). Esto ocurre porque cuando la densidad de población es extremadamente baja, pueden existir dificultades para encontrar pareja, luego la tasa de reproducción disminuye.



Si el número de individuos baja mucho y alcanza valores por debajo del **punto de equilibrio inestable**, la población podría llegar a extinguirse.

**Conclusiones.**

1. La dinámica de una población no es sino la pauta de cambio en la abundancia de sus miembros que experimenta la misma a lo largo del tiempo.
2. El modelo exponencial no se ajusta a la dinámica observada en las poblaciones naturales, ya que asume una tasa intrínseca de crecimiento (per cápita) constante.
3. El modelo logístico refleja adecuadamente la denso-dependencia propia del crecimiento de una población natural. Se trata, no obstante, de un modelo estratégico que sacrifica precisión y realizamos en aras de su simplicidad. Premisas y limitaciones.
4. El efecto Allee se refiere a la condición por la cual la máxima tasa intrínseca de crecimiento per cápita no se asocia con las menores densidades de la población.
5. Del análisis del modelo logístico se deduce que la explicación (factores denso- dependientes) de los fenómenos de (auto) regulación que se observan en las poblaciones reales se encuentra en la dinámica propia de la población.
6. No parece que los factores denso-dependientes sean los principales responsables de la regulación de las abundancias en las poblaciones de numerosos organismos. Más bien son factores externos (factores denso-independientes) los que explican esta regulación.