

# SIMULACIÓN DE DINÁMICAS DE POBLACIONES DE LEPIDÓPTEROS FORESTALES

Domingo José Iglesias Fuente

## ABSTRACT

### Simulation of population dynamics applied to forest lepidopterans.

Some computer simulations commonly used in population modelling are shown. The theoretical model of logistic growth is described. In order to correlate the theoretical models to real observations some stochastic parameters are included in the expressions showing how they modify the behavior of populations in Nature. Finally it is also shown how cyclical dynamics are able to explain in a better way the behavior of some real populations.

**Key words:** population dynamics, theoretical models, logistic curve, stochasticity, forest lepidopterans.

D. J. Iglesias Fuente. Depto. Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Valencia. c/ Dr. Moliner, 50. 46100 Burjassot (Valencia)

## INTRODUCCIÓN

Un aspecto muy importante de la ecología de las poblaciones de organismos es cómo varía el número de individuos de generación en generación. Los modelos teóricos se basan en argumentos lógicos para representar la abundancia de las poblaciones y permiten no sólo el análisis de las causas de las fluctuaciones entre generaciones, sino también la realización de predicciones (BERRYMAN, 1991).

Podemos partir de la idea de que la densidad de población, en un sentido estricto, sólo es regulada por medio de procesos de tipo retroalimentación negativa en respuesta a aumentos de la densidad de población (ROYAMA, 1977; BERRYMAN, 1981), que son factores dependientes de la densidad de población. El resto de factores tales como los climáticos, por ejemplo, no varían en relación con las fluctuaciones de la abundancia (ROYAMA, 1977), y se encargan de la determinación del nivel al cual se produce la regulación de las poblaciones (BERRYMAN *et al.*, 1987). Ambos grupos de factores configuran los patrones de distribución temporal de los organismos (BERRYMAN, 1987). Ahora bien, las poblaciones de las distintas especies de organismos no se encuentran aisladas y sus dinámicas interactúan entre sí estructurándose en forma de redes de interacción y modificando las dinámicas poblacionales de cada especie (MAY, 1973) de tal modo que los patrones de variación temporal de las distintas especies deberán adecuarse a la estructura de la comunidad en la que se hallan inmersas.

La mayoría de modelos teóricos han sido desarrollados en la bibliografía mediante el uso de aproximaciones matemáticas simples. Cada uno de los componentes de las ecuaciones obtenidas está condicionado por múltiples variables que interactúan entre sí y cada componente influye sobre los demás. Es cierto que muchas veces dichas ecuaciones explican ciertos fenómenos observados en la naturaleza. A pesar de ello, muchos modelos analíticos uti-

lizados comúnmente en ecología tan solo tienen en cuenta los factores dependientes de la densidad de población (HALL, 1988). Sabemos que para los vertebrados más conocidos los factores abióticos ejercen un papel importante sólo a muy largo plazo; pero, ¿y en el caso particular de los insectos, en los que los factores abióticos ejercen un papel tan importante en la regulación de sus poblaciones? (WIENS, 1984). Durante mucho tiempo los modelos matemáticos tradicionales fueron enseñados en ecología como una especie de dogmas: curvas logísticas, modelos predador-presa, ecuaciones de Lotka-Volterra (LOTKA, 1925; VOLTERRA, 1926), etc. Hace ya tiempo que contamos con conocimientos matemáticos y ecológicos suficientes como para superar ampliamente ese nivel; sabemos que la mayoría de poblaciones reales se encuentran alejadas del equilibrio estable (MORRISON & BARBOSA, 1987) y precisamente la finalidad de los modelos estocásticos es la simulación de los factores aleatorios que alejan a las poblaciones de ese equilibrio estable (TAYLOR, 1992).

## MÉTODOS

### Desarrollo de los modelos matemáticos

Existen múltiples maneras de representar el crecimiento de una especie hasta llegar a un valor de saturación. La forma más común es la curva de crecimiento logístico, el origen de la cual puede atribuirse a Verhulst (HUTCHINSON, 1948). El crecimiento inicial de una población sigue un patrón de tipo exponencial mientras existe recurso suficiente, ya sea alimento o espacio y este principio se ve modificado dado que la tasa de crecimiento se encuentra negativamente afectada por el aumento de la densidad de población, adoptando entonces la curva una forma logística (BERRYMAN, 1991):

$$1. \quad N_t = N_{t-1} \cdot \exp \left\{ A \cdot \left[ 1 - \left( \frac{N_{t-1}}{K} \right) \right]^Q \right\}$$

La curva presenta una tendencia asintótica hacia un valor  $K$ , que es el valor de la densidad para el cual existe una saturación de la población. El modelo logístico de crecimiento de una población también se puede expresar de la siguiente forma (BLEASDALE & NELDER, 1960; HASSHELL, 1975; TAYLOR, 1992):

$$2. \quad N_{t+1} = f \cdot N_t \cdot (1 + a \cdot N_t)^{-b}$$

donde  $N_t$  es la densidad de la población en la generación  $t$ ,  $f$  es la tasa de natalidad,  $a$  representa la densidad de la población y  $b$  determina el tipo de dependencia de la densidad.

Para las simulaciones estocásticas se utilizó la transformación logarítmica del modelo (TAYLOR, 1992), resultando:

$$3. \quad n_{t+1} = n_t + r + \text{rand}_{i,t} - b \cdot e^{\text{rand}_{b,t}} \cdot \ln \left[ 1 + e^{(n_t + \text{rand}_{a,t})} \right]$$

donde  $n_t = \ln(N_t)$  y  $r = \ln(f)$  y  $\text{rand}_{i,t}$  representa un valor aleatorio generado mediante una distribución normal de media 0 y varianza igual a la del parámetro  $i$  que modifica en la ecuación.

Finalmente, para la descripción de dinámicas poblacionales de tipo cíclico el modelo más aceptado para su simulación es el propuesto por BERRYMAN *et al.* (1990) y expresado de la siguiente forma:

$$4. \quad N_{t+1} = N_t \cdot \exp \left[ r_0 \cdot \left( 1 - \frac{N_{t-1}}{K} \right) \right]$$

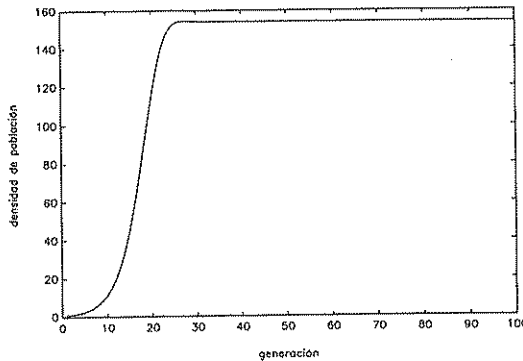
que es una modificación de la ecuación logística y determina los ciclos poblacionales en función de los valores de los parámetros de la ecuación.

Para la realización de los programas que dieron lugar a las simulaciones se utilizó el programa informático MATLAB™ (véase LITTLE & SHURE, 1988). La simulación teórica del modelo logístico fue realizada con una única serie de valores para los parámetros de la ecuación con objeto de representar la forma general de la misma y a partir de ella se desarrollaron las simulaciones estocásticas aplicando diferentes series de valores aleatorios que afectaban a los parámetros de la ecuación teórica.

## RESULTADOS DE LAS SIMULACIONES

### Modelo logístico determinista

El crecimiento logístico de una población implica la existencia de efectos dependientes de la densidad de población que configuran el patrón de abundancia de las poblaciones: la abundancia observada un año dado depende de la abundancia que hubo un cierto número de años atrás, *L*. Un ejemplo real de crecimiento logístico es el caso de *Bupalus piniaria* L. (Lepidoptera, Geometridae) (BROEKHUIZEN *et al.*, 1993) tal y como se muestra en la figura 1.



**Figura 1.** Simulación de la curva de crecimiento logístico para el caso de *Bupalus piniaria* (Lep., Geometridae). Los coeficientes de la ecuación teórica utilizados fueron  $f=2.8$ ;  $a=0.1$ ;  $b=0.1$ .

[Simulation of the logistic growth curve for *Bupalus piniaria* (Lep., Geometridae) (The coefficients of the theoretical equation used were  $f=2.8$ ;  $a=0.1$ ;  $b=0.1$ )]

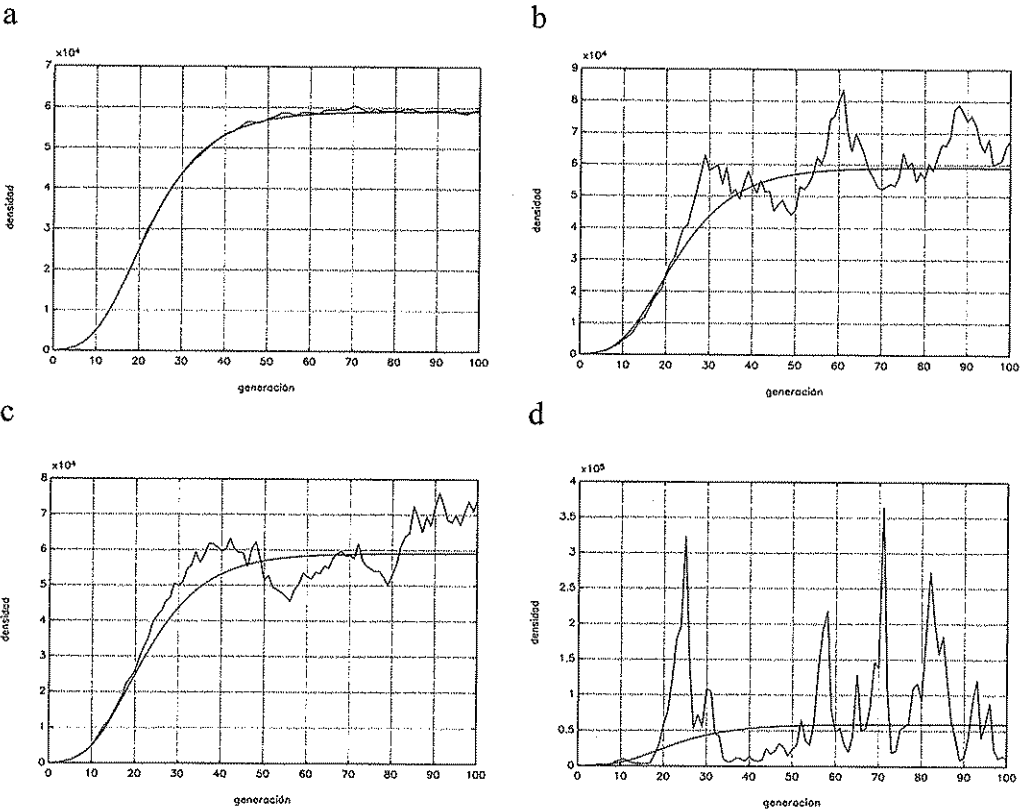
Para este insecto es típica la existencia de una fuerte correlación negativa dependiente de la densidad de población, hasta el punto de que la intensidad del crecimiento anual de los pinos en los que habita el insecto se encuentra determinado por medio de la densidad del insecto dos años antes (TURCHIN, 1990; STRAW, 1991). Existen diferencias en los parámetros de la curva logística para este lepidóptero de acuerdo con el área geográfica (BERRYMAN,

1991; WOLDA, 1991; BROEKHUIZEN *et al.*, 1993), pero el tipo de dinámica poblacional que presenta es de tipo logístico en todos los casos.

### Modelo logístico con alteraciones estocásticas

De acuerdo con la ecuación logística las poblaciones alcanzan un punto de equilibrio aparentemente estable. Sin embargo, la consecución de tal estado por parte de las poblaciones es un concepto teórico y con frecuencia no observable en la realidad (HALL, 1988); como consecuencia de las condiciones impuestas por el medio, pues, esa estabilidad se va a ver alterada siguiendo un patrón de tipo aleatorio que es el que tratamos de simular.

Los resultados que se obtuvieron tras las simulaciones estocásticas de la curva logística variaron dependiendo del grado de aleatoriedad que se introdujo como parámetro de entrada en la simulación. En la figura 2 se presentan varios ejemplos correspondientes a valores crecientes de aleatoriedad.



**Figura 2.** Simulación del modelo estocástico de crecimiento logístico aplicando distintos valores a los parámetros aleatorios. Los coeficientes de la ecuación teórica utilizados fueron:  $f=3$ ;  $a=1$ ;  $b=0.15$ . Las desviaciones típicas de los parámetros aleatorios utilizados en cada simulación (correspondientes a  $rand_{n,t}$ ,  $rand_{u,t}$  y  $rand_{b,t}$ ) fueron: a) 0, 0.05, 0; b) 0.05, 0.05, 0.05; c) 0, 0.40, 0; d) 0.40, 0.40, 0.40, respectivamente.

*[Simulation of the stochastic model of logistic growth applying different values to the random parameters. The coefficients of the theoretical equation used were:  $f=3$ ;  $a=1$ ;  $b=0.15$ . The standard deviations of those parameters used for each simulation (corresponding to  $rand_{n,t}$ ,  $rand_{u,t}$  and  $rand_{b,t}$ ) were: a) 0, 0.05, 0; b) 0.05, 0.05, 0.05; c) 0, 0.40, 0; d) 0.40, 0.40, 0.40, respectively.*

Como se observa a partir de las gráficas, el grado de dispersión de los valores de densidad de población (equivalente a la varianza global) y la existencia de explosiones de abundancia se encuentran determinados por valores elevados de los parámetros aleatorios. Asimismo, observamos diferencias en el efecto de tales valores sobre la dispersión global: bajos niveles de aleatoriedad provocan fluctuaciones regulares de abundancia sin cambios bruscos. Con un elevado componente aleatorio que afecte a los parámetros  $r$  o  $b$ , la varianza global de la población se dispara aumentando de un modo exponencial, lo que se traduce en una dinámica con fluctuaciones irregulares y bruscas, tal y como se observa en simulación representada en la figura 2d. El componente que afecta al parámetro  $a$  hace variar también la dispersión global pero de un modo lineal, lo que también se traduce en alteraciones de la varianza, si bien no tan exageradas (véase figura 2c).

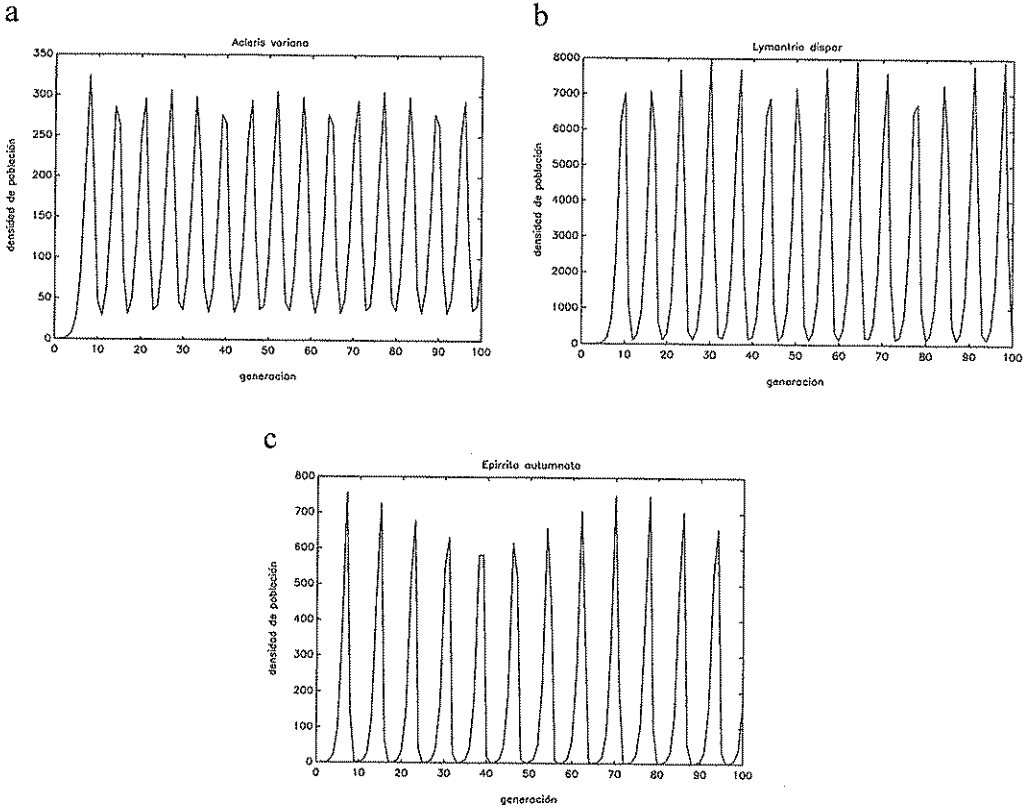
De todas las figuras mostradas, la que presenta una mayor importancia a la hora de contrastar los datos procedentes de modelos teóricos con los reales es la última, caracterizada por un elevado grado de aleatoriedad en los parámetros de la ecuación y una varianza global también muy elevada. Para muchos insectos del bosque, básicamente lepidópteros, se observa la presencia de grandes variaciones interanuales en la densidad: las poblaciones desarrollan sus efectivos poblacionales a bajas densidades durante un cierto tiempo y, de un modo aparentemente aleatorio, presentan explosiones de abundancia (IGLESIAS, 1994, ENTRE OTROS).

### Simulación de dinámicas cíclicas

Muchas especies de organismos presentan dinámicas de poblaciones cíclicas. Los ciclos poblacionales de muchos lepidópteros que habitan en regiones templadas, así como de otros herbívoros, parece que siguen ciclos poblacionales de relativa complejidad que han sido objeto de múltiples discusiones en la bibliografía (MYERS, 1988, ENTRE OTROS). Una gran mayoría de ellos presentan dinámicas poblacionales explicadas mediante modelos matemáticos basados en procesos dependientes de la densidad de población (ROYAMA, 1981) y asociados con la acumulación de factores independientes de la densidad que reducen las poblaciones a mínimos seguidas de explosiones de abundancia a veces impresionantes. Existen numerosas causas que podrían provocar la existencia de períodos cíclicos en los seres vivos, siendo las más importantes las interacciones con los predadores, la presencia de parasitoides o de patógenos, las fluctuaciones en la calidad de los recursos, las interacciones dependientes de la densidad de población muy acentuadas, etc. (HAUKIOJA, 1980; MYERS, 1988).

En la figura 3 se muestran una serie de ejemplos de especies de lepidópteros caracterizados por presentar dinámicas poblacionales cíclicas (para más información véase GINZBURG & TANEYHILL, 1994). Existen diferencias en el período de oscilación de los ciclos de *Acleris variana* Fernald (Lep., Tortricidae), *Lymantria dispar* L. (Lep., Lymantriidae) y *Epirrita autumnata* Borkhausen (Lep., Geometridae): 6, 7 y 8 años, respectivamente. Las causas de los ciclos poblacionales son bien conocidas: las oscilaciones sólo pueden producirse por medio de un proceso de regulación dependiente de la densidad de población, y solamente si tal regulación incluye un retraso en el tiempo, esto es, que la densidad de población en un año dado dependa de la densidad de población del año anterior o de la densidad existente en un cierto número de años anteriores (CAMPBELL & SLOAN, 1978; ANDERSON & MAY, 1980). Los cambios bruscos de la densidad de población pueden llegar a ser enormes (BALTENSWEILER *et al.*, 1977; HAUKIOJA, 1980), posiblemente asociados a determinadas condiciones climáticas (HEIKKENEN, 1981; IGLESIAS, 1994).

El tipo de dinámica poblacional mostrado por los distintos organismos puede tener consecuencias relevantes en la estabilidad de los ecosistemas forestales. Respecto a la dinámica individual de cada especie, las poblaciones que no se caracterizan por presentar explosiones de abundancia no son responsables de alteraciones importantes de la estructura y desarrollo de las comunidades; ahora bien, los insectos que presentan dinámicas cíclicas sí pueden desempeñar un papel más crítico en la estructuración del ecosistema (BERRYMAN *et al.*, 1987). Es el caso de los defoliadores más comunes en bosques mediterráneos, tales como *Lymantria*



**Figura 3.** Simulación de dinámicas cíclicas (entre paréntesis se muestran los valores de los parámetros utilizados). a) *Acleris variana* (Lep., Tortricidae) ( $r_0=1.13$ ;  $K=141$ ); b) *Lymantria dispar* (Lep., Lymantriidae) ( $r_0=1.32$ ;  $K=2620$ ); c) *Epirrita autumnata* (Lep., Geometridae) ( $r_0=1.54$ ;  $K=178$ ).  
 [Simulation of cyclical dynamics (the values of the parameters used are shown in brackets). a) *Acleris variana* (Lep., Tortricidae) ( $r_0=1.13$ ;  $K=141$ ); b) *Lymantria dispar* (Lep., Lymantriidae) ( $r_0=1.32$ ;  $K=2620$ ); c) *Epirrita autumnata* (Lep., Geometridae) ( $r_0=1.54$ ;  $K=178$ )]

*dispar*, caracterizado por sus llamativas explosiones de abundancia (PICOLO & TERRADAS, 1989), provocando modificaciones importantes a nivel de los ciclos de nutrientes del ecosistema. Además, como consecuencia de las explosiones demográficas, los vegetales de las zonas afectadas (típicamente *Quercus ilex*) desarrollan alteraciones en su biología, cambios fisiológicos, alteraciones del crecimiento, procesos que también pueden estructurarse como factores evolutivamente importantes en la comunidad debido a su papel en la eliminación de los individuos más débiles de la población y maximizando así el crecimiento de los supervivientes. El papel de estos insectos herbívoros, pues, puede llegar a ser de gran relevancia en el modelado de la comunidad vegetal y el estudio de sus dinámicas poblacionales puede ser de gran interés no sólo desde el punto de vista teórico sino también aplicado a la gestión y control poblacional de diversos insectos que, debido a su impredecibilidad, son considerados plagas.

## AGRADECIMIENTOS

Las ideas para la realización de este trabajo han sido desarrolladas gracias a un proyecto de investigación financiado por la Conselleria de Cultura, Educación y Ciencia de la Generalitat Valenciana y al proyecto de la D.G.I.C.Y.T. n° PS90-0266. Quisiera agradecer a Jesús Iglesias su ayuda en la elaboración de los programas necesarios para llevar a cabo las simulaciones y al Dr. José A. Gil-Delgado sus comentarios sobre las primeras versiones del trabajo.

## REFERENCIAS

- ANDERSON, R. M. & MAY, R. M. 1980. Infectious diseases and population cycles of forest insects. *Science*, 210: 658-661.
- BALTENSWEILER, W., BENZ, G., BOVEY, P. & DELUCCHI, V. 1977. Dynamics of larch bud moth populations. *Ann. Rev. Entomol.*, 22: 79-100.
- BERRYMAN, A. A. 1981. *Population Systems. A General Introduction*. Plenum Press, New York.
- BERRYMAN, A. A. 1987. Equilibrium or nonequilibrium: is that the question? *Bulletin of the Ecological Society of America*, 68: 500-502.
- BERRYMAN, A. A. 1991. Population theory: an essential ingredient in pest prediction, management and policy making. *The American Entomologist*, 37: 138-142.
- BERRYMAN, A. A., MILLSTEIN, J. A. & MASON, R. R. 1990. *Modelling douglas-fir tussock moth population dynamics: the case for simple theoretical models*. In: *Population Dynamics of Forest Insects* (eds. A. D. Watt, S. R. Leather, M. D. Hunter & N. A. Kidds). Intercept, Andover, Hampshire, U. K.
- BERRYMAN, A. A., STENSETH, N. Ch. & ISAEV, A. S. 1987. Natural regulation of herbivorous forest insect populations. *Oecologia (Berlin)*, 71: 174-184.
- BLEASDALE, J. K. A. & NELDER, J. A. 1960. Plant population and crop yield. *Nature*, 188: 342.
- BROEKHUIZEN, N., EVANS, H. F. & HASSELL, M. P. 1993. Site characteristics and the population dynamics of the pine looper moth. *Journal of Animal Ecology*, 62: 511-518.
- CAMPBELL, R. W. & SLOAN, R. J. 1978. Numerical bimodality among North American gypsy moth populations. *Environ. Entomol.*, 7: 641-646.
- GINZBURG, L. R. & TANEYHILL, D. E. 1994. Population of forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, 63: 79-92.
- HALL, Ch. A. S. 1988. An assessment of several of the historically most influential theoretical models used in ecology and of the data provided in their support. *Ecological Modelling*, 43: 5-31.
- HASSELL, M. P. 1975. Density dependence in single-species populations. *Journal of Animal Ecology*, 44: 283-295.
- HAUKIOJA, E. 1980. On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore populations. *Oikos*, 35: 202-213.
- HEIKKENEN, H. J. 1981. *The influence of red pine site quality on damage by the European pine shoot moth*. In: Hedden, R. (ed.). *Hazard-rating systems in forest insect pest management*. U.S.D.A., For. Serv. Gen. Tech. Rept. WO-27, pp. 35-44.
- HUTCHINSON, G. E. 1948. Circular causal systems in ecology. *Annals of the New York Academy of Science*, 50: 221-246.
- IGLESIAS, D. J. 1994. Aproximación al conocimiento de la fenología de las fases larvarias de *Lymantria dispar* Linneo, 1758 (Lep., Lymantriidae). *ZAPATERI, Revta. aragon. ent.*, 4: 39-44.
- LOTKA, A. J. 1925. *Elements of Physical Biology*. Williams Y Wilkins, Baltimore, Maryland, U.S.A.
- LITTLE, J. & SHURE, L. 1988. *MATLAB User's Guide*. The MathWorks, Inc., Massachusetts.
- MAY, R. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- MORRISON, G. & BARBOSA, P. 1987. Spatial heterogeneity, population «regulation» and local extinction in simulated host-parasitoid interactions. *Oecologia*, 73: 609-614.

- MYERS, J.H. 1988. Can a general hypothesis explain population cycles of forest Lepidoptera? *Advances in Ecological Research*, 18: 179-242.
- PICOLO, R. & TERRADAS, J. 1989. Aspects of crown reconstruction and leaf morphology in *Quercus ilex* L. and *Quercus super* L. after defoliation by *Lymantria dispar* L. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 10: 69-78.
- ROYAMA, T. 1977. Population persistence and density dependence. *Ecological Monographs*, 47: 1-35.
- ROYAMA, T. 1981. Fundamental concepts and methodology for the analysis of animal population dynamics, with particular reference to univoltine species. *Ecological Monographs*, 51: 473-493.
- STRAW, N. A. 1991. *Report on Forest Research P.43. HMSO, London.*
- TAYLOR, A. D. 1992. Deterministic stability can predict the dynamics of some stochastic population models. *Journal of Animal Ecology*, 61: 241-248.
- TURCHIN, P. 1990. Rarity of density dependence or population regulation with lags? *Nature*, 344: 660-663.
- VOLTERRA, V. 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Acad. Linnei*, 2: 31-113.
- WIENS, J. A. 1984. *On Understanding a Non-Equilibrium World: Myth and Reality in Community Patterns and Processes.* In: Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L. G. & Thistle, A.B. (eds.) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*, Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey. pp. 439-457.
- WOLDA, H. 1991. The usefulness of the equilibrium concept in population dynamics. A reply to Berryman. *Oecologia*, 86: 144-145.