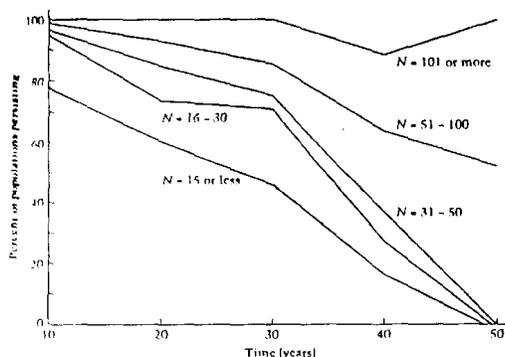


✓ Poblaciones Mínimas Viables

Las poblaciones pequeñas tienen grandes problemas de supervivencia. Empíricamente se ha demostrado que una población reducida en tamaño tiende a desaparecer a mediano plazo, comparativamente con una de mayor tamaño de la misma especie (ver Fig 60).

Figura 60
Tamaños poblacionales de *Ovis canadensis* y porcentaje de la población que persiste en el tiempo (Berger 1990, tomado de Primack 1993).



En este ejemplo se observa que aquellas poblaciones con 50 o menos individuos se extinguen en menos de 50 años y que casi todas las poblaciones con más de 100 individuos persisten al menos durante este lapso de tiempo (el estudio comprendió 70 años). Si bien hubo varios factores determinantes de las extinciones de las poblaciones pequeñas, lo claro de esto es que, para esta especie de oveja salvaje, el número mínimo para mantenerse durante el mediano plazo es de 100 individuos y que las poblaciones menores a este número están sujetas a la extinción local.

Las pequeñas poblaciones declinan rápidamente su número como consecuencia de tres razones importantes:

1. problemas genéticos debido a la pérdida de variabilidad genética, endogamia, pérdida de heterocigosis y deriva genética;
2. fluctuaciones poblacionales como consecuencia de variaciones aleatorias en las tasas de natalidad y mortalidad y;
3. fluctuaciones ambientales debidas a la variación en la predación, competencia, enfermedades y disponibilidad de alimento; catástrofes naturales resultantes de un evento único que ocurre a intervalos irregulares, tales como fuegos, inundaciones, erupciones volcánicas, tormentas, huracanes, o sequías.

Pérdida de Variabilidad Genética

La variabilidad genética permite que las poblaciones se adapten frente a cambios ambientales. Esta variabilidad genética es consecuencia de la presencia de diferentes formas de genes, llamados alelos, entre los distintos individuos que conforman una población. Dentro de una población, estos alelos pueden variar en frecuencia desde muy comunes a muy raros y nuevos alelos se incorporan a la población mediante mutaciones al azar.

En las poblaciones pequeñas, la frecuencia de alelos puede cambiar de una generación a la siguiente simplemente debido al azar y estos cambios aleatorios son conocidos como deriva genética.

Cuando un alelo tiene una frecuencia baja dentro de una población pequeña, tiene una alta probabilidad de irse perdiendo de generación en generación. Por ejemplo, si un alelo raro constituye el 5% del pool génico de una población de 1000 individuos, al menos 100 copias del alelo están presentes en la población ($1000 \text{ individuos} \times 2 \text{ copias/individuo} \times 0.05 \text{ frecuencia génica}$), lleva a que el alelo no se pierda rápidamente en la población.

Sin embargo, con una población de 10 individuos, sólo una copia del alelo está presente en la población ($10 \text{ individuos} \times 2 \text{ copias/individuo} \times 0.05 \text{ frecuencia génica}$) implica una alta probabilidad de que este alelo se pierda de una

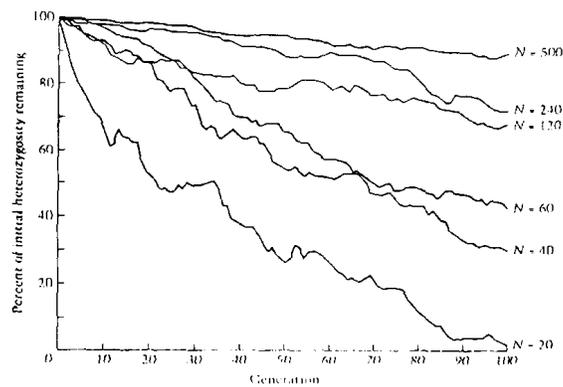
generación a la siguiente. Esta pérdida puede modelarse en la expresión desarrollada por Wright:

$$\Delta F = 1/2N_e,$$

donde ΔF es la caída esperada de heterocigosis por generación para una población de adultos reproductores N_e . La expresión N_e también es conocida como población efectiva.

De acuerdo a esta ecuación, una población de 50 individuos declinará en heterocigosis a una tasa del 1% por generación debido a la pérdida de alelos raros y una población de 25 individuos declinará a una tasa del 2% por generación (ver Fig. 61)

Figura 61
Pérdida de variabilidad genética por deriva en poblaciones grandes y en pequeñas (Lacy 1987; de Primack 1993).



Lo expuesto demuestra que en las poblaciones pequeñas existe una pérdida significativa de variabilidad genética como consecuencia de la deriva genética. Sin embargo, la migración de individuos entre las poblaciones y la mutación regular de

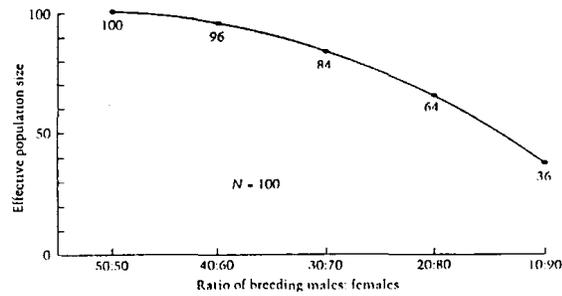
genes, incorporan variabilidad genética dentro de la población y balancean los efectos de la deriva genética.

Aún a bajas tasas de migraciones, la incorporación de variabilidad genética es significativa en poblaciones pequeñas como para contrarrestar la influencia de la deriva genética. Si en una población aislada de 120 individuos se incorpora por inmigración un individuo por generación, el impacto de la deriva genética es despreciable y es lo que al parecer ocurre con los pinzones de las Islas Galápagos, evitando de esta manera la pérdida de variabilidad genética. En contraposición a la migración, la mutación no constituye un factor importante en el incremento de la variabilidad genética de una población pequeña y aislada. En la naturaleza, las tasas de mutación son de alrededor 1 en 1000 a 1 en 10.000 por gen y por generación, pero para mantener la variabilidad genética en una población de 120 individuos se requeriría una tasa de mutación de al menos 1 en 100, lo cual no es lo natural.

La pregunta de los biólogos de vida silvestre y de los administradores de áreas protegidas es ¿Cuántos individuos deben mantenerse como mínimo en una población para evitar que se extinga? Basándose en la experiencia de cría en cautiverio y aplicando la fórmula de Wright ya expuesta, se ha determinado, originalmente, un número mínimo de 50 individuos. En estudios posteriores llevados a cabo con *Drosophila* se ha establecido que 500 individuos aislados es un número adecuado para mantener una aceptable tasa de mutación que se contraponga a la pérdida por deriva genética. Este rango de 50-500 individuos se lo conoce como regla 50/500: una población aislada necesita tener al menos 50 individuos y preferiblemente 500 individuos para mantener variabilidad genética.

Esta regla es difícil de aplicar debido, principalmente, a que la población efectiva (N_e) es menor a la población (N) observada en la naturaleza. No todos los individuos de una población están aptos para reproducirse o bien se reproducen efectivamente (debido a la edad, mal estado de salud, pobre nutrición, estructura social, tamaño corporal, etc.). Las condiciones de la población en las que con seguridad la población efectiva es significativamente menor a la población total son: desigual proporción de sexo (ver Fig. 62); variaciones significativas del número de crías entre los individuos reproductores y fluctuaciones poblacionales de envergadura.

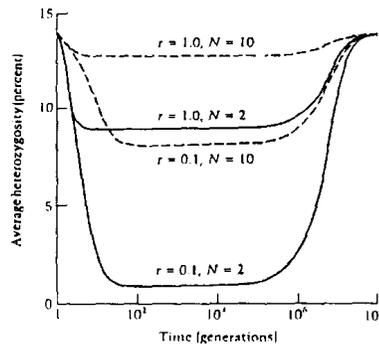
Figura 62
Cambios en la población efectiva de acuerdo a los cambios en la proporción de sexos (Primack 1993).



Cuando una población se reduce drásticamente como consecuencia de una catástrofe o una epidemia, quedando sólo unos pocos individuos, ocurre el fenómeno de "cuello de botella genético". Cuando ocurre esta reducción, los alelos raros se pierden más fácilmente, ya que es poco probable que los individuos sobrevivientes sean portadores de estos alelos. Con menores alelos y una declinación de la variabilidad genética, la capacidad de supervivencia de la población disminuye considerablemente. Este cuello de botella es más agudo de acuerdo al menor número de individuos que sobreviven y/o a la tasa de crecimiento (r) de la población (Fig. 63).

Figura 63:

Efecto de un cuello de botella poblacional sobre la variación genética de una población reducida a 2 individuos (línea sólida) o 10 individuos (línea en trazos) y de acuerdo a la tasa de crecimiento r (de Nei et al 1975, Primack 1993).



Las consecuencias de la pérdida de variabilidad genética, asociada a poblaciones pequeñas, lleva a una serie de efectos genéticos negativos, tales como:

1. **Depresión endogámica:** cuando se reproducen individuos con lazos estrechos de parentesco, llevando a un menor número de crías, crías más débiles o estériles, etc. La explicación se relaciona con la aparición en homocigosis de alelos deletéreos, generalmente recesivos, cuya probabilidad aumenta cuando se reproducen individuos genéticamente muy próximos.
2. **Depresión exogámica;** cuando dos individuos separados genéticamente (por ej, dos especies, subespecies o razas muy alejadas en composición genética) se reproducen, dando crías débiles y/o estériles, debido a la falta de compatibilidad de los cromosomas y sistemas enzimáticos heredados de los diferentes padres. Si bien en la naturaleza no es un fenómeno común, ocurre en crías en cautiverio y en plantas con polinización cruzada.

3. **Pérdida de flexibilidad reproductiva:** la pérdida de variabilidad genética puede limitar la habilidad de una población para responder a cambios de largo plazo del ambiente. Los alelos raros e inusuales, proveen a una población de un recurso genético invaluable frente a futuros escenarios ambientales. Cuando los alelos raros se pierden y declina la heterocigosis, las especies tienen menos opciones genéticas disponibles. Por lo tanto, una población pequeña posee menor probabilidad de adaptarse a los cambios ambientales de largo plazo, frente a poblaciones grandes.

Variación demográfica

Idealmente, en un ambiente estable, las poblaciones crecen – como ya vimos - hasta alcanzar la capacidad de carga (K) del ambiente. En este punto de equilibrio, la tasa promedio de natalidad (b) es similar a la tasa promedio de mortalidad (d) y no ocurren cambios netos en el tamaño de la población.

Sin embargo, en las poblaciones reales, justamente los individuos producen crías o por encima o por debajo del valor promedio. A medida que la población se reduce en tamaño (por ejemplo < 50 individuos), la variación individual en las tasas de natalidad y mortalidad determinan que el tamaño poblacional fluctúe aleatoriamente para arriba o para abajo. Si el tamaño de la población fluctúa hacia abajo, en las poblaciones pequeñas el efecto de esta fluctuación al azar será más fuerte de una generación a otra, llevando inclusive a la posibilidad de la extinción. Cuando la población fluctúa hacia arriba, la barrera será K, la capacidad de carga del ambiente y por lo tanto fluctuá posteriormente hacia abajo. En consecuencia, cuando una población se hace más pequeña debido a la destrucción y/o fragmentación del hábitat, las variaciones demográficas se hacen más importantes y la población incrementa su probabilidad de extinción. Esta variación demográfica al azar, también conocida como **estocasticidad demográfica**, resultará en una mayor extinción en poblaciones pequeñas debido solamente al azar.

Esta probabilidad también es mayor para el caso de especies con bajas tasas de natalidad y tiempos generacionales largos (estrategas K), ya que demoran más tiempo en recuperar los tamaños poblacionales debido a las reducciones al azar.

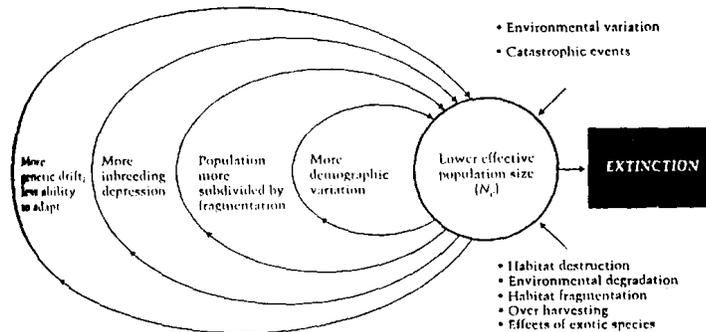
Variación ambiental y catástrofes

Las variaciones aleatorias en las comunidades biológicas y en los ambientes naturales pueden también causar variación en el tamaño poblacional. La variación al azar de las condiciones ambientales, también conocida como **estocasticidad ambiental**, afecta a todos los individuos en una población, en contraste con la variación demográfica, la cual causa variación entre individuos dentro de una población.

Las catástrofes naturales a intervalos impredecibles, tales como sequías, tormentas, terremotos, etc., pueden causar gran variación en las poblaciones. Las catástrofes naturales pueden matar un determinado porcentaje de una población o aún eliminar a la población de toda un área de distribución.

La interacción de todos los factores que determinan una reducción del tamaño poblacional actúan en forma de "vórtices de extinción" (el "efecto vórtice"). Por ejemplo, una catástrofe natural, una variación ambiental o una intervención humana, pueden reducir una gran población a una pequeña población. Esta población reducida puede sufrir, posteriormente, depresión endogámica asociada con una disminución de la tasa de supervivencia de juveniles. Este incremento en la tasa de mortalidad podría resultar en una población aún más pequeña y por lo tanto con mayor endogamia. De igual modo, la variación demográfica frecuentemente reducirá el tamaño poblacional, resultando en mayores fluctuaciones demográficas y en mayores probabilidades de extinción (Fig. 64).

Figura 64:
Efecto Vórtice que conduce a la extinción a poblaciones pequeñas



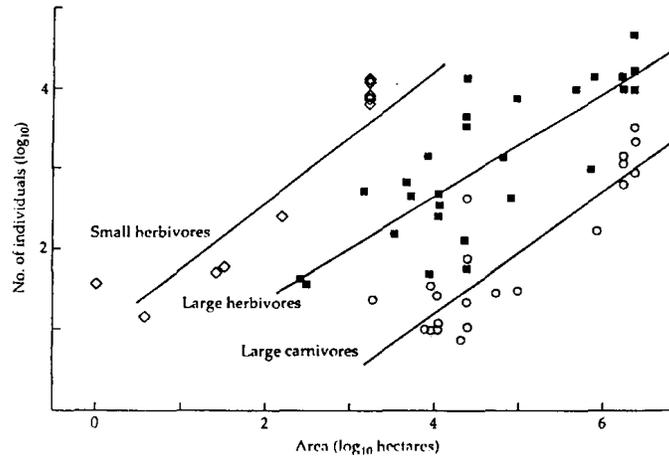
La definición de Población Mínima Viable

Una Población Mínima Viable (MVP) es: "una población mínima viable para cualquier especie dada en en cualquier hábitat dado, es la población aislada más pequeña que tiene un 99% de posibilidad de permanecer al menos por 1000 años a pesar de los efectos de las variaciones demográficas, ambientales, estocasticidad genética y catástrofes naturales" (Shaffer 1981). En otras palabras, una MVP es la población de tamaño más pequeño que puede predecirse que tendrá una alta probabilidad de persistir por los próximos 1000 años. Esta definición tiene un carácter cuantitativo y permite ajustar los esfuerzos de conservación a la realidad biológica de cada especie y tiene un valor menos vago que la regla 50/500.

Sin embargo, el factor limitante de la estimación de la MVP para una especie determinada, es que se requiere un detallado estudio demográfico de la población. Se han desarrollado procedimientos de simulación para estimar una MVP. Pero, en términos generales, Lande (1988) sugiere que proteger 1000 individuos para vertebrados parece adecuado para preservar una adecuada variabilidad genética a largo plazo y para aquellas especies con alta variación demográfica, tales como ciertos invertebrados y plantas anuales, sugiere que proteger 10.000 individuos es una estrategia adecuada para mantener poblaciones viables.

Para mantener una Población Mínima Viable se requiere un Area Dinámica Mínima (MDA), que constituye el área de hábitat adecuado necesaria para mantener una MVP. Esta MDA puede ser estimada a partir de los estudios del home range de los individuos de las especies en peligro. En general especies de tamaños corporales grandes, de baja densidad y de alto nivel trófico con rangos individuales amplios, requerirán mayores áreas para mantener poblaciones viables a largo plazo que aquellas especies de cuerpos pequeños, de alta densidad, herbívoras, y con rangos estrechos (ver Fig. 65). Por lo tanto, el tamaño mínimo de las reservas para mantener estas MVP es crítico en el diseño de las áreas protegidas y en las estrategias de manejo que mejoren las condiciones de las periferias (zonas de amortiguamiento) de las áreas establecidas y la vinculación por corredores biológicos.

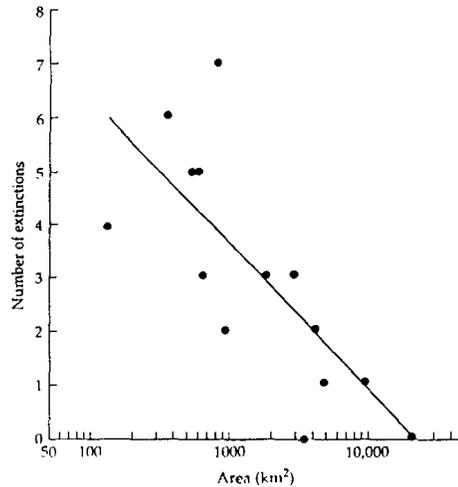
Figura 65:
Relación del tamaño corporal de grandes herbívoros y carnívoros mantenidos por áreas protegidas de diferentes tamaños en el mundo (Schonewald-Cox 1983; en Meffe & Carroll 1994).



El tamaño de la reserva es fundamental para mantener poblaciones viables, hecho que no se tenía en cuenta originalmente por los tomadores de decisión. Por ejemplo, considerando 14 parques en América del Norte y relacionando el tamaño de los mismos y el número de extinciones de mamíferos entre 43-94 años, Newmark (1987) encontró una clara evidencia de la falta de áreas dinámicas mínimas para mantener poblaciones mínimas viables en las áreas protegidas (Fig. 66).

Figura 66:

Extinciones naturales de mamíferos causadas a partir de la fecha en que fueron establecidas en función del tamaño de las reservas (Newmark 1987; Meffe & Carroll 1994)



El Concepto de Metapoblación

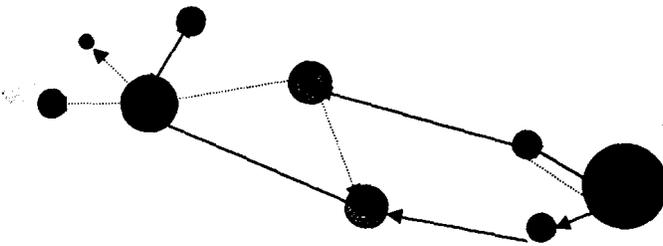
Muchas poblaciones, inclusive los demes; constituyen parte funcional de metapoblaciones. Una **metapoblación** es definida como una red de poblaciones que tienen algún grado de flujo génico, regular o intermitente, entre unidades geográficamente separadas.

Estas "subpoblaciones" sufren procesos de extinción y recolonización, que mantienen la viabilidad geográfica de la metapoblación. Espacialmente, la metapoblación está constituida por un mosaico de poblaciones temporarias con una o más poblaciones "corazones", que poseen números relativamente estables de individuos y muchas áreas "satélites" con poblaciones fluctuantes (ver Fig. 67)

Figura 67:

Representación gráfica de una metapoblación

Cada círculo constituye una población local en el espacio geográfico. El diámetro del círculo representa el tamaño de la población y la intensidad del tono la permanencia en el tiempo (negro simboliza una población "corazón", grises poblaciones "satélites"). Las flechas sólidas representan flujo regular de genes, mientras que las flechas a trazos flujo génico irregular.



El concepto de "fuente-sumidero" (source-sink) en ecología de poblaciones y dinámica de parches, está fuertemente ligado al concepto de metapoblación. En estas poblaciones, los individuos ocupan parches de diferentes calidades. Aquellos individuos en hábitats altamente productivos son más exitosos en generar crías, mientras que los individuos desplazados a hábitats pobres, serán menos exitosos reproductivamente.

El equilibrio de la metapoblación dependerá del balance entre el éxito reproductivo de los individuos en los parches óptimos y el bajo éxito de los individuos en los parches subóptimos. Los hábitats de buena calidad son denominados "fuentes" (sources) y son definidos como las áreas donde el éxito reproductivo local es mayor que la mortalidad local. Las poblaciones en los hábitats "fuentes" producen un exceso de individuos que se dispersan a los hábitats de menor calidad. Estos, los "sumideros" (sinks) son áreas donde la productividad es menor que la

mortalidad local. Se denominan sumideros porque las poblaciones pueden entrar en vórtices de extinción, como si se drenaran hacia abajo en el tamaño poblacional. La dinámica de fuente-sumidero es un aspecto significativo en el manejo de las áreas protegidas y en el diseño de corredores y zonas de amortiguamiento.