

3.d

Nivel de las Poblaciones

☐ Principios de Ecología de Poblaciones

Una **población** es un "grupo de organismos de una especie que ocupa un espacio dado en un momento específico". Los elementos fundamentales de una población son los organismos individuales que potencialmente pueden reproducirse. Las poblaciones pueden subdividirse en **demes**, o poblaciones locales, que son grupos de organismos que se reproducen entre sí, siendo además la unidad colectiva más pequeña de una población animal o vegetal. Los límites espaciales y temporales de una población no son precisos, por lo que en la práctica los define el investigador o el manejador de vida silvestre. De esta manera, es posible hablar de la población de venados cola blanca de la Isla San Lucas o de Guanacaste (o de toda Costa Rica o Centroamérica, etc.). Para fines de manejo en las áreas protegidas, el uso del término demes es más apropiado, excepto en los casos de poblaciones restringidas de especies endémicas (por ej. la población de *Bufo periglenis* en Monteverde -si es que aún existe?-) o de poblaciones subdivididas en varios demes dentro de un área protegida extensa y relativa al tamaño de la especie.



Características de una población

La población tiene diversas propiedades emergentes, que son medidas estadísticas no aplicables a un individuo. Tales propiedades son: densidad o tamaño; distribución de edades, proporción de sexos, composición genética y patrón de distribución.

La **densidad** o abundancia de una población está determinada por cuatro factores: *natalidad* (número de individuos que nacen de cada hembra por unidad de tiempo), *mortalidad* (número de individuos que mueren durante un intervalo de tiempo determinado), *inmigración* (número de individuos que ingresan a una población no por natalidad en un intervalo de tiempo determinado) y *emigración*

número de individuos que salen de una población por intervalo de tiempo determinado no atribuible a la mortalidad). Estos son conocidos como los parámetros primarios de la población.

La densidad puede medirse en valores absolutos o relativos. La **densidad absoluta** (número de individuos por unidad de superficie o volumen) puede obtenerse mediante censos o conteos totales (se cuentan todos los individuos de una población) o mediante métodos de muestreo, como el uso de cuadrantes, técnicas de captura-marcado y recaptura (Índices de Lincoln-Petersen, método de Jolly-Seber), transectas en faja, métodos de radio variable, etc. Las técnicas de captura-recaptura permiten estimar los parámetros de ingresos (natalidad, inmigración) y egresos (mortalidad, emigración) de los efectivos poblacionales.

En muchos casos, y sobre todo cuando manejamos varias poblaciones de interés en las áreas protegidas, es necesario contar con técnicas indirectas de medición del tamaño poblacional, estimando de esta forma las densidades relativas. La **densidad relativa** puede definirse como una medida que representa alguna relación más o menos constante, pero desconocida, respecto del tamaño total de la población, para obtener sólo un índice de abundancia relativamente poco preciso. De esta manera, podemos usar técnicas de muestreo o indicadores tales como: número de individuos capturados por horas red, número de trampas con captura por noche de muestreo, frecuencia de vocalizaciones en un tiempo determinado y a una hora dada, registro de piezas capturadas por cazadores/temporada, captura por unidad de esfuerzo pesquero, número de dispositivos o huellas dejadas por animales (nidos, madrigueras, pupas, etc.), cuestionarios a pobladores locales, porcentaje de cobertura, frecuencia en líneas de muestreo, capacidad de alimentación mediante cebos, conteos de rapaces en carreteras, etc.

☒ Crecimiento poblacional

La densidad o el tamaño de una población (N) dependerá entonces del balance de los factores de ingreso (natalidad + inmigración) y egreso (mortalidad + emigración) de los efectivos poblacionales. Pero, la magnitud de estos parámetros primarios dependerá a su vez de otros factores como la proporción de sexos, la

estructura de edades, la organización social y la distribución espacial. Para conocer los parámetros demográficos se utilizan los Cuadros Estadísticos de Esperanza de Vida o Tablas de Vida (ver Tabla 7). Estos cuadros son un resumen de los índices de mortalidad por edad de una población.

Tabla 7

Ejemplo de Tabla de Vida, en este caso de *Balanus glandula*. Se indican abajo los símbolos utilizados en los estudios demográficos. Lo importante es conocer al menos la composición de una de las columnas y con ella calcular las restantes.

CUADRO 10-1 Cuadro de esperanza de vida del bálano (*Balanus glandula*) en el nivel superior de playa de Pile Point, San Juan Island, Washington^a

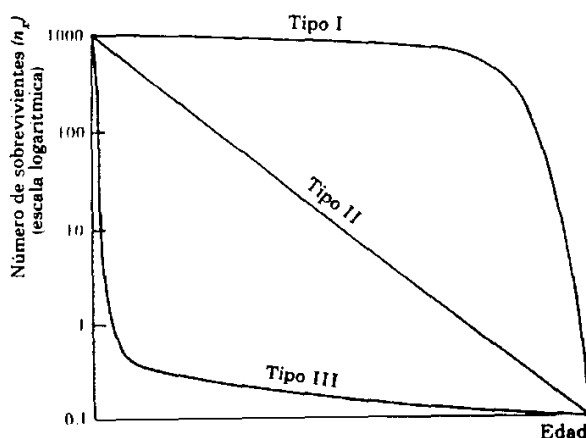
EDAD EN AÑOS x	NÚMERO DE BÁLANOS OBSERVADOS VIVOS CADA AÑO n_x	PROPORCIÓN DE SOBREVIVIENTES AL INICIO DEL INTERVALO DE EDAD x l_x	NÚMERO DE INDIVIDUOS QUE MURIERON EN EL INTERVALO $x \rightarrow x + 1$, d_x	ÍNDICE DE MORTALIDAD q_x	ESPERANZA MEDIA DE VIDA ADICIONAL PARA LOS ANIMALES VIVOS AL INICIO DEL PERÍODO x e_x
0	142	1.000	80	0.563	1.58
1	62	.437	28	0.452	1.97
2	34	.239	14	0.412	2.18
3	20	.141	(4.5)	0.225	2.35
4	(15.5) ^b	.109	(4.5)	0.290	1.89
5	11	.077	(4.5)	0.409	1.45
6	(6.5) ^b	.046	(4.5)	0.692	1.12
7	2	.014	0	0.000	1.50
8	2	.014	2	1.000	0.50
9	0	0	—	—	—

Basándose en estas tablas de vida o de supervivencia, se pueden establecer las diferentes curvas de supervivencia para cada especie o población en estudio y que en gran medida caracterizan a las estrategias ecológicas r y K que veremos más adelante.

El comportamiento de la mortalidad a lo largo de la vida, es posible ajustarla a tres modelos hipotéticos señalados en la Fig. 54. Las curvas del **tipo I** corresponden a poblaciones con pocas muertes a lo largo de la mayor parte del promedio de vida y después muertes numerosas de los organismos de edad avanzada. La curva de supervivencia diagonal (**tipo II**) entraña un índice constante de mortalidad, independiente de la edad, al tiempo que las curvas **tipo III** indican muertes numerosas en los comienzos del ciclo vital, seguidas de un período de muertes menos abundantes y relativamente constantes.

Figura 54

Tipos de curvas de mortalidad (Pearl 1928, de Krebs 1985)



Ninguna población posee una curva exactamente igual, pero existen aproximaciones reales a estos modelos teóricos: la curva del tipo I se ajusta a las

poblaciones humanas de los países industrializados y en algunos grupos sociales de vertebrados superiores; la curva del tipo II es común a los pájaros y algunos micromamíferos, mientras que la del tipo III es típica a muchos peces, invertebrados marinos y parásitos.

Independientemente del tipo de Tabla de Vida que se logre elaborar para una población (estática o vertical o por grupos u horizontal), el resultado es un resumen de la mortalidad de la población a lo largo del tiempo. A partir de ellas es posible calcular el índice de reproducción de una población, elaborando las Tablas de Fertilidad, en donde se utilizan otros parámetros (ver Tabla 8).

Tabla 8
Tabla de Fertilidad desarrollada para una población humana (Krebs 1985)

GRUPO DE EDAD	EDAD MEDIA O PIVOTE x	PROPORCIÓN DE MUJERES QUE SOBREVIVEN A LA EDAD PIVOTE l_x	NÚMERO DE HIJAS MUJERES DE EDAD POR UNIDAD DE TIEMPO (5 AÑOS) m_x	PRODUCTO DE l_x por m_x V_x
0-9	5.0	.9819	0.0	0.0
10-14	12.5	.9796	0.0031	0.0030
15-19	17.5	.9774	0.1416	0.1383
20-24	22.5	.9740	0.2861	0.2787
25-29	27.5	.9704	0.2692	0.2612
30-34	32.5	.9659	0.1330	0.1285
35-39	37.5	.9593	0.0521	0.0500
40-44	42.5	.9493	0.0128	0.0122
45-49	47.5	.9339	0.0007	0.0007
50 o mayor	—	—	0.0	0.0

$$R_0 = \sum_0^x l_x m_x = 0.8725$$

El producto de esta Tabla de Fertilidad es el Índice Reprodutor Neto (R_0), con el cual es factible obtener el lambda poblacional (λ), un indicador del estado de crecimiento o viabilidad demográfica de una población. El lambda poblacional se lo obtiene de la siguiente expresión:

$$\lambda = e^{r_m} ; \quad \text{donde } r_m = \text{Log}_e (R_0) / G; \quad R_0 = \sum l_x m_x \quad y$$

G (Tiempo Generacional) = $\sum l_x m_x \cdot X / \sum l_x m_x$; o que es lo mismo = $\sum l_x m_x \cdot X / R_0$.

A r_m se lo conoce como la Capacidad Innata de Incremento y se la define como: el índice máximo de incremento logrado por la población para condiciones ambientales ideales. El λ poblacional se lo conoce como Índice Finito de Incremento donde e es el valor de una constante (2.71828).

Lo importante de estas ecuaciones es que, conociendo el λ poblacional, derivado de las tablas de vida y fertilidad, podremos conocer si una población está creciendo ($\lambda > 1$), si decrece ($\lambda < 1$) o si está estacionaria ($\lambda = 1$).

Las poblaciones en condiciones de ausencia de factores limitantes, crecen a la tasa intrínseca de incremento natural (r_m) de acuerdo a la siguiente ecuación diferencial:

$$dN / dt = r_m N$$

donde dN / dt es el índice de cambio en número de individuos por unidad de tiempo, r_m es la capacidad innata de incremento y N el tamaño de la población. Si esta ecuación diferencial se la expresa de forma integrada queda:

$$N_t = N_0 e^{r_m t}$$

donde N_0 es el número de individuos en el tiempo 0, N_t el número de individuos en el tiempo t , e la constante con valor 2.71828, r_m la capacidad innata de incremento para las condiciones ambientales específicas y t el tiempo transcurrido. Esta es la ecuación con la que se describe la curva de incremento geométrico de una población que se expande o que disminuye hacia cero si el valor de la tasa de incremento es negativa (ver Fig. 55).

Utilizando el Índice Reproductor Neto (R_0), o número de hembras producidas/hembra/ generación, podemos ver los cambios en el crecimiento geométrico entre diferentes poblaciones con generaciones discretas, partiendo de un $N_0 = 10$.

Figura 55

Crecimiento geométrico de una población hipotética cuando $N_0 = 100$ y $r_m = 0.5$ (de Krebs 1985)

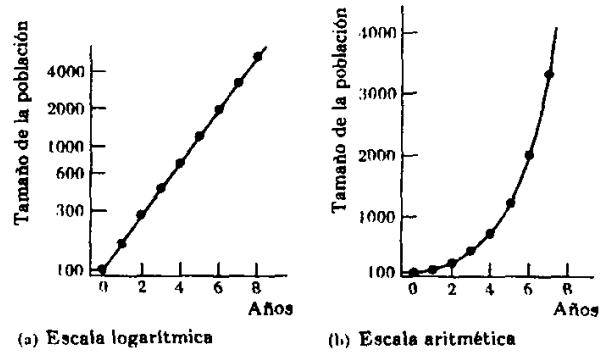
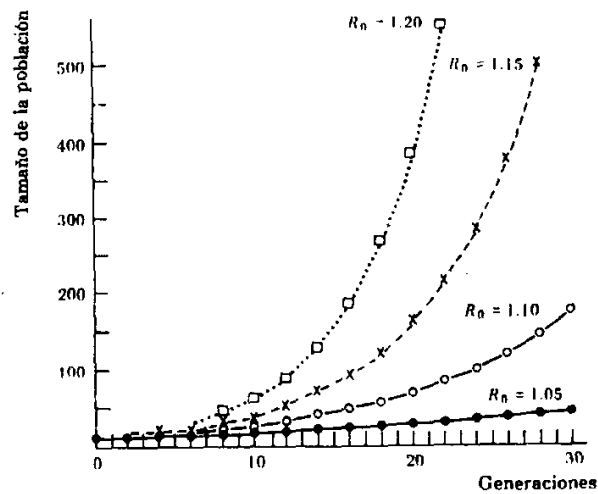


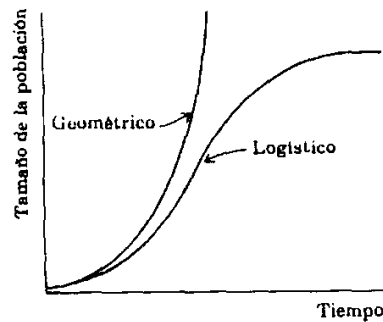
Figura 56

Crecimiento geométrico de poblaciones tomando como indicador el Índice Repductor Neto (R_0). (Krebs 1985)



Esta multiplicación constante es real para tiempos definidos dentro de la historia de una población, ya que las mismas no incrementan geométricamente al infinito. La densidad aumenta poco a poco cuando una población vive y crece en espacio limitado, hasta que finalmente la presencia de otros organismos hacen que disminuyan la fertilidad y la longevidad de la población y con ella el índice de crecimiento que al final se interrumpe. La curva de crecimiento con que se representa a una población de este tipo se denomina sigmoide (forma de "S") y responde al Índice de Multiplicación dependiente del Tamaño de la Población. Esta curva difiere de la geométrica en dos aspectos: 1. Tiene una asíntota superior (es decir, la curva no excede un nivel máximo dado) y 2). Se acerca a esta asíntota en forma gradual y no súbita (ver Fig. 57).

Figura 57
Curvas de crecimiento geométrica y logística o sigmoide



La curva sigmoide se origina a partir de la introducción en la ecuación geométrica de un término que provoca la disminución del índice de incremento, conforme

aumenta la población, disminuyendo el índice de incremento de manera uniforme. Estos objetivos se logran si cada individuo que se agrega a la población hace que disminuya el índice de incremento en una cifra equivalente, dando origen a la ecuación logística:

$$dN / dt = rN (K - N / K) ;$$

Donde: N = es el tamaño de la población; t = tiempo, r = tasa intrínseca de incremento por individuo y K = asíntota superior o valor máximo de N.

El término dN / dt corresponde al índice de incremento de la población por unidad de tiempo y el término $(K - N / K)$ a la oportunidad no utilizada de crecimiento de la población. El valor r es el valor "real" de crecimiento de una población, a nivel de individuos, en condiciones naturales, a diferencia de r_m que es la tasa intrínseca de incremento en condiciones ideales. El valor r siempre es menor a r_m .

Las dos constantes matemáticas derivadas de las ecuaciones geométrica y logística son interpretados biológicamente como: r = el valor del crecimiento poblacional por individuo y K = la densidad en que el espacio donde se desenvuelve una población se "satura" de organismos. Este valor K también es denominado "capacidad de carga de un ambiente" y puede ser estimada en base a las condiciones de salud y bienestar de los individuos de una población (por ejemplo peso, grasa acumulada, incidencia de enfermedades) o de parámetros demográficos (lambda poblacional, índice reproductor neto, estructura de edad). Para fines de manejo de áreas protegidas este parámetro K es de suma importancia, ya que permite establecer el grado de saturación de una población protegida dentro del área e indicar las acciones de manejo necesarias a aplicar (como por ejemplo cosechas, translocaciones, incremento de la calidad de hábitat, suplemento de alimento, planes de inmunizaciones y control sanitario, etc.).

Desde el punto de vista de **estrategias ecológicas**, las especies que se comporten demográficamente en base al valor r (es decir que el parámetro de la tasa de incremento por individuo predomina en la ecuación) se las denomina *estrategas r*, mientras aquellas que se comportan en condiciones de saturación

poblacional (es decir cuando las poblaciones fluctúan muy próximas a la asíntota superior de la curva de crecimiento o valor de K), *estrategias K*. Numerosos rasgos caracterizan a estas dos estrategias ecológicas, que tienen significancia en el manejo de las especies dentro de las áreas protegidas. En la Tabla 9 se resumen las principales características ambientales, ecológicas y etológicas de estas dos estrategias o especies que responden a la selección r y K .

Tabla 9
Características de las estrategias r y K (basado en Wilson 1980)

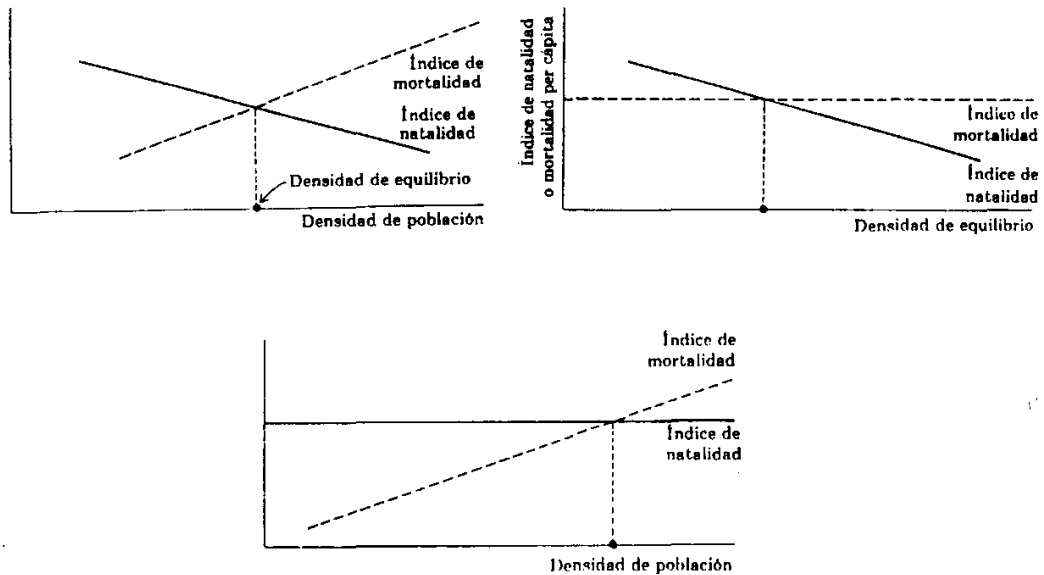
Correlación	Selección de r	Selección de K
Clima	Variable y/o impredecible: Incierto	Considerablemente constante y/o predecible: más seguro
Mortalidad	A menudo catastrófica, indirecta, independiente de la densidad	Más directa, dependiente de la densidad
Sobrevivencia	A menudo del tipo III	Normalmente de los tipos I y II
Tamaño de la población	Variable en el tiempo, sin equilibrio: usualmente muy por debajo de la capacidad de soporte del ambiente; comunidades no saturadas o porciones de ellas; vacíos ecológicos; recolonización cada año	Considerablemente constante en el tiempo, equilibrio: en o cerca de la capacidad de soporte del ambiente; comunidades saturadas; no hace falta recolonización
Competencia inter e intra-específica	Variable, a menudo laxa	Usualmente aguda
Abundancia relativa	A menudo no se ajusta al modelo de MacArthur del palo roto (C. E. King, 1964)	Frecuentemente se ajusta al modelo de MacArthur del palo roto (C. E. King, 1964)
Atributos favorecidos por la selección	1. Rápido desarrollo 2. r_{max} elevada 3. Reproducción precoz 4. Pequeño tamaño corporal 5. Semelparidad: una sola reproducción	1. Desarrollo más lento, mayor capacidad competitiva 2. Umbral más bajo de recursos 3. Reproducción retrógrada 4. Mayor tamaño corporal 5. Iteroparidad: reproducciones repetidas
Longitud de vida	Corta, normalmente inferior a 1 año	Más larga, normalmente superior a 1 año
Énfasis en la utilización de energía	Productividad	Eficacia
Capacidad colonizadora	Grande	Pequeña
Comportamiento social	Débil, en su mayor parte cardúmenes, manadas, agregaciones	Frecuentemente bien desarrollada

✓ Regulación Poblacional

Las poblaciones no crecen infinitamente, como ya vimos en la curva logística. La pregunta es entonces ¿Qué impide el crecimiento ilimitado de las poblaciones?. Una población aumenta hasta llegar a un punto de equilibrio, donde la natalidad es igual a la mortalidad. Este punto de equilibrio sólo se logra si al menos uno de los índices (natalidad, mortalidad o ambos) son dependientes de la densidad (ver Fig. 58).

Figura 58

Modelos gráficos que ejemplifican en qué condiciones se logra la densidad de población en equilibrio (Enright 1976, en Krebs 1985).



Al aumentar la densidad de la población suele disminuir el índice de natalidad o aumentar el de mortalidad, o ambas cosas. El índice de mortalidad es

"dependiente de la densidad" si aumenta al incrementar esta última, lo cual es también aplicable al índice de natalidad si disminuye al aumentar la densidad. Si fuere el caso de que los índices de natalidad o mortalidad no se modificaran con el incremento de la densidad, se habla que son "independientes de la densidad". Analizando estos modelos de las Figuras 58 y 59, es posible enunciar los dos principios de la regulación poblacional natural: 1). No se detiene el crecimiento de una población a menos que los índices de natalidad o mortalidad sean dependientes de la densidad y 2). Las diferencias en la densidad de equilibrio de dos poblaciones pueden resultar de variaciones en los índices de natalidad y mortalidad, dependientes o independientes de la densidad.

Figura 59

Modelos gráficos donde se muestran diferencias en abundancia promedio entre dos poblaciones. En (a) las poblaciones muestran divergencia en cuanto a la mortalidad dependiente de la densidad y en (b) respecto de la mortalidad independiente de la densidad. Las líneas punteadas señalan las densidades de equilibrio de la población (basado en Enright 1976, Krebs 1985).

