



C A P Í T U L O 3

LAS POBLACIONES

Asela del Carmen Rodríguez-Varela

Edgar Peláez-Rodríguez

INTRODUCCIÓN

El nivel de organización poblacional constituye el primer ámbito de análisis en la ecología y uno de los más relevantes para comprender los procesos biológicos que estructuran comunidades y ecosistemas. Las poblaciones representan conjuntos de organismos de la misma especie que comparten un espacio, interactúan entre sí y exhiben propiedades emergentes, como la abundancia, densidad, distribución espacial, estructura de edades y tasas de crecimiento, que no pueden inferirse únicamente a partir del estudio de individuos aislados. Estas características, junto con factores dinámicos como las estrategias reproductivas, la supervivencia, la dispersión y la interacción con el ambiente, constituyen la base para interpretar la organización y funcionamiento de los sistemas biológicos.

A lo largo de la historia humana, el aprovechamiento de poblaciones vegetales y animales ha sido fundamental para la subsistencia y el desarrollo cultural. No obstante, la explotación sin un conocimiento adecuado de sus propiedades ecológicas ha derivado en disminuciones poblacionales, extinciones locales y alteraciones profundas en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. El deterioro ambiental contemporáneo enfatiza la necesidad de que el profesional de la biología posea bases teóricas y metodológicas robustas que le permitan comprender, evaluar y manejar las poblaciones con criterios científicos.

En este contexto, estudiar las poblaciones no sólo permite describir sus características fundamentales, sino también interpretar sus tendencias temporales, sus respuestas ante factores ambientales y antrópicos, y su papel dentro de comunidades y ecosistemas. Asimismo, proporciona elementos esenciales para la conservación, la restauración ecológica y el manejo sostenible de los recursos bióticos.

IMPORTANCIA DE LAS POBLACIONES

El interés humano por las poblaciones se remonta a las primeras observaciones sobre la reproducción, abundancia y variación temporal de plantas y animales. Desde entonces surgieron cuestionamientos fundamentales: ¿por qué algunas especies pueden aumentar rápidamente su número mientras que otras se mantienen estables o declinan?, ¿qué factores regulan el tamaño poblacional?, ¿cómo interactúan los componentes ecológicos y evolutivos en estos procesos?

Durante las décadas de 1950 y 1960, la ecología de poblaciones experimentó un avance significativo gracias a la convergencia entre la dinámica poblacional y la genética de poblaciones. Esta integración permitió reconocer que la estructura genética influye directamente en los parámetros demográficos, como la supervivencia, la fecundidad y la adaptación local y que los procesos ecológicos sólo pueden comprenderse plenamente si se consideran los cambios evolutivos que operan dentro de la población (Rabinovich, 1978). En la actualidad, esta relación es inseparable y constituye un fundamento clave de la biología evolutiva y la ecología moderna.

El estudio de las poblaciones también posee una gran relevancia aplicada porque permite evaluar la viabilidad de especies en riesgo, comprender la respuesta de poblaciones silvestres ante perturbaciones ambientales, diseñar estrategias de manejo pesquero y forestal, y establecer programas de conservación. Especialmente en México, donde numerosas especies de interés ecológico, pesquero y cultural dependen de poblaciones sujetas a presiones antrópicas, el análisis poblacional constituye una herramienta indispensable.

Asimismo, como destacan Carabias et al. (2009), la mayoría de los recursos biológicos utilizados por el ser humano, desde cardúmenes de peces hasta cultivos agrícolas o ganado, existen en forma de poblaciones naturales o manejadas. Su análisis permite comprender los factores que determinan su variación numérica y su sostenibilidad en el tiempo.

DEFINICIÓN DEL CONCEPTO ECOLÓGICO

A lo largo del desarrollo de la ecología se han propuesto múltiples definiciones del concepto de población, cada una de ellas enfatizando distintos componentes biológicos, espaciales, demográficos y genéticos. Esta diversidad conceptual refleja la complejidad inherente a las poblaciones como unidades dinámicas de organización biológica y como objetos centrales de estudio en la ecología y la biología evolutiva.

Desde una perspectiva clásica, Odum (1972) define una población como un grupo de organismos de la misma especie que ocupan un lugar determinado y entre los cuales es posible el intercambio de información genética. En un sentido

similar, Boughey (1973) resalta que los individuos de una población comparten un origen común, presentan características biológicas semejantes y carecen de barreras que impidan la reproducción entre organismos sexualmente compatibles. Estas definiciones subrayan la importancia de la continuidad reproductiva y del flujo génico como elementos estructurales del concepto poblacional.

Krebs (1994, 2014) amplía esta visión al definir una población como el conjunto de organismos de una misma especie que habitan un área determinada en un momento específico, cuyos individuos tienen el potencial de reproducirse y contribuir al tamaño poblacional. Desde este enfoque, las poblaciones se caracterizan por parámetros cuantificables que describen su dinámica interna, tales como la natalidad, la mortalidad, la proporción de sexos y la estructura de edades, aspectos enfatizados de manera particular por Rabinovich (1978, 1980). Estos parámetros permiten analizar los cambios temporales en el tamaño y la composición de las poblaciones, así como su respuesta ante factores ambientales y bióticos.

En el marco de la ecología contemporánea, Smith y Smith (2007) destacan dos elementos fundamentales del concepto de población. En primer lugar, las poblaciones constituyen unidades genéticas, ya que sus miembros comparten un acervo genético común y representan el nivel operativo sobre el cual actúan los procesos evolutivos. En segundo lugar, poseen una dimensión espacial cuya delimitación no es fija, sino que depende tanto de la biología de la especie como de los objetivos del investigador. Así, los límites poblacionales pueden ser claros y fácilmente reconocibles, como en el caso de peces residentes de un lago pequeño o difusos en especies con distribuciones amplias y continuas.

Desde un enfoque didáctico, Carabias et al. (2009) definen una población como un conjunto de organismos de la misma especie que comparten un espacio y pueden interactuar entre sí mediante procesos como la reproducción, la competencia o la cooperación. Esta perspectiva enfatiza que, en condiciones naturales, los organismos rara vez existen de manera aislada, sino integrados en poblaciones cuya escala espacial puede variar desde áreas muy reducidas hasta regiones extensas, dependiendo del fenómeno ecológico que se analice.

Una definición ampliamente aceptada sintetiza estos elementos al señalar que una población es un grupo de organismos de la misma especie que ocupa un espacio determinado en un tiempo determinado (Krebs, 2014). Bajo este criterio, es posible referirse, por ejemplo, a la población de ciervos de un parque nacional, a la población de ciervos de una región completa o incluso a la población humana de un país. Los constituyentes últimos de cualquier población son los organismos individuales; no obstante, en especies con reproducción sexual, la población puede subdividirse en poblaciones locales o *demes*, entendidas como grupos de individuos

que se cruzan preferentemente entre sí y que representan la unidad colectiva más pequeña dentro de una población vegetal o animal (Krebs, 2014). Los individuos de un *deme* comparten un acervo genético común, lo que refuerza su relevancia evolutiva.

Cabe destacar que los límites espaciales y temporales de una población rara vez son absolutos. En la práctica, estos límites suelen establecerse de manera arbitraria por el investigador, con base en criterios ecológicos, logísticos o analíticos (Krebs, 2014; Begon et al., 2006). Esta flexibilidad conceptual no constituye una debilidad, sino una fortaleza del enfoque poblacional, ya que permite adaptar el análisis a la diversidad de formas de vida, patrones de distribución y escalas ecológicas presentes en la naturaleza.

Finalmente, las poblaciones como unidades de estudio han sido de interés central tanto para ecólogos como para genetistas. Uno de los principios fundamentales de la teoría evolutiva moderna establece que la selección natural actúa sobre los individuos, pero que sus efectos se manifiestan a través de cambios en la composición genética de las poblaciones a lo largo del tiempo. En este sentido, la ecología de poblaciones y la genética de poblaciones comparten una base conceptual común y se complementan en el análisis de los procesos que determinan la persistencia, adaptación y evolución de las especies (Begon et al., 2006; Krebs, 2014).

El concepto de individuo en ecología de poblaciones: alcances y problemáticas

El análisis ecológico de las poblaciones se sustenta, en principio, en la noción de individuo como unidad básica de conteo, medición y seguimiento. Sin embargo, asumir que los individuos que integran una población son equivalentes entre sí constituye una simplificación que rara vez se ajusta a la realidad biológica. Desde una perspectiva ecológica, los individuos difieren en múltiples dimensiones, ontogenéticas, fisiológicas y estructurales que condicionan su desempeño, su interacción con el ambiente y su contribución a la dinámica poblacional (Begon et al., 2006).

Una primera fuente de heterogeneidad surge del ciclo de vida. En prácticamente todos los grupos de organismos, los individuos atraviesan etapas con morfología, funciones ecológicas y vulnerabilidades contrastantes. Insectos holometábolos, por ejemplo, presentan fases larvarias y adultas que explotan recursos distintos y exhiben tasas diferenciales de mortalidad, dispersión y reproducción; de manera análoga, las plantas pasan de semilla a plántula y posteriormente a individuos adultos fotosintéticos, cada etapa sometida a presiones ambientales específicas (Begon et al., 2006). En consecuencia, aun dentro de una misma población, los individuos no experimentan el ambiente de manera homogénea.

Incluso dentro de una misma etapa del ciclo de vida, los individuos pueden diferir sustancialmente en su “calidad” o condición. Variaciones en tamaño corporal, reservas energéticas o estado fisiológico influyen directamente en la probabilidad de sobrevivencia, en la capacidad competitiva y en el éxito reproductivo. Estas diferencias individuales generan una distribución desigual de oportunidades ecológicas dentro de la población, lo que tiene implicaciones directas para su estructura y dinámica (Begon et al., 2006).

La problemática del concepto de individuo se profundiza al considerar el tipo de organización biológica de los organismos que integran una población. Begon et al. (2006) distinguen entre organismos unitarios y organismos modulares, una diferenciación clave para la ecología de poblaciones. En los organismos unitarios, como la mayoría de los animales, la forma corporal es altamente determinada y el desarrollo sigue una secuencia relativamente predecible desde el cigoto hasta la senescencia. En estos casos, la identidad del individuo es clara, su número de estructuras corporales es esencialmente constante y su delimitación espacial no presenta ambigüedades conceptuales.

En contraste, los organismos modulares no poseen una forma fija ni un programa de desarrollo estrictamente predeterminado. A partir del cigoto se origina un módulo básico que da lugar a nuevos módulos similares, de modo que el organismo crece mediante la acumulación, pérdida y especialización de estas unidades estructurales. La arquitectura final del individuo depende en gran medida de las condiciones ambientales, lo que confiere una elevada plasticidad fenotípica (Begon et al., 2006). Las plantas vasculares constituyen el ejemplo más evidente de esta organización, aunque también existen numerosos grupos animales modulares, como corales, briozoos, hidroides y ascidias coloniales, así como protistas y hongos (Harper et al., 1986; Hughes, 1989; Room et al., 1994; Collado-Vides, 2001).

La modularidad implica que individuos genéticamente equivalentes pueden diferir de manera extrema en tamaño, forma y producción reproductiva, como se observa en *Chenopodium album*, donde las condiciones ambientales determinan desde individuos diminutos con escasa producción de semillas hasta organismos de gran tamaño con una fecundidad miles de veces mayor (Begon et al., 2006). En estos casos, surge una pregunta fundamental: ¿qué debe considerarse un individuo ecológico?, ¿el organismo completo, cada módulo, o un conjunto funcional de módulos?

Estas diferencias conceptuales tienen consecuencias directas para el análisis de propiedades poblacionales. La definición de individuo condiciona la estimación del número de organismos, la densidad poblacional y la descripción de los patrones de distribución espacial. En organismos unitarios, el conteo de individuos suele

ser directo; en organismos modulares o coloniales, en cambio, la delimitación del individuo puede ser ambigua y depender del objetivo del estudio. Así, la ecología de poblaciones reconoce que el concepto de individuo no es absoluto, sino contextual, y que su definición operativa debe ajustarse a la biología del organismo y a la escala del análisis (Begon et al., 2006).

Este marco conceptual es indispensable para comprender los temas que siguen. Antes de abordar la densidad y la distribución espacial de las poblaciones, resulta fundamental reconocer que dichas propiedades emergen de poblaciones integradas por individuos desiguales, cuya definición y delimitación no siempre es trivial. Solo a partir de este entendimiento es posible interpretar correctamente los patrones espaciales y los procesos que los generan.

CARACTERÍSTICAS DE LA POBLACIÓN

La población tiene diversas características que son parámetros *no aplicables* a otros niveles de organización (por ejemplo. individuos, comunidades, ecosistemas). Se pueden observar en la Tabla 3. 1.

Tabla 3. 1 Características de una población.

TIPO:	CARACTERÍSTICA:
PRIMARIAS	DENSIDAD
	NATALIDAD
	MORTALIDAD
	INMIGRACIÓN
	EMIGRACIÓN
	DISTRIBUCIÓN
SECUNDARIAS	COMPOSICIÓN GENÉTICA
	DISTRIBUCIÓN POR EDADES

Densidad poblacional

1. Concepto y fundamento ecológico

Las poblaciones presentan propiedades emergentes que sólo pueden describirse a nivel de grupo y que no son aplicables a los individuos de manera aislada. Estas propiedades se expresan mediante medidas estadísticas y constituyen la base de la ecología de poblaciones (Krebs, 2014). Entre ellas, la **densidad poblacional** es una de las características más fundamentales, ya que permite cuantificar la presencia de los organismos en el espacio y constituye un punto de partida indispensable para el análisis ecológico.

La densidad se define clásicamente como el número de individuos por unidad de área o de volumen (Emmel, 1975; Rabinovich, 1980; Brower y Zar, 1984). Esta definición, aunque sencilla, encierra una gran relevancia ecológica, pues conecta directamente a los organismos con el espacio físico que ocupan y con los recursos disponibles en dicho espacio.

Desde una perspectiva conceptual, la densidad representa una propiedad primaria de la población. A partir de ella pueden derivarse otras características poblacionales, como la estructura por edades, la composición genética o los patrones espaciales, las cuales reflejan procesos ecológicos y evolutivos más complejos (Krebs, 2014).

2. Densidad y abundancia: conceptos relacionados, pero no equivalentes

En ecología poblacional es fundamental distinguir entre abundancia y densidad, términos que suelen utilizarse de manera indistinta en el lenguaje cotidiano, pero que tienen significados específicos.

La **abundancia** se refiere al número total de individuos que conforman una población, mientras que la densidad expresa ese número en relación con el espacio ocupado. En este sentido, la abundancia depende de dos factores: (1) la densidad poblacional y (2) el área o volumen a lo largo del cual la población está distribuida (Smith y Smith, 2007).

Así, una población puede presentar una alta abundancia total y, sin embargo, una densidad baja si los individuos se encuentran dispersos en una gran extensión espacial. De manera inversa, una población con pocos individuos puede alcanzar densidades elevadas si se concentra en un área reducida. Esta distinción resulta clave para interpretar adecuadamente los procesos ecológicos que regulan a las poblaciones.

3. TIPOS DE DENSIDAD POBLACIONAL

3.1 Densidad absoluta o bruta

La forma más simple de expresar la densidad es la densidad absoluta, definida como el número de individuos por unidad de área o volumen total considerado (Smith y Smith, 2007). Esta medida es ampliamente utilizada por su facilidad de cálculo y comparación entre poblaciones o sitios.

Sin embargo, la densidad absoluta presenta una limitación importante: no todos los espacios dentro del área de distribución de una población son necesariamente habitables. Los individuos suelen concentrarse únicamente en aquellas porciones del ambiente que reúnen las condiciones adecuadas para su supervivencia y reproducción, por lo que la densidad puede variar considerablemente de un sitio a otro dentro de la misma población.

Ejemplos ilustrativos de densidad absoluta incluyen valores como: 300 ratones silvestres por hectárea, entre 10^6 y 10^8 bacterias por centímetro cúbico, 5×10^6 diatomeas por metro cúbico o aproximadamente 500 árboles por hectárea, dependiendo del ecosistema considerado.

3.2 Densidad relativa o ecológica

Para atender la heterogeneidad del hábitat, los ecólogos emplean el concepto de densidad relativa o ecológica, definida como el número de individuos por unidad de espacio efectivamente habitable (Smith y Smith, 2007). Esta medida resulta particularmente útil cuando los organismos utilizan de manera selectiva ciertos microhábitats dentro de su área de distribución.

Un ejemplo clásico es el estudio de la codorniz de Virginia (*Colinus virginianus*) en Wisconsin, donde la densidad se expresó como el número de individuos por milla de seto, su hábitat preferido, en lugar de aves por hectárea. No obstante, la estimación de la densidad ecológica es poco frecuente, debido a la dificultad que implica delimitar con precisión qué fracción del ambiente constituye el espacio realmente utilizable por la población.

4. FACTORES QUE DETERMINAN LA DENSIDAD POBLACIONAL

La densidad de una población no es una propiedad estática, sino el resultado dinámico de varios procesos demográficos. Cuatro parámetros poblacionales fundamentales modifican la densidad a lo largo del tiempo: natalidad, mortalidad, inmigración y emigración (Figura 3.1) (Krebs, 2014).

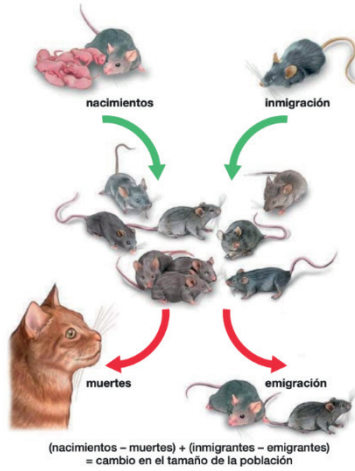


Figura 3.1. Características primarias de la población vinculadas con cambios en la densidad (Tomado de Audesirk et al. 2013).

La natalidad y la inmigración contribuyen al incremento de la densidad poblacional, mientras que la mortalidad y la emigración la reducen (Begon y Mortimer, 1981). Estos procesos reflejan la suma de las respuestas individuales de los organismos a las condiciones ambientales, bióticas y abióticas, y constituyen los llamados factores primarios de la población (Figura 3.2) (Krebs, 1994).

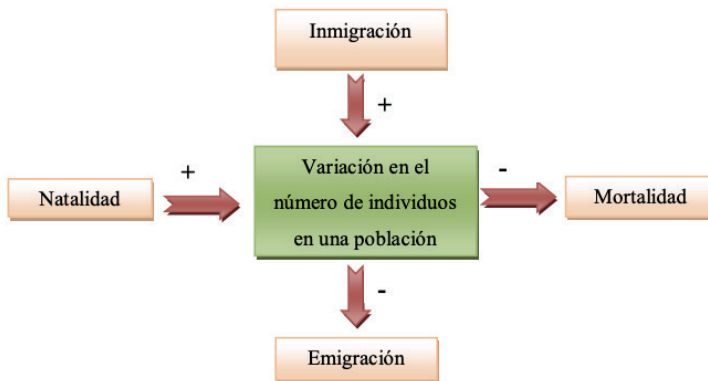


Figura 3.2. Características primarias de la población vinculadas con cambios en la densidad (Tomado de Atilio, 2020).

5. IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LA DENSIDAD

La densidad poblacional proporciona información crucial sobre el funcionamiento de las poblaciones y su interacción con el ambiente. En particular, indica qué tan cercanos o apiñados se encuentran los individuos, lo cual está directamente relacionado con la intensidad de la competencia por recursos como alimento, espacio, luz o nutrientes (Carabias et al., 2009).

Además, numerosos procesos ecológicos, como la competencia intraespecífica, la transmisión de enfermedades, la regulación poblacional y la dinámica trófica son dependientes de la densidad, es decir, su intensidad y efectos varían en función del número de individuos presentes por unidad de espacio.

Por estas razones, la densidad constituye una variable central en la ecología poblacional y representa el punto de partida lógico para el análisis de otras propiedades poblacionales más complejas, como la distribución espacial, la estructura poblacional y el crecimiento de las poblaciones.

Como se puede observar en estos ejemplos, para determinar la densidad de una población es necesario utilizar una unidad de muestreo determinada, por lo cual las técnicas aplicadas para árboles, no son las mismas que para peces o diatomeas. Las dos características fundamentales que ejercen efectos en la selección de técnicas son el tamaño y la movilidad del organismo con referencia a las dimensiones de los humanos (Krebs, 1994).

Densidad absoluta

Existen dos enfoques generales para estimar la densidad poblacional. En numerosos estudios ecológicos, de manejo y conservación es necesario conocer la densidad absoluta de una población, entendida como el número de individuos por unidad de área o de volumen (por ejemplo, individuos por hectárea o por metro cuadrado). En otros contextos, resulta suficiente trabajar con densidad relativa, es decir, establecer comparaciones entre áreas del mismo tamaño para determinar en cuál de ellas existe una mayor cantidad de organismos. Esta distinción conceptual se refleja directamente en las técnicas desarrolladas para medir la densidad poblacional (Krebs, 2014).

La densidad absoluta implica, de manera explícita, la estimación del número total de organismos presentes en un área determinada. En muchos casos, la determinación exacta de esta medida es prácticamente imposible, ya que requeriría el conteo completo de todos los individuos dentro de su área de distribución. Por ello, en la práctica se emplean técnicas adaptadas a las características biológicas de cada población y al tipo de organismo estudiado, con el objetivo de obtener estimaciones confiables del número total de individuos a partir de información parcial del área ocupada.

Desde una perspectiva metodológica, los ecólogos determinan la densidad absoluta de dos formas generales: mediante conteos totales o directos y mediante métodos de muestreo, los cuales incluyen técnicas específicas como el uso de cuadrantes y los métodos de captura–recaptura (Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 1994; 2014).

Conteos totales o directos

El conteo total o directo constituye la forma más precisa de calcular el número de organismos que viven en un área determinada. Sin embargo, su aplicación es limitada y, en general, solo es factible para organismos de gran tamaño o al menos visiblemente definidos. Este tipo de conteo puede aplicarse a poblaciones humanas y a algunos vertebrados, como aves territoriales, animales que forman bandadas, manadas o colonias, así como a ciertos invertebrados sésiles (Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 1994).

La manera más directa de conocer cuántos organismos viven en un área consiste simplemente en contarlos. Un ejemplo clásico es el censo de la población humana. De forma análoga, en poblaciones vegetales es posible contar todos los individuos, como ocurre con los árboles dentro de un área delimitada. En el caso de las aves territoriales, pueden contabilizarse los machos cantores presentes en un área, mientras que, en especies gregarias, como algunas codornices, es posible contar los individuos que integran cada bandada. Otros animales, como el lobo fino del norte, pueden censarse cuando se encuentran congregados en colonias reproductivas. En contraste, muy pocos invertebrados pueden ser contados en su totalidad, con excepción de organismos sésiles como los percebes o algunos rotíferos (Krebs, 2014).

En ocasiones particulares, los animales de gran tamaño que habitan áreas pequeñas pueden ser censados completamente o bien fotografiados para realizar los conteos a partir de las imágenes. No obstante, en términos generales, los conteos directos solo son posibles para un número muy limitado de organismos, lo que restringe su aplicabilidad en la mayoría de los estudios ecológicos (Krebs, 2014).

Métodos de muestreo

Debido a las limitaciones de los conteos totales, los investigadores suelen conformarse con contabilizar únicamente una fracción de la población y utilizar esta información para estimar el tamaño total. Existen varias técnicas generales de muestreo ampliamente utilizadas en ecología de poblaciones, pero dos son las más frecuentes: el uso de cuadrantes y el método de captura–recaptura (Krebs, 2014).

Cuadrado

El método de cuadrado consiste en contar los individuos presentes en varias unidades de muestreo de tamaño conocido y extrapolar el valor promedio obtenido al área total de distribución de la población. Un cuadrado es, en esencia, un área de muestreo de cualquier forma; aunque el término describe literalmente un cuadrilátero, en la práctica se utilizan áreas de diversas formas, incluyendo círculos, dependiendo de las necesidades del estudio.

La confiabilidad de las estimaciones obtenidas mediante cuadrados depende de tres condiciones fundamentales: (1) que la población de cada cuadrado pueda determinarse con precisión, (2) que el área de cada cuadrado sea conocida con exactitud y (3) que los cuadrados muestreados sean representativos del área total de estudio. Este último requisito suele cumplirse mediante procedimientos de muestreo aleatorio (Krebs, 2014).

Este método se aplica principalmente a organismos sésiles o de movilidad limitada, siendo los vegetales y numerosos invertebrados los grupos más representativos. Por esta razón, su uso se ha generalizado ampliamente en la ecología vegetal (Krebs, 1994). El procedimiento general consiste en contar todos los individuos dentro de varios cuadrados de tamaño conocido y extrapolar posteriormente el promedio obtenido a la totalidad del área de distribución (Krebs, 2014).

Un ejemplo ilustrativo de este procedimiento es el siguiente: si se contabilizan 19, 21, 17 y 19 individuos de una especie de escarabajo en cuatro muestras de suelo de 10 cm x 10 cm, es posible extrapolar esta información para estimar una densidad aproximada de 1900 escarabajos por metro cuadrado de superficie de suelo (Krebs, 2014).

Para obtener estimaciones confiables, es indispensable considerar que la población de cada cuadrado puede contarse sin error en algunos organismos, mientras que en otros casos solo puede estimarse. Por ello, se han desarrollado numerosas técnicas específicas para aplicar el muestreo por cuadrados a distintos tipos de plantas y animales, tanto en sistemas terrestres como acuáticos (Krebs, 2014).

Un ejemplo clásico del uso detallado de cuadrados es el estudio de los gusanos de alambre, larvas de escarabajos de la familia Elateridae que viven en el suelo y que pueden causar daños importantes a los cultivos agrícolas. Para estimar las poblaciones de estas plagas, Salt y Hollick desarrollaron una técnica para extraer larvas de muestras de suelo mediante la fragmentación de terrones, el tamizado del material y la separación de las larvas por flotación. En un pastizal cercano a Cambridge, Inglaterra, se recolectaron 240 muestras aleatorias que contenían un total de 3742 larvas, lo que permitió estimar una infestación de aproximadamente

19.3 millones de larvas por hectárea. Este estudio demostró que las poblaciones de gusanos de alambre eran cerca de tres veces mayores de lo que se había supuesto previamente (Krebs, 2014).

Los cuadrantes han sido utilizados extensamente en ecología vegetal y constituyen el método más común para el muestreo de plantas. Existe una amplia bibliografía dedicada a evaluar la eficiencia relativa de cuadrantes de diferentes formas, como circulares, cuadrados y rectangulares (Krebs, 2014).

Otros métodos de conteo para densidad absoluta

Además del uso de cuadrados, se han desarrollado otras técnicas para estimar la densidad absoluta en poblaciones específicas. Entre ellas se encuentran los censos aéreos, utilizados principalmente en aves y mamíferos silvestres, en los que se emplea fotografía aérea para registrar y contar organismos a partir de imágenes obtenidas durante sobrevuelos del área de estudio (Rabinovich, 1978, 1980).

Otro método extremo es el censo por captura total o exterminio, en el cual se elimina a todos los individuos de la población mediante distintos procedimientos, incluyendo el uso de sustancias mortales. Aunque esta técnica es claramente anti-conservacionista, se ha empleado en situaciones particulares consideradas necesarias, como el control de plagas o el manejo de poblaciones enfermas. Ejemplos históricos incluyen la eliminación de venados viejos en Europa para favorecer la introducción de individuos jóvenes, así como la erradicación de más de 22,000 venados en el Parque Nacional Stanislaus, California, entre 1921 y 1923, con el objetivo de evitar la propagación de una epidemia (Rabinovich, 1978, 1980). Asimismo, esta técnica se ha utilizado en estudios de peces arrecifales mediante el uso de rotenona, aunque con efectos colaterales severos sobre la fauna y flora asociadas.

Método de captura-recaptura

La técnica de captura, marcaje, liberación y recaptura constituye uno de los métodos más importantes y ampliamente utilizados en la ecología de poblaciones para la estimación de la densidad absoluta en organismos móviles. A diferencia de los conteos directos y del muestreo por cuadrados, este enfoque permite trabajar con especies cuya movilidad impide el conteo total y, adicionalmente, proporciona información valiosa sobre otros parámetros poblacionales como la natalidad, la mortalidad, la supervivencia, el crecimiento y, en algunos casos, la distribución espacial de los individuos (Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 1994, 2014).

El principio general que sustenta todos los métodos de captura–recaptura es conceptualmente sencillo. Si se capturan individuos de una población, se marcan de alguna forma reconocible y se liberan nuevamente en el ambiente, tras un periodo suficiente para que los organismos marcados se mezclen homogéneamente con los no marcados, la proporción de individuos marcados en una muestra posterior debe reflejar la proporción de individuos marcados en el total de la población. Bajo este razonamiento, es posible estimar el tamaño poblacional total y, conociendo el área ocupada por la población, calcular su densidad absoluta (Figura 3.3) (Krebs, 1994, 2014).

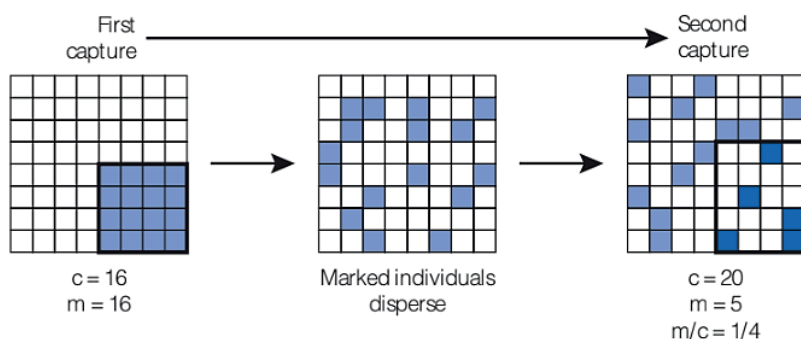


Figura 3.3. Ilustración esquemática de una sesión de muestreo de captura–recaptura con dos periodos de captura. Cada cuadrado representa un individuo, cada cuadrado azul claro representa un individuo marcado (m) una vez, cada cuadrado azul oscuro indica individuos marcados dos veces y las líneas gruesas indican los individuos capturados (c) (Tomado de Krebs, 2014).

Existen diversos modelos de captura–recaptura, que varían en complejidad según el número de sesiones de muestreo y los supuestos sobre la dinámica de la población. El modelo más simple y clásico es el método de Petersen, desarrollado originalmente por el científico pesquero danés C. G. J. Petersen en 1898. En la literatura ecológica también se conoce como el método de Lincoln, debido a que F. C. Lincoln fue el primero en aplicarlo sistemáticamente al estudio de una población silvestre de patos en 1930 (Krebs, 2014).

El método de Lincoln–Petersen implica únicamente dos periodos de muestreo. En el primer periodo se capturan individuos, se marcan y se liberan nuevamente en la población. En el segundo periodo se realiza una nueva captura y se registra cuántos de los individuos capturados están marcados y cuántos no. El intervalo entre ambos muestreos debe ser relativamente corto, ya que el método asume que la población es cerrada durante ese lapso, es decir, que no ocurren nacimientos,

muertes, inmigración ni emigración, y que los individuos marcados no pierden sus marcas ni presentan mortalidad diferencial respecto a los no marcados (Krebs, 2014). Más adelante se describirán estos métodos.

El supuesto central del método es que la segunda muestra es aleatoria y, por lo tanto, contiene la misma proporción de individuos marcados que existe en el total de la población. A partir de esta proporción se puede estimar el tamaño poblacional total y, posteriormente, la densidad absoluta.

Para la aplicación de los métodos de captura–recaptura es fundamental distinguir entre poblaciones cerradas y poblaciones abiertas. Una población se considera cerrada cuando su tamaño no cambia durante el periodo de captura, marcaje y recaptura, mientras que una población abierta es aquella en la que ocurren cambios demográficos durante el periodo de estudio. En la naturaleza, la mayoría de las poblaciones son claramente abiertas; sin embargo, pueden tratarse como cerradas si el periodo de muestreo es suficientemente breve (Krebs, 2014).

La estimación del tamaño poblacional en poblaciones abiertas es considerablemente más compleja, ya que es necesario incorporar explícitamente los procesos de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración. Los modelos desarrollados para este tipo de poblaciones consideran múltiples sesiones de captura y permiten estimar simultáneamente varios parámetros demográficos. El desarrollo teórico y metodológico de estos modelos se encuentra detallado en trabajos clásicos como los de Seber (1982), Pollock et al. (1990) y Krebs (1999).

Todos los modelos de captura–recaptura, independientemente de su complejidad, se basan en tres supuestos fundamentales (Krebs, 2014):

1. Los individuos marcados y no marcados tienen la misma probabilidad de ser capturados; es decir, las capturas son aleatorias.
2. Los individuos marcados están sujetos a la misma tasa de mortalidad que los individuos no marcados. En el caso específico del método de Petersen, se asume además que no ocurre mortalidad durante el intervalo de muestreo.
3. Las marcas no se pierden, no se deterioran y son siempre detectadas correctamente durante la recaptura.

En la práctica, estos supuestos no siempre se cumplen y han generado múltiples problemas metodológicos. Por ejemplo, algunos roedores pueden volverse propensos a las trampas o, por el contrario, evitarlas tras una primera captura, lo que viola el supuesto de captura aleatoria. En peces capturados en alta mar, el estrés causado por las redes y el proceso de marcado puede incrementar la mortalidad inmediatamente después de la liberación. En aves longevas, las anillas pueden desgastarse o perderse con el tiempo. Además, se han documentado casos en los que pescadores no devuelven las marcas recuperadas de peces, ya sea por desconocimiento o por considerarlas amuletos de buena suerte (Krebs, 2014).

Debido a estas limitaciones, se han desarrollado numerosas variantes y refinamientos de las técnicas de marcado y de los modelos estadísticos de análisis, con el objetivo de reducir los sesgos asociados a la violación de los supuestos básicos. Estas mejoras han permitido ampliar notablemente la aplicabilidad del método a una gran diversidad de organismos y contextos ecológicos (Krebs, 2014).

La técnica de captura–recaptura se ha utilizado principalmente en organismos relativamente grandes y de fácil marcaje, como mariposas, caracoles, escarabajos y numerosos vertebrados. No obstante, con el desarrollo de nuevas tecnologías de marcado, como microetiquetas, marcas genéticas y dispositivos electrónicos, su uso se ha extendido a un rango cada vez mayor de especies (Krebs, 2014).

Un aspecto adicional que debe considerarse al estimar la densidad absoluta mediante captura–recaptura es la determinación del área efectivamente ocupada por la población. En sistemas claramente delimitados, como islas o fragmentos aislados de bosque, esta área puede definirse con relativa facilidad. En hábitats continuos, en cambio, la delimitación espacial es menos evidente y es necesario aplicar correcciones que consideren los movimientos de los individuos dentro y fuera del área de muestreo (Krebs, 2014).

Desde una perspectiva más amplia, el método de marcaje y recaptura no solo permite estimar la densidad poblacional, sino que también proporciona información clave sobre otros atributos poblacionales, como la natalidad, la mortalidad, la supervivencia y el crecimiento individual, lo que lo convierte en una herramienta central de la ecología animal (Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 1994).

Existen múltiples modelos y variantes de esta técnica, pero todos comparten el mismo razonamiento fundamental: tras el marcaje y la liberación de los individuos, la población pasa a estar compuesta por organismos marcados y no marcados; la proporción entre ambos, observada en capturas posteriores, permite inferir el tamaño poblacional total (Krebs, 1994).

Finalmente, un elemento crucial en la aplicación de estos métodos es la elección adecuada de las marcas, las cuales deben ser duraderas, fácilmente identificables y, sobre todo, apropiadas para la biología y la etología de los organismos estudiados. Una revisión detallada de los distintos tipos de marcas y sus aplicaciones puede encontrarse en Southwood (1991).

Índice de Lincoln-Petersen

Este índice es el más simple, se le conoce también como índice de Lincoln o técnica de una sola marca y una sola captura o índice de Petersen, debido a que fue aplicado independientemente por tres investigadores: Petersen en 1889 y 1894 lo aplicó a poblaciones de peces, Lincoln en 1930 para patos y Jackson en 1933 para determinar la densidad de abejas africanas (Brower y Zar, 1984).

Este método depende en capturar una parte de la población, marcarlos de manera permanente y distintiva sin que afecte su etología (M), liberarlos, esperar a que se mezclen con el resto de la población y capturar una nueva parte (C) después de un intervalo de tiempo, en donde parte de estos individuos habrá tanto marcados (R) como no marcados (Cox, 1976; Brower y Zar, 1984; Rabinovich, 1978, 1980). Con esto se puede conocer el tamaño poblacional (N), que expresado matemáticamente queda:

$$N = \frac{MC}{R}$$

Donde:

N= tamaño de la población

M= número de individuos marcados y liberados

C= número de individuos recapturados

R= número de individuos marcados de la recaptura

Como el valor es una aproximación del número total de organismos se deben estimar los límites de confianza, en donde caerá el verdadero valor poblacional de nuestro estudio. Para obtenerlo se calcula primeramente el valor de "p", que representa la fracción decimal de individuos marcados obtenidos en la recaptura (Cox, 1976; Rabinovich, 1980):

$$p = \frac{R}{C}$$

Una vez obtenido este valor se calculan los límites de confianza al 95% de confiabilidad con la siguiente relación (Cox, 1976; Brower y Zar, 1984; Rabinovich, 1980):

$$p \pm t(\alpha, 95\%) \sqrt{\frac{pq}{C}}$$

Donde

C = número de individuos recapturados

p = fracción decimal de individuos marcados

q = 1-p fracción decimal de animales no marcados obtenidos de la recaptura

t = valor de "t" de tablas de la distribución de t-student con grados de libertad = α y 95% de confianza. t= 1.96

El resultado de la relación proporciona dos valores de "p" con los cuales se obtienen los límites de confianza al sustituirlos en la siguiente relación (Cox, 1976; Rabinovich, 1980):

$$N = \frac{M}{p}$$

Este método tiene varias suposiciones:

El marcaje no afecta la mortalidad y el comportamiento de los individuos

Las marcas no se deben perder y no deben afectar la probabilidad de captura de los organismos.

La población es cerrada (no deben existir migraciones, es decir, inmigración ni emigración).

Todos los organismos tienen la misma probabilidad de ser capturados (Cox, 1976; Brower y Zar, 1984; Rabinovich, 1980; Southwood, 1991; Krebs, 1994).

Índice de Jackson

Se le conoce también como método positivo de Jackson y se basa en el mismo planteamiento que el anterior y con las mismas suposiciones, pero involucra un marcado y por lo menos más de dos recapturas a intervalos de tiempo iguales entre cada una.

Para aplicarlo se tiene que marcar inicialmente a un grupo de individuos (M), liberarlos y dejar que pase un tiempo para que se homogenicen, pasando algún tiempo se hace la primera recaptura y se cuantifican todos los organismos (T_x) que consistirán tanto de organismos marcados (P_x) como no marcados. Dependiendo de la modalidad del investigador y de los organismos sujetos a estudio, puede haber cuatro opciones: a) regresar solamente los marcados y liberarlos para que se

distribuyan regularmente, b) regresar solamente los no marcados para que suceda lo mismo, c) regresar tanto a los organismos marcados como a los no marcados y d) no regresar ningún organismo a la población. Para elegir cual es la mejor opción no hay nada fundamentado, pero se ha visto mejores resultados con las opciones a) y c).

Según la elección, se tendrá que hacer una segunda recaptura, pasado el mismo tiempo transcurrido para la primera y registrar los mismos valores y así sucesivamente con todas las recapturas necesarias, que dependen de las marcas (tiempo de permanencia, afección al organismo etc).

Con estos datos se calcula primeramente un valor de corrección para cada recaptura y su estandarización a 100 animales marcados por 100 de la recaptura total (para hacer las diferentes recapturas comparativas entre sí ya que puede haber variación entre recaptura y recaptura). Esto se expresa de la siguiente manera (Cox, 1976; Rabinovich, 1980):

$$Y_x = (P_x) \left(\frac{100}{M} \right) \left(\frac{100}{T_x} \right)$$

Donde:

Y_x = Recaptura corregida de la muestra x

P_x = Número de organismos marcados de la recaptura x

T_x = Total de organismos marcados y no marcados colectados de la recaptura x

M = Total de animales capturados inicialmente marcados y liberados

Después se calcula una tasa de cambio o un valor ponderado de la recaptura (r_+) que determina el decremento de los valores de las recapturas con las siguientes ecuaciones dependiendo el número de capturas realizadas:

Cuando se coleccionan dos o tres recapturas (Cox, 1976; Rabinovich, 1980):

$$r_+ = \frac{(Y_2 + Y_3)}{(Y_1 + Y_2 + \dots Y_{n-1})}$$

Cuando se coleccionan más de tres recapturas (Cox, 1976; Rabinovich, 1980):

$$r_+ = \sqrt{\frac{(Y_3 + Y_4 + \dots Y_n)}{(Y_1 + Y_2 + \dots Y_{n-2})}}$$

Los subíndices n-1 o n-2, significa no considerar la última o las dos últimas recapturas, según sea el caso.

El valor teórico de la recaptura Y_0 para el tiempo en que se capturaron los organismos se marcaron y se liberaron, se calcula mediante la siguiente expresión (Cox, 1976; Rabinovich, 1980):

$$Y_0 = \frac{(Y_1 + Y_2 + \dots Y_{n-1})}{r_+} - (Y_1 + Y_2 + \dots Y_{n-2})$$

El resultado representa el tamaño poblacional, pero estandarizada a 100 organismos marcados por 100 recapturados, por lo que hay que convertirlo a valores reales mediante la siguiente expresión (Cox, 1976; Rabinovich, 1980):

$$N = \left(\frac{100}{Y_0} \right) 100$$

Este método a diferencia del anterior no maneja índices de confianza por lo que podría representar una desventaja ya que casi nunca se calcula un valor exacto del tamaño poblacional. A pesar de esto se han obtenido resultados muy confiables cuando metodológicamente se aplica bien (Cox, 1976; Rabinovich, 1980).

Densidad relativa o ecológica

La densidad relativa, también denominada densidad ecológica, consiste en estimar el tamaño de una población a partir de huellas, rastros o indicios dejados por los organismos, en lugar de contar directamente a los individuos. Este enfoque se emplea cuando la estimación de la densidad absoluta resulta impracticable debido a la movilidad de los organismos, a su comportamiento críptico o a la imposibilidad de realizar conteos directos en toda el área de distribución.

Las características de los métodos de densidad relativa dependen de la recolección sistemática de muestras que representan algún indicio más o menos constante del tamaño de la población. En este sentido, estos métodos no proporcionan una estimación directa del número total de individuos, sino que generan índices de abundancia, los cuales permiten comparar poblaciones entre áreas, momentos o condiciones distintas. Debido a esta naturaleza indirecta, las técnicas para estimar la densidad relativa son numerosas y variadas, y su selección depende del tipo de organismo, del ambiente y del objetivo del estudio.

Índices de densidad relativa

Todos los métodos para medir la densidad relativa se basan en el supuesto de que los indicios recolectados mantienen una relación relativamente constante, aunque desconocida, con el tamaño total de la población. En consecuencia, estos métodos proporcionan un índice de abundancia con mayor o menor precisión, pero no una medida absoluta del tamaño poblacional (Krebs, 2014).

Por ejemplo, si un índice de abundancia, como el número de huellas registradas en diagramas de arena es de 4.0 en un área X y de 8.0 en un área Y, puede concluirse que el área Y presenta una mayor densidad de animales que el área X. Sin embargo, no es válido inferir que el área Y tiene el doble de individuos, ya que la diferencia en el índice puede deberse, al menos en parte, a variaciones en la actividad, el comportamiento o la detectabilidad de los organismos, y no exclusivamente a diferencias reales en el tamaño poblacional (Krebs, 2014).

Existe una gran diversidad de índices de densidad relativa. A continuación, se describen algunos de los más utilizados en estudios ecológicos, enfatizando su fundamento y limitaciones.

Trampas

Las trampas constituyen uno de los métodos más empleados para estimar la densidad relativa en poblaciones animales. Aunque estas técnicas se utilizan con frecuencia en estudios de captura-recaptura para estimar densidad absoluta, el número de individuos capturados por unidad de tiempo o por trampa también puede emplearse como un índice de densidad relativa.

Este enfoque ha sido ampliamente aplicado en ratones distribuidos en campo abierto, insectos voladores nocturnos mediante trampas de luz, escarabajos capturados en trampas de caída o fosas en el suelo, insectos aéreos mediante trampas de succión y organismos planctónicos recolectados con redes. La efectividad de las trampas depende de múltiples factores, entre ellos el tamaño corporal, el nivel de actividad, el patrón de movimiento del organismo y la adecuación del tipo de trampa al grupo biológico de interés. Asimismo, la capacidad del investigador para colocar las trampas en sitios representativos del hábitat influye de manera significativa en los resultados obtenidos (Krebs, 1994).

El número de organismos capturados refleja no solo la densidad poblacional, sino también la actividad y el rango de movimiento de los individuos, así como las condiciones ambientales durante el muestreo. Por esta razón, los datos obtenidos mediante trampas deben interpretarse con cautela, ya que proporcionan únicamente una estimación aproximada de la abundancia relativa, útil principalmente para comparaciones espaciales o temporales dentro de un mismo estudio (Krebs, 2014).

Número de heces o restos fecales

El conteo de heces o restos fecales es un método ampliamente utilizado como índice de densidad relativa en poblaciones de mamíferos terrestres. Este enfoque se ha aplicado con éxito en especies como liebres, venados, ratones de campo y conejos. La técnica consiste en contar los restos fecales presentes en un área conocida y determinar la tasa promedio de defecación por individuo; al extrapolar esta información al área total de distribución, se obtiene un índice del tamaño poblacional (Krebs, 1994).

Este método parte del supuesto de que la tasa de defecación es relativamente constante para una especie bajo condiciones ambientales similares y que los restos fecales permanecen detectables durante un período de tiempo conocido. Cuando estos supuestos se cumplen, el número de heces registradas puede reflejar adecuadamente las variaciones en la abundancia relativa entre áreas o entre distintos momentos temporales.

Técnicas similares se han empleado en estudios de insectos fitófagos, como las orugas defoliadoras, donde se estima la abundancia poblacional a partir de la cantidad de excrementos que caen desde el dosel de los árboles. En estos casos, el método permite evaluar la magnitud de las infestaciones sin necesidad de observar directamente a los organismos (Krebs, 2014).

Frecuencia

En ecología, el término frecuencia se refiere al porcentaje de cuadrantes de muestreo en los que una especie determinada está presente, independientemente del número de individuos registrados en cada uno. Aunque por definición la frecuencia es simplemente el número de veces que ocurre un evento, su aplicación ecológica permite describir patrones de ocupación espacial dentro de un área de estudio (Brower y Zar, 1984).

Como índice de densidad relativa, la frecuencia proporciona información sobre la distribución espacial de la población y su grado de dispersión en el hábitat. Una especie con alta frecuencia aparece en muchos cuadrantes, mientras que una especie con baja frecuencia se encuentra restringida a pocos sitios. No obstante, este índice no permite inferir directamente el tamaño poblacional, ya que no considera el número de individuos por cuadrante, sino únicamente su presencia o ausencia.

Frecuencia de vocalización

La frecuencia de vocalización se ha utilizado como índice de densidad relativa en diversos grupos animales, particularmente en aves y anfibios. Esta técnica consiste en cuantificar el número de cantos, sonidos o vocalizaciones registrados durante un intervalo de tiempo definido, generalmente en las horas de mayor actividad de los organismos (Krebs, 1994).

En estudios de aves, por ejemplo, el número de cantos escuchados cada diez minutos durante las primeras horas de la mañana se ha empleado como un indicador del tamaño poblacional. Métodos similares se han aplicado en ranas, grillos y cigarras, utilizando grabaciones acústicas para estandarizar el esfuerzo de muestreo (Krebs, 2014).

Este índice se basa en la suposición de que existe una relación positiva entre la tasa de vocalización y la abundancia de individuos. Sin embargo, factores como la estacionalidad, el comportamiento reproductivo, las condiciones climáticas y la estructura del hábitat pueden influir en la detectabilidad acústica, por lo que los resultados deben interpretarse con cautela.

Registros de pieles

Los registros históricos de pieles obtenidos por tramperos han sido utilizados como índices de densidad relativa para evaluar cambios poblacionales a largo plazo en diversas especies de mamíferos. Un ejemplo clásico es el del lince canadiense, para el cual existen registros continuos que se remontan hasta aproximadamente 300 años atrás (Krebs, 2014).

Aunque estos datos no representan censos directos, proporcionan información valiosa sobre fluctuaciones poblacionales de gran escala temporal. Sin embargo, su interpretación debe considerar factores socioeconómicos, como el esfuerzo de caza, la demanda comercial y los cambios en las prácticas de captura, que pueden influir en el número de pieles registradas independientemente del tamaño real de la población.

Número de artefactos o dispositivos

El conteo de artefactos, dispositivos o indicios producidos por los organismos es otro método común para estimar la densidad relativa. Este enfoque se aplica a especies que dejan evidencia clara de sus actividades, como chimeneas de lodo en cangrejos de río, nidos de ardillas arbóreas, túneles subterráneos, huellas o estuches pupales de insectos emergidos (Krebs, 1994).

El método consiste en contar estos indicios en un área determinada y utilizar dicha información como un índice del tamaño poblacional. Su eficacia depende de que exista una relación consistente entre el número de artefactos y el número de individuos, así como de que los artefactos persistan el tiempo suficiente para ser registrados durante el muestreo (Krebs, 2014).

Cuestionarios

El uso de cuestionarios dirigidos a cazadores y tramperos ha sido empleado como una herramienta indirecta para detectar cambios poblacionales en animales de gran tamaño. A través de estas encuestas se obtiene una estimación subjetiva de las variaciones en la abundancia a lo largo del tiempo (Krebs, 2014).

Este método resulta útil únicamente para identificar cambios poblacionales marcados, ya que depende de la percepción humana y de la experiencia acumulada de los informantes. No proporciona estimaciones precisas del tamaño poblacional, pero puede complementar otros índices en estudios regionales o históricos.

Cobertura

La cobertura se utiliza principalmente en estudios de plantas y de organismos sésiles o modulares, y se define como el porcentaje de la superficie del suelo ocupada por una especie. Este índice ha sido ampliamente empleado por botánicos y ecólogos que estudian comunidades vegetales y comunidades de invertebrados en zonas intermareales rocosas (Brower y Zar, 1984).

El método consiste en estimar la proporción del área cubierta por el organismo y extrapolar al área total de estudio para obtener un índice de densidad relativa. La cobertura es particularmente relevante para organismos modulares, en los cuales el número de unidades no siempre refleja adecuadamente su importancia ecológica o su dominancia espacial (Krebs, 1994; 2014).

Conteos en carretera

Los conteos en carretera constituyen un método de densidad relativa basado en la observación directa de organismos a lo largo de trayectos estandarizados. El número de aves observadas al recorrer una distancia previamente definida ha sido utilizado como un índice de abundancia poblacional, y esta misma técnica puede aplicarse a otros organismos altamente visibles.

Como todos los métodos de densidad relativa, los conteos en carretera no permiten estimar el tamaño real de la población, sino que proporcionan un índice comparable entre sitios o periodos de tiempo. Por esta razón, deben considerarse

con escepticismo hasta que hayan sido evaluados de manera rigurosa sus supuestos y posibles sesgos (Anderson, 2003). No obstante, resultan particularmente útiles como complemento de técnicas de censo más directas y para detectar cambios amplios o tendencias generales en la densidad poblacional (Krebs, 2014).

Captura por unidad de esfuerzo (CPUE)

La captura por unidad de esfuerzo constituye uno de los índices de densidad relativa más utilizados, especialmente en poblaciones con movilidad elevada o sujetas a explotación, como ocurre en muchos sistemas pesqueros. Este método emplea la relación entre el número de organismos capturados y una unidad estandarizada de esfuerzo, por ejemplo, el número de peces obtenidos por cada 100 horas de pesca de arrastre (Krebs, 2014).

La CPUE se fundamenta en la reducción progresiva del tamaño poblacional mediante muestreos sucesivos en los que los individuos capturados no regresan a la población. Bajo este esquema, una disminución constante en la tasa de captura permite inferir, de manera indirecta, el tamaño relativo de la población (Ricker, 1975). Para que este método sea confiable, es indispensable que el esfuerzo de muestreo se mantenga constante, que las capturas se realicen en el menor intervalo de tiempo posible y que los organismos se redistribuyan homogéneamente en el área de estudio entre muestreo y muestreo (Cox, 1976; Rabinovich, 1980; Brower y Zar, 1984).

El esfuerzo se define como la cantidad total de trabajo aplicada para obtener una determinada captura y puede expresarse en distintas unidades, tales como barcos por año, horas-hombre o tiempo efectivo de pesca.

En 1939 Leslie-Davis introduce este método por primera vez para obtener la estimación del tamaño de la población usando datos de la captura de las pesquerías de los mares del norte, el cual por muchos años ha sido probado el modelo y constituye una piedra fundamental en cualquier estudio biológico-pesquero (Ricker, 1975).

El método está basado en dos hipótesis:

1) El tamaño de una población (N) en un tiempo dado (t) sujeta a explotación, disminuye proporcionalmente por efecto de la pesca debido a las capturas (C) sucesivas que se realizan en dicho tiempo (t):

$$C = t N$$

El tamaño de la captura depende por lo tanto del tamaño de la población y con que se está pescando (esfuerzo pesquero), es decir, si hay mucha población y se utilizan buenas artes de captura, habrá mucha pesca (Ricker, 1975):

$$Ct = qNt$$

Donde:

C = captura

N = tamaño poblacional

q = coeficiente de capturabilidad

t = tiempo

2) El tamaño poblacional a un tiempo determinado de una población sujeta a explotación (N) en un tiempo dado (t), está determinada por el número de organismos antes de iniciar la pesca (N_0) y de los individuos que se van capturando y acumulando como producto (K) con el tiempo (t) (Ricker, 1975):

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

Donde:

N = Tamaño de la población

K = captura acumulada

N_0 = Tamaño inicial de la población

t = tiempo

Si se sustituye esta ecuación en la obtenida con la hipótesis 1) queda:

$$Ct = q(N_0 - Kt)$$

$$Ct = qN_0 - qKt$$

Donde:

C = captura al tiempo t

N_0 = Tamaño poblacional

q = coeficiente de capturabilidad

K = captura acumulada al tiempo t

t = tiempo

Es una ecuación de forma lineal donde la variable dependiente es C_t ; la ordenada al origen es qN_0 ; la pendiente es q y la variable independiente es K_t con un gráfico de forma lineal (Figura 3.4) (Ricker, 1975; Cox, 1976).

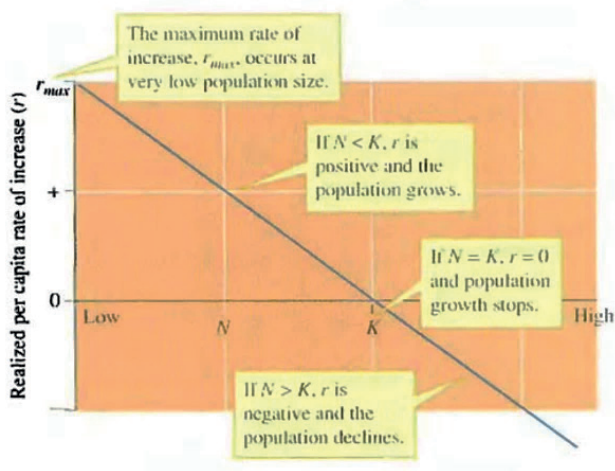


Figura 3.4. Modelo gráfico de Captura por Unidad de Esfuerzo. (C P U E) (Tomado de Molles, 2008).

Al realizar el análisis de regresión lineal por mínimos cuadrados de la captura contra la captura acumulada, se obtienen las constantes del modelo: q como la pendiente y qN_0 como la ordenada al origen, por lo que para obtener el tamaño poblacional al inicio de la temporada de pesca (N_0) se deberá aplicar (Cox, 1976; Brower y Zar, 1984):

$$a = -qN_0$$

$$N_0 = \frac{a}{-q}$$

Donde:

a = ordenada al origen

q = pendiente

Como el resultado de la ecuación es negativo matemática y ecológicamente representa el número total de organismos, cuando se reporta el tamaño poblacional no se mencionará como valores negativos.

Este valor es una estimación aproximada del tamaño real de la población, para lo cual hay que obtener los límites de confianza para asegurar que el verdadero valor del tamaño poblacional caiga dentro de ellos:

Límites de confianza superior e inferior en cualquier nivel de probabilidad de la estimación del tamaño inicial de la población (N_0) son las raíces de la ecuación cuadrática de la forma (Ricker, 1975):

$$ax^2 + bx + c = 0$$

$$N^2(q^2 - t_p^2 S_{yx}^2 C_{22}) - 2(q^2 No - t_p^2 S_{yx}^2 C_{12})N + (q^2 No^2 - t_p^2 S_{yx}^2 C_{11}) = 0$$

En esta ecuación, la incógnita está representada por N (tamaño poblacional); el término

$$ax^2 (N^2) \text{ es igual a } a = q^2 - t_p^2 S_{yx}^2 C_{22}$$

$$bx (N) \text{ es igual a } a = -2(q^2 No - t_p^2 S_{yx}^2 C_{12})$$

$$c = (q^2 No^2 - t_p^2 S_{yx}^2 C_{11})$$

Para su resolución se obtienen primeramente los siguientes valores de la regresión lineal:

valor del pendiente (q) respetando su signo correspondiente

sumatorias de las variables: Σx , Σx^2 , Σy , Σy^2 , Σxy con todos los decimales posibles

valor de " t_p " de tablas de la distribución de t-student al 95% de confianza y n-2 grados de libertad

el número de capturas (n) (parejas de datos en la regresión)

y los valores de las siguientes constantes obtenidas de las fórmulas propuestas en Ricker (1975):

$$C_{11} = \frac{\sum x^2}{n \left(\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n} \right)}$$

$$C_{12} = \frac{\sum x}{n \left(\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n} \right)}$$

$$C_{22} = \frac{1}{\left(\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n} \right)}$$

$$S_{yx}^2 = \frac{\left[\sum y^2 - \frac{(\sum y)^2}{n} \right] - \left[q \left(\sum xy - \frac{\sum x \sum y}{n} \right) \right]}{n - 2}$$

Una vez obtenidos los valores, se sustituyen con la ecuación general para resolver las ecuaciones cuadráticas:

$$\frac{-b \pm \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}$$

Como resultado se obtienen dos valores de la incógnita (N) que representan el límite inferior y superior con la característica de que no todos son simétricos (Ricker, 1975). Estos dos valores se tienen que comprobar al sustituirlos en la ecuación cuadrática y tendrán que resultar ambos exactamente igual a cero (Rabinovich, 1980).

CONSIDERACIONES FINALES SOBRE LA DENSIDAD RELATIVA

En conjunto, las técnicas para medir la densidad relativa permiten obtener información poblacional detallada y precisa únicamente para un número limitado de organismos. En muchos casos, es necesario conformarse con estimaciones de orden de magnitud. Como consecuencia, se ha desarrollado una cantidad desproporcionada de estudios centrados en los grupos más fáciles de censar, particularmente mariposas, aves, mamíferos y especies de importancia económica. Este sesgo metodológico influye de manera directa en los análisis posteriores sobre los mecanismos que determinan la densidad poblacional (Krebs, 2014).

Movimientos de los individuos

El movimiento de los individuos en el espacio es un proceso fundamental en la ecología de poblaciones, ya que influye directamente en el tamaño poblacional, la estructura espacial, el flujo génico y la persistencia de las poblaciones a distintas escalas. Estos desplazamientos no ocurren de manera aleatoria, sino que responden a la heterogeneidad ambiental, a la disponibilidad de recursos, a la presión intraespecífica y a la historia evolutiva de las especies.

Desde una perspectiva demográfica, los movimientos de los individuos se manifiestan principalmente como **inmigración, emigración y migración**, cada uno con implicaciones ecológicas diferenciadas. La inmigración y la emigración forman parte de los procesos de dispersión y representan entradas y salidas unidireccionales de individuos entre poblaciones o subpoblaciones, afectando directamente la densidad local y la conectividad poblacional. Aunque con frecuencia se asume que estos flujos se compensan, su magnitud y dirección pueden modificar de manera sustancial la dinámica poblacional (Krebs, 1994; 2014).

Por su parte, la migración constituye un tipo particular de movimiento, caracterizado por desplazamientos cíclicos y recurrentes entre áreas bien definidas, generalmente asociados a cambios estacionales en las condiciones ambientales. A diferencia de la inmigración y la emigración, la migración no implica necesariamente una ganancia o pérdida neta de individuos, sino una redistribución espacial temporal de la población (Emmel, 1975; Smith y Smith, 2007).

En conjunto, estos procesos reflejan la capacidad de las poblaciones para responder a la variabilidad espacial y temporal del ambiente, y representan un eje conceptual clave para comprender fenómenos como la colonización, la extinción local, la dinámica fuente–sumidero y la viabilidad poblacional en paisajes naturales y antropizados (Figura 3.5) (Krebs, 2014).

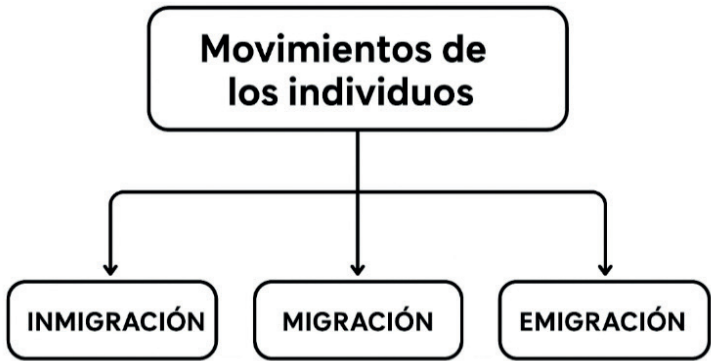


Figura 3.5. Esquema conceptual de los principales tipos de movimiento de los individuos en ecología de poblaciones. Se ilustran las relaciones entre dispersión (inmigración y emigración) y migración, destacando sus diferencias en direccionalidad, temporalidad y efectos demográficos (Emmel, 1975; Smith y Smith, 2007; Krebs, 2014).

INMIGRACIÓN

Definición

La **inmigración** se define como el movimiento unidireccional de individuos que **ingresan a una población** desde otra población o área distinta, ya sea hacia una región previamente ocupada o hacia un área recientemente colonizada. Este proceso implica un **incremento en el número de individuos de la población receptora** y constituye uno de los componentes fundamentales de la dinámica poblacional (Emmel, 1975).

Desde una perspectiva operativa, la inmigración es considerada un fenómeno demográfico que influye directamente en el tamaño, la densidad y la estructura de las poblaciones, aunque en muchos estudios poblacionales se ha asumido, de manera simplificada, que sus efectos son equivalentes a los de la emigración o bien que ambos procesos no son significativos para el sistema bajo estudio (Krebs, 1994). Sin embargo, esta suposición ha sido ampliamente cuestionada en la ecología moderna.

En un marco espacial más amplio, la inmigración puede entenderse como el **desplazamiento de individuos entre subpoblaciones** dentro de una distribución geográfica mayor, proceso clave para el mantenimiento del flujo génico y para la dinámica de metapoblaciones (Smith y Smith, 2007).

Características ecológicas de la inmigración

La inmigración presenta una serie de características ecológicas relevantes que la distinguen de otros tipos de movimiento poblacional:

1. Direccionalidad definida

A diferencia de la migración, la inmigración implica un desplazamiento **en una sola dirección**, sin retorno inmediato al sitio de origen. El individuo se integra funcionalmente a la población receptora (Emmel, 1975).

2. Respuesta a factores ecológicos y demográficos

La inmigración puede ser consecuencia de múltiples factores, entre ellos:

- Competencia intraespecífica elevada.
- Sobreproducción en el sitio de origen.
- Deterioro ambiental (sequía, escasez de alimento, pérdida de hábitat).
- Procesos de colonización de nuevos hábitats.
- Aislamiento y dinámicas de especiación.

Este comportamiento **no es genético en sí mismo**, sino una respuesta ecológica a condiciones ambientales y poblacionales específicas (Emmel, 1975).

3. Importancia en el flujo génico

La inmigración es un mecanismo central para el **intercambio genético entre poblaciones**, ya que introduce nuevos genotipos y reduce los riesgos de endogamia, especialmente en poblaciones pequeñas o aisladas (Smith y Smith, 2007; Krebs, 2014).

4. Dependencia de la conectividad del paisaje

La magnitud y frecuencia de la inmigración están fuertemente condicionadas por la **estructura espacial del hábitat**, la disponibilidad de áreas libres adecuadas y la densidad de las poblaciones circundantes (Smith y Smith, 2007).

5. Dificultad de medición directa

La inmigración rara vez se cuantifica de manera explícita en estudios poblacionales, ya que requiere el seguimiento de individuos provenientes de áreas externas al sitio de estudio, lo que introduce limitaciones metodológicas importantes (Krebs, 2014).

Ejemplos ecológicos de inmigración

La inmigración se manifiesta en una amplia variedad de organismos y contextos ecológicos:

- **Plantas**

La llegada de semillas dispersadas por viento, agua o animales hacia un nuevo parche de hábitat constituye un proceso de inmigración. Por ejemplo, semillas transportadas por aves frugívoras que son depositadas en sitios distantes al parental permiten el establecimiento de nuevos individuos y el aumento de la población local (Smith y Smith, 2007).

- **Invertebrados acuáticos y marinos**

Las larvas transportadas por corrientes fluviales o marinas que se incorporan a poblaciones bentónicas locales representan un claro caso de inmigración pasiva, dependiente de procesos hidrodinámicos (Smith y Smith, 2007).

- **Vertebrados terrestres**

En poblaciones de aves o pequeños mamíferos, individuos juveniles o subadultos pueden incorporarse a poblaciones vecinas en busca de territorios disponibles o mejores condiciones de supervivencia, contribuyendo al mantenimiento demográfico de poblaciones locales (Smith y Smith, 2007).

- **Poblaciones dependientes de inmigración neta**

Existen poblaciones que no son autosuficientes y solo se mantienen gracias a una **inmigración constante**. Un ejemplo documentado son las poblaciones de aves canoras en fragmentos pequeños de bosque del este de Estados Unidos, donde la alta depredación de nidos impide la autosustentabilidad poblacional y la permanencia depende del arribo continuo de individuos desde áreas fuente (Tittler et al., 2006).

Problemáticas asociadas al estudio de la inmigración

A pesar de su importancia ecológica, la inmigración presenta múltiples desafíos conceptuales y metodológicos:

1. Subestimación en estudios poblacionales

Tradicionalmente, la inmigración ha sido ignorada o asumida como equivalente a la emigración, lo que conduce a interpretaciones incompletas o erróneas de la dinámica poblacional (Krebs, 1994; 2014).

2. Limitaciones metodológicas

La medición directa de la inmigración requiere técnicas de marcaje, recaptura o seguimiento individual, las cuales pueden ser costosas, técnicamente complejas y limitadas por la escala espacial de los movimientos (Krebs, 2014).

3. Problemas de escala espacial

Uno de los principales retos es que los individuos suelen desplazarse **más allá de los límites del área de estudio**, lo que dificulta detectar eventos de inmigración a larga distancia y conduce a una subestimación del proceso (Krebs, 2014).

4. Fragmentación del hábitat

En paisajes fragmentados, la inmigración puede verse severamente restringida por la pérdida de conectividad, convirtiéndose en uno de los problemas centrales de la biología de la conservación. Facilitar la inmigración entre poblaciones aisladas en parques y reservas es un desafío aún no resuelto (Krebs, 2014).

5. Implicaciones para la conservación

La ausencia de inmigración puede llevar a la extinción local de poblaciones pequeñas, mientras que su presencia puede enmascarar problemas demográficos internos, generando poblaciones aparentemente estables pero dependientes de aportes externos (Krebs, 2014).

EMIGRACIÓN

Definición

La **emigración** se define como el movimiento unidireccional de individuos que **salen de una población** para incorporarse a otra o desplazarse hacia un área distinta, **sin retorno inmediato al sitio de origen**. Este proceso implica una **disminución en el número de individuos de la población emisora** y constituye uno de los componentes fundamentales de la dinámica poblacional (Emmel, 1975).

Desde el punto de vista demográfico, la emigración representa una pérdida neta de individuos que puede afectar la densidad, la estructura por edades y la viabilidad de una población. En muchos estudios poblacionales, este proceso ha sido simplificado o considerado equivalente a la inmigración, o bien asumido como poco relevante, lo que ha llevado a interpretaciones incompletas de los cambios poblacionales observados (Krebs, 1994).

En un contexto espacial más amplio, la emigración corresponde al **desplazamiento de individuos fuera de una subpoblación**, proceso clave en sistemas de metapoblaciones y en el mantenimiento de la conectividad entre poblaciones locales (Smith y Smith, 2007).

Características ecológicas de la emigración

La emigración presenta una serie de rasgos ecológicos distintivos que determinan su papel en la dinámica poblacional:

1. Direccionalidad y pérdida demográfica

La emigración implica un movimiento en **una sola dirección**, desde la población de origen hacia otra área, lo que se traduce en una reducción directa del tamaño poblacional local (Emmel, 1975).

2. Respuesta a condiciones ambientales y sociales

La salida de individuos puede estar motivada por:

- Alta densidad poblacional y competencia intraespecífica.
- Degradación del hábitat.
- Escasez de alimento o recursos clave.
- Cambios climáticos o estacionales.
- Presión social o territorial.

Al igual que la inmigración, la emigración **no constituye un comportamiento genéticamente programado**, sino una respuesta ecológica a condiciones locales desfavorables (Emmel, 1975).

3. Selectividad por edad, sexo o condición

La emigración no ocurre de manera aleatoria. En muchas especies, los individuos que emigran pertenecen a clases específicas, como juveniles, subadultos o individuos subordinados. Por ejemplo, en diversas aves los principales emigrantes suelen ser individuos jóvenes, mientras que en algunos roedores los machos subadultos y las hembras representan una proporción importante de los dispersores (Smith y Smith, 2007).

4. Relación con la estructura del paisaje

La probabilidad de emigración y la distancia recorrida dependen de la **densidad de las poblaciones circundantes**, la disponibilidad de hábitats adecuados y la conectividad del paisaje. Los individuos emigrantes suelen buscar áreas libres o menos saturadas para establecerse (Smith y Smith, 2007).

5. Importancia en la dinámica regional

La emigración permite que algunas poblaciones funcionen como **fuentes de individuos**, exportando organismos hacia otras poblaciones que dependen de estos aportes para mantenerse, fenómeno central en la dinámica fuente–sumidero (Krebs, 2014).

Ejemplos ecológicos de emigración

La emigración se manifiesta en múltiples grupos taxonómicos y contextos ecológicos:

- **Plantas**

Desde la perspectiva de la población parental, la salida de semillas dispersadas por viento, agua o animales constituye un evento de emigración. La mayoría de las semillas caen cerca de la planta madre, pero una fracción puede emigrar a mayores distancias, dependiendo del agente de dispersión, como ocurre en especies anemócoras o zoócoras (Smith y Smith, 2007).

- **Invertebrados acuáticos y marinos**

En ríos y arroyos, las formas larvales de numerosos invertebrados que son transportadas corriente abajo representan una emigración desde las poblaciones ubicadas aguas arriba. En ambientes marinos, muchas especies presentan emigración larval asociada a corrientes y mareas (Smith y Smith, 2007).

- **Vertebrados terrestres**

En aves y pequeños mamíferos, la emigración suele involucrar individuos jóvenes que abandonan el sitio natal en busca de territorios disponibles. Este proceso reduce la competencia local y contribuye a la colonización de nuevos hábitats (Smith y Smith, 2007).

- **Poblaciones exportadoras de individuos**

Algunas poblaciones mantienen una **emigración neta**, actuando como exportadoras de individuos hacia poblaciones vecinas. Estas poblaciones fuente pueden sostener a poblaciones sumidero que, por sí solas, no serían viables demográficamente (Krebs, 2014).

Problemáticas asociadas al estudio de la emigración

A pesar de su relevancia ecológica, la emigración enfrenta múltiples dificultades conceptuales y metodológicas:

1. Subestimación del proceso

La emigración rara vez se mide de forma explícita en estudios poblacionales. Con frecuencia se asume que sus efectos son equivalentes a los de la inmigración o que ambos procesos se compensan, una suposición altamente cuestionable (Krebs, 1994; 2014).

2. Dificultad para el seguimiento de individuos

Una vez que los individuos emigran fuera del área de estudio, resulta complejo determinar su destino, supervivencia o integración a otras poblaciones, lo que limita la cuantificación precisa del proceso (Krebs, 2014).

3. Problemas de escala espacial

Los individuos pueden desplazarse distancias mayores que el tamaño de las áreas de muestreo, lo que genera pérdida de información sobre emigración a larga distancia y subestimaciones sistemáticas del fenómeno (Krebs, 2014).

4. Limitaciones técnicas

Aunque el uso de técnicas como el marcaje individual y la radiotelemetría ha revolucionado el estudio de los movimientos animales, su aplicación sigue estando restringida por costos, logística y el tamaño de los organismos estudiados (Millspaugh y Marzluff, 2001).

5. Implicaciones para la conservación

En paisajes fragmentados, la emigración puede conducir a la pérdida irreversible de individuos si no existen hábitats receptores adecuados o corredores funcionales. Facilitar procesos seguros de emigración, y su complemento, la inmigración, entre áreas protegidas constituye uno de los principales retos actuales de la biología de la conservación (Krebs, 2014).

MIGRACIÓN

Definición

La **migración** se define como un **desplazamiento periódico, cíclico y reversible** de individuos o de la mayor parte de una población entre dos o más áreas geográficas, que implica un **viaje de ida y vuelta** a lo largo del tiempo. A diferencia de la inmigración y la emigración, la migración no representa una pérdida o ganancia neta de individuos a escala poblacional, sino un movimiento recurrente asociado a fases específicas del ciclo de vida (Emmel, 1975).

Desde una perspectiva ecológica y poblacional, la migración constituye un fenómeno distinto de la dispersión unidireccional, ya que los individuos **regresan sistemáticamente al área de origen** o a sitios previamente utilizados. Este comportamiento suele estar motivado por reproducción, condiciones ambientales o patrones etológicos con una base genética, por lo que debe ser considerado explícitamente como un parámetro propio en el estudio de poblaciones migratorias (Emmel, 1975).

Características ecológicas de la migración

La migración presenta una serie de rasgos ecológicos que la diferencian claramente de la inmigración y la emigración:

1. Ciclicidad y previsibilidad temporal

La migración ocurre de manera regular, diaria, estacional o anual, y está asociada a cambios previsibles en el ambiente, como variaciones en la temperatura, la disponibilidad de alimento o el fotoperíodo (Emmel, 1975; Smith y Smith, 2007).

2. Movimiento bidireccional

A diferencia del desplazamiento en una sola dirección característico de la inmigración y la emigración, la migración implica un **trayecto de ida y regreso**, lo que permite a los individuos utilizar distintos hábitats a lo largo del tiempo sin abandonar definitivamente su población de origen (Smith y Smith, 2007).

3. Participación de una fracción significativa de la población

En muchos casos, la migración involucra a **la mayor parte de la población**, aunque la proporción puede variar según la especie, la edad o el estado fisiológico de los individuos (Emmel, 1975).

4. Base etológica y genética

La migración suele estar regulada por mecanismos fisiológicos y conductuales heredados, lo que la distingue de la dispersión asociada a condiciones locales adversas. Este carácter genético le confiere estabilidad evolutiva y coherencia poblacional (Emmel, 1975).

5. Uso de múltiples hábitats

Las poblaciones migratorias dependen de una **red de sitios interconectados** que incluyen áreas de reproducción, alimentación, descanso y rutas de desplazamiento. En consecuencia, toda esta extensión espacial forma parte de la zona de distribución funcional de la población (Emmel, 1975).

Ejemplos ecológicos de migración

La migración se presenta en una amplia diversidad de organismos y escalas espaciales:

- **Migraciones diarias**

El zooplankton marino realiza migraciones verticales diarias, desplazándose hacia aguas profundas durante el día y ascendiendo a la superficie por la noche, en respuesta a la intensidad lumínica. De forma similar, los murciélagos abandonan sus refugios diurnos para alimentarse durante la noche y regresan al amanecer (Smith y Smith, 2007).

- **Migraciones estacionales de corta distancia**

Algunas especies realizan desplazamientos estacionales relativamente cortos, como las lombrices de tierra, que migran verticalmente en el suelo para evitar temperaturas extremas, o los ciervos (*Cervus canadensis*), que se desplazan entre zonas montañosas y tierras bajas según la estación (Smith y Smith, 2007).

- **Migraciones estacionales de larga distancia**

Los renos (*Rangifer tarandus*) migran entre bosques boreales y tundra ártica, mientras que grandes cetáceos como la ballena gris (*Eschrichtius robustus*) y la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) recorren miles de kilómetros entre zonas de alimentación y reproducción (Smith y Smith, 2007).

- **Migraciones reproductivas**

Un caso particular es el de los salmones del Pacífico (*Oncorhynchus* spp), que realizan una migración con un solo viaje de retorno: nacen en agua dulce, migran al océano para crecer y madurar, regresan a los ríos de origen para reproducirse y mueren tras el desove (Smith y Smith, 2007).

- **Migraciones de aves**

Las migraciones estacionales de aves acuáticas, aves playeras y migratorias neotropicales entre áreas de anidación y de invernación constituyen uno de los ejemplos más generalizados y estudiados de migración a gran escala (Smith y Smith, 2007).

Problemáticas asociadas al estudio de la migración

A pesar de su visibilidad ecológica, la migración plantea múltiples desafíos para su estudio y conservación:

1. Complejidad espacial y logística

El estudio de poblaciones migratorias requiere aplicar técnicas poblacionales en **todos los sitios utilizados por los organismos**, incluyendo áreas de residencia temporal y rutas migratorias, lo que incrementa significativamente la complejidad del muestreo (Emmel, 1975).

2. Escala de los movimientos

Muchos organismos migratorios recorren distancias que exceden con creces el tamaño de las áreas de estudio, lo que dificulta el seguimiento continuo de individuos y la obtención de datos completos sobre supervivencia y uso del hábitat (Smith y Smith, 2007).

3. Dependencia de múltiples hábitats

La alteración o pérdida de cualquiera de los sitios clave utilizados durante la migración puede comprometer la viabilidad de toda la población, incluso si las áreas de reproducción o alimentación permanecen intactas (Smith y Smith, 2007).

4. Diferenciación conceptual insuficiente

En algunos estudios poblacionales, la migración se confunde con inmigración y emigración, lo que puede llevar a errores en la interpretación de cambios en la densidad o el tamaño poblacional si no se reconoce explícitamente su carácter cíclico (Emmel, 1975).

5. Implicaciones para la conservación

La protección de poblaciones migratorias exige un enfoque regional o incluso continental, ya que la conservación local resulta insuficiente si no se consideran las rutas migratorias completas y los sitios intermedios utilizados por los organismos (Smith y Smith, 2007).

Integración conceptual de inmigración, emigración y migración en la dinámica poblacional

El movimiento de los individuos en el espacio constituye uno de los procesos centrales que determinan la estructura, el tamaño y la persistencia de las poblaciones. **Inmigración, emigración y migración** representan formas distintas de desplazamiento, con implicaciones ecológicas y demográficas diferenciadas, pero estrechamente interrelacionadas.

La **inmigración** y la **emigración** son componentes de la **dispersión**, entendida como el movimiento unidireccional de individuos entre poblaciones o subpoblaciones. En conjunto, estos procesos regulan los intercambios demográficos y genéticos entre poblaciones locales, influyen en la conectividad del paisaje y determinan si

una población actúa como fuente o como sumidero. A pesar de su importancia, ambos procesos han sido históricamente subestimados en estudios poblacionales, donde con frecuencia se asume que se compensan mutuamente o que su efecto es marginal (Krebs, 1994; 2014).

En contraste, la **migración** constituye un fenómeno cualitativamente distinto. Se trata de un desplazamiento **cíclico y reversible**, generalmente sincronizado con cambios ambientales estacionales o diarios, y con una fuerte base etológica y genética. La migración no implica una ganancia o pérdida neta de individuos a escala poblacional, pero sí una redistribución espacial temporal que modifica la densidad local y la interacción con el ambiente en diferentes momentos del ciclo anual (Emmel, 1975; Smith y Smith, 2007) (Tabla 3. 2).

Desde una perspectiva integradora, estos tres procesos pueden entenderse como mecanismos complementarios mediante los cuales las poblaciones responden a la heterogeneidad espacial y temporal del ambiente. La inmigración y la emigración permiten la colonización, el rescate demográfico y el mantenimiento del flujo génico, mientras que la migración optimiza el uso de recursos distribuidos de manera desigual en el espacio y el tiempo. En paisajes fragmentados, la alteración de cualquiera de estos procesos puede tener consecuencias severas para la viabilidad poblacional, lo que los convierte en ejes conceptuales fundamentales tanto en ecología teórica como en biología de la conservación (Krebs, 2014).

Tabla 3. 2 Cuadro comparativo: inmigración, emigración y migración.

Característica	Inmigración	Emigración	Migración
Tipo de movimiento	Unidireccional hacia una población	Unidireccional fuera de una población	Bidireccional (ida y vuelta)
Efecto demográfico local	Incrementa el tamaño poblacional	Disminuye el tamaño poblacional	No genera cambio neto a largo plazo
Temporalidad	Irregular o dependiente de condiciones locales	Irregular o dependiente de condiciones locales	Regular, cíclica (diaria, estacional, anual)
Base genética / etológica	No genética; respuesta ecológica	No genética; respuesta ecológica	Generalmente genética y etológica
Escala espacial	Local a regional	Local a regional	Regional a continental
Proporción de la población involucrada	Variable; a menudo fracción pequeña	Variable; a menudo fracción pequeña	Frecuentemente gran parte de la población
Relación con la dispersión	Componente de la dispersión	Componente de la dispersión	No es dispersión
Implicación en flujo génico	Introduce nuevos genotipos	Exporta genotipos	Mantiene cohesión poblacional

Ejemplos típicos	Colonización de nuevos parches; rescate demográfico	Salida de juveniles o subordinados	Migraciones de aves, peces, mamíferos
Principales retos de estudio	Detección del origen de los individuos	Seguimiento tras la salida del área	Seguimiento a gran escala espacial
Relevancia en conservación	Mantiene poblaciones sumidero	Puede debilitar poblaciones pequeñas	Requiere protección de rutas y sitios múltiples

Distribución vs. Disposición espacial en ecología de poblaciones

En ecología, el término **distribución** se utiliza con dos acepciones que, aunque relacionadas, operan en **escalas espaciales distintas** y responden a **procesos ecológicos diferentes**, lo que ha generado confusión conceptual y didáctica.

Distribución geográfica de una especie

La **distribución geográfica** hace referencia al **área espacial en la que una especie está presente**, es decir, el conjunto de regiones, ecosistemas o unidades biogeográficas donde ocurre naturalmente una población o un conjunto de poblaciones.

Este tipo de distribución responde principalmente a procesos **históricos, evolutivos y macroecológicos**, tales como:

- límites fisiológicos de tolerancia ambiental,
- historia evolutiva y biogeográfica,
- barreras geográficas,
- dispersión a largo plazo,
- interacciones interespecíficas a gran escala.
- Ejemplos típicos incluyen:
- distribución cosmopolita,
- distribución endémica,
- distribución continua o discontinua,
- distribución latitudinal o altitudinal.

En este sentido, la distribución geográfica responde a la pregunta: **¿Dónde se encuentra la especie?**

Disposición espacial (o patrón de distribución espacial) de los individuos

En contraste, la **disposición espacial** (frecuentemente denominada en la literatura anglosajona como *spatial dispersion* o *spatial pattern*) describe **cómo se organizan los individuos dentro del área que ocupa la población**.

Aquí el foco no es el área total ocupada, sino la **relación espacial entre individuos**, y se analiza generalmente a escalas locales o poblacionales. La disposición emerge como resultado de procesos ecológicos de **escala fina**, tales como:

- comportamiento social,
- reproducción,
- competencia intraespecífica,
- heterogeneidad ambiental,
- disponibilidad de recursos,
- mecanismos de dispersión.

En este caso, la pregunta central es: **¿Cómo están distribuidos los individuos dentro del área que ocupa la población?**

Importancia de la distinción conceptual

Desde un punto de vista didáctico y teórico, es fundamental **separar ambos niveles de análisis**, ya que:

- **distribución geográfica** se relaciona con biogeografía, nicho ecológico y límites de tolerancia;
- **disposición espacial** se vincula directamente con dinámica poblacional, competencia, reproducción y supervivencia.

Confundir ambos conceptos puede llevar a interpretaciones erróneas, por ejemplo, al atribuir patrones agregados a procesos biogeográficos, o al explicar límites de distribución mediante interacciones locales.

En ecología de poblaciones, ambos términos han sido utilizados indistintamente, sin embargo, en este CAPÍTULO se adoptará una distinción conceptual basada en la escala espacial y en los procesos ecológicos involucrados.

DISTRIBUCIÓN

Definición y alcance del concepto

En ecología de poblaciones, la **distribución** se refiere al **área geográfica en la que una especie o población está presente**, definida a partir de la presencia y ausencia de individuos en el espacio. En términos operativos, la distribución describe el **rango geográfico** o el **límite espacial** que encierra a todos los individuos de una población o al conjunto de poblaciones de una especie (Smith y Smith, 2007). Ninguna especie se encuentra en todas partes; incluso los organismos con amplia tolerancia ambiental presentan límites espaciales bien definidos, determinados por factores históricos, ambientales y biológicos (Krebs, 2014).

El análisis de la distribución es fundamental porque establece el **marco espacial** dentro del cual ocurren los procesos poblacionales, natalidad, mortalidad, migración y dispersión y constituye el punto de partida para comprender patrones de abundancia, rareza y vulnerabilidad de las especies.

La distribución y el problema de la escala espacial

Con frecuencia se asume que el área de distribución geográfica de una especie se puede cartografiar de manera sencilla. Sin embargo, esta suposición se desvanece cuando se intenta describir la distribución con mayor detalle espacial. La distribución puede medirse y representarse en **múltiples escalas espaciales**, desde una escala global hasta escalas locales muy finas (Krebs, 2014).

En un extremo, la distribución geográfica se define por la **extensión mundial** de la presencia de una especie, representada como una línea en un mapa que delimita los puntos más alejados donde ha sido registrada. Esta escala es la utilizada comúnmente en guías de campo y obras de historia natural. En el otro extremo, es posible delimitar un área mucho menor dentro de esa distribución amplia y cartografiar la ubicación de cada individuo. Si un hábitat particular no está ocupado por la especie, dicha región no forma parte de su distribución geográfica, aun cuando se encuentre dentro de los límites generales del mapa (Figura 3.6.) (Krebs, 2014).

Idealmente, los ecólogos desearían conocer el **área real ocupada** por cada especie; sin embargo, esto rara vez es posible, ya que para la mayoría de los organismos no se dispone de información suficientemente detallada sobre su presencia en el espacio (Gaston, 1991). Lo relevante es reconocer que la distribución no es una propiedad fija, sino una **medida dependiente de la escala espacial** a la que se analice (Krebs, 2014).



Figura 3.6. Jerarquía de escalas para analizar la distribución geográfica del musgo *Tetraphis*. La respuesta a la pregunta “¿Qué limita la distribución geográfica?” puede tener diferentes respuestas al analizarse a escala continental y a escala local del tocón de árbol individual. (Según Forman, 1964 Tomado de Krebs, 2014).

VARIACIÓN EN EL TAMAÑO DEL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Una vez definida la escala de análisis, es posible examinar la **variación en el tamaño del área de distribución geográfica** entre las especies de un grupo taxonómico. Un patrón general, observado en numerosos grupos de organismos, indica que **la mayoría de las especies poseen áreas de distribución pequeñas**, mientras que sólo unas pocas presentan distribuciones geográficas muy amplias (Krebs, 2014).

Este patrón tiene implicaciones profundas para la ecología y la conservación, ya que las especies con áreas de distribución reducidas suelen ser más vulnerables a perturbaciones ambientales, pérdida de hábitat y extinción.

Gradientes latitudinales y altitudinales: la Regla de Rapaport

Uno de los patrones más estudiados en relación con el tamaño del área de distribución es la **Regla de Rapaport**, propuesta originalmente para mamíferos por el ecólogo argentino Eduardo Rapaport. Esta regla establece que el tamaño del área de distribución geográfica **disminuye desde las latitudes polares hacia las ecuatoriales**, de modo que las especies tropicales tienden a ocupar áreas más pequeñas que las especies de latitudes altas (Stevens, 1989; Krebs, 2014).

En Norteamérica, por ejemplo, las áreas de distribución de los mamíferos canadienses son, en promedio, aproximadamente 25 veces más extensas que las de los mamíferos mexicanos (Pagel et al., 1991; Arita et al., 2005). La Regla de Rapaport ha recibido apoyo empírico en árboles, peces, reptiles, algunas aves y numerosos mamíferos en distintos continentes (Gaston et al., 1998). No obstante, también existen excepciones importantes, y no todos los grupos taxonómicos siguen este patrón.

Extensiones de la Regla de Rapaport se han propuesto para gradientes altitudinales, bajo el supuesto de que los argumentos ecológicos que explican el patrón latitudinal podrían aplicarse de manera análoga a la altitud. Sin embargo, estudios en la cordillera del Himalaya han mostrado que, en árboles, el tamaño del área de distribución puede ser máximo a elevaciones intermedias, en contradicción con la regla original (Bhattarai y Vetaas, 2006; Krebs, 2014).

Estos resultados ponen de manifiesto que la Regla de Rapaport no es universal y que su validez depende del grupo de organismos, la región geográfica y los factores ambientales dominantes.

Mecanismos ecológicos propuestos para explicar la Regla de Rapaport

Se han propuesto al menos tres explicaciones ecológicas principales para la Regla de Rapaport. La primera se basa en la **variabilidad climática**, la cual es mayor en latitudes altas. Bajo esta hipótesis, sólo los organismos con amplios rangos de tolerancia climática pueden persistir en estas regiones, y dicha tolerancia les permitiría ocupar áreas de distribución más extensas. Esta explicación genera predicciones claras tanto para organismos terrestres como marinos, algunas de las cuales han recibido apoyo empírico, como en el caso de peces marinos de aguas someras (Krebs, 2014).

Una segunda explicación atribuye el patrón a la **historia glacial**, particularmente en el hemisferio norte. Tras el retroceso de los glaciares, sólo las especies con alta capacidad de dispersión pudieron recolonizar las regiones septentrionales, dando lugar a amplias áreas de distribución. Aunque este mecanismo puede explicar ciertos patrones regionales, no resulta suficiente para explicar la Regla de Rapoport en el hemisferio sur, donde la glaciación fue menos extensa (Brown, 1995; Krebs, 2014).

La tercera explicación propone que la regla surge de una **menor competencia interespecífica** en comunidades polares, donde el número de especies es reducido. Sin embargo, este mecanismo carece actualmente de respaldo empírico sólido, debido a la dificultad de medir la competencia a escalas geográficas amplias (Krebs, 2014).

En conjunto, estos enfoques resaltan la necesidad de considerar múltiples factores como climáticos, históricos y bióticos para comprender los patrones de distribución observados.

Distribución geográfica y abundancia

Una cuestión central en ecología de poblaciones es si existe una relación entre el **tamaño del área de distribución geográfica** y la **abundancia** de una especie. Los datos disponibles para una amplia variedad de organismos indican una correlación positiva general: las especies más ampliamente distribuidas tienden a ser más abundantes (Brown, 1984; Gaston, 1990; Krebs, 2014). Este patrón ha sido denominado la **Regla de Hanski**, en reconocimiento a las contribuciones de Ilkka Hanski al estudio de esta relación (Hanski, 1982; Krebs, 2014).

Diversos modelos han sido propuestos para explicar esta correlación. El **modelo de muestreo** sugiere que la relación es un artefacto estadístico, ya que las especies raras son más difíciles de detectar. No obstante, este modelo no explica adecuadamente los patrones observados en grupos bien muestreados, como aves, mamíferos y mariposas (Krebs, 2014).

El **modelo de especialización ecológica**, propuesto por Brown, plantea que las especies generalistas, capaces de explotar una amplia gama de recursos, tienden a ser más abundantes y a ocupar áreas de distribución mayores que las especies especialistas. Un corolario de este modelo es que los recursos utilizados por las especies generalistas suelen ser, en sí mismos, abundantes (Krebs, 2014).

El **modelo de población local** considera que las especies están subdivididas en poblaciones locales o parches que interactúan mediante dispersión. Las especies con mayor capacidad de dispersión ocuparían más parches y, en consecuencia, presentan distribuciones más amplias y mayores abundancias promedio (Hanski et al., 1993; Krebs, 2014). Variantes de este enfoque, como los modelos neutrales, también predicen una relación positiva entre distribución y abundancia (Bell, 2001).

No obstante, existen contraejemplos relevantes. Estudios comparativos han mostrado que especies endémicas raras pueden ser localmente más abundantes dentro de su rango restringido que especies ampliamente distribuidas muestreadas en áreas equivalentes (Lesica et al., 2006; Krebs, 2014). Estos resultados subrayan que la relación entre distribución y abundancia no es universal ni simple.

Cambios en la distribución asociados a cambios en la abundancia

La relación entre distribución y abundancia también puede analizarse **dentro de una misma especie** a lo largo del tiempo. En algunos casos, una disminución en la abundancia se acompaña de una contracción del área de distribución; en otros, las especies pueden mantener o incluso expandir su rango geográfico a pesar de declives poblacionales locales. Estudios basados en censos de aves han documentado ambos patrones, lo que sugiere que los cambios en distribución dependen de múltiples factores ecológicos y antrópicos (Webb et al., 2007; Krebs, 2014).

Estos hallazgos son particularmente relevantes para la biología de la conservación, ya que la pérdida de distribución geográfica puede aumentar significativamente el riesgo de extinción.

Distribución, heterogeneidad ambiental y subdivisión poblacional

La distribución de una población está fuertemente influenciada por la **existencia de condiciones ambientales adecuadas** y por la presencia de **barreras geográficas** que limitan la dispersión. El arce rojo (*Acer rubrum*), por ejemplo, presenta una amplia distribución en el este de América del Norte gracias a su alta tolerancia a la temperatura y a diversas condiciones edáficas, aunque su expansión está limitada por condiciones climáticas extremas y barreras geográficas como la línea costera (Smith y Smith, 2007).

Dentro del rango geográfico de una especie, los individuos no ocupan el espacio de manera homogénea. La heterogeneidad ambiental conduce a la subdivisión de las poblaciones en **subpoblaciones locales**, cada una asociada con parches de hábitat adecuado. El conjunto de estas subpoblaciones interconectadas mediante dispersión constituye una **metapoblación** (Smith y Smith, 2007).

DISTRIBUCIÓN, HETEROGENEIDAD AMBIENTAL Y SUBDIVISIÓN POBLACIONAL

Limitantes ambientales

La distribución geográfica de una población está condicionada, en primer lugar, por la **existencia de condiciones ambientales adecuadas** que permitan la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de los individuos. Cada especie presenta rangos de tolerancia definidos para variables como temperatura, humedad, salinidad, pH, disponibilidad de nutrientes y características del sustrato. Solo cuando las condiciones ambientales locales se encuentran dentro de estos rangos es posible la ocupación del espacio y la persistencia poblacional (Smith y Smith, 2007).

Un ejemplo clásico es el arce rojo (*Acer rubrum*), una de las especies arbóreas caducifolias más ampliamente distribuidas del este de América del Norte. Su límite norte coincide con regiones del sureste de Canadá donde las temperaturas mínimas invernales alcanzan aproximadamente -40°C , mientras que su límite sur se localiza en la costa del Golfo y el sur de Florida. Hacia el oeste, su distribución está restringida por condiciones climáticas más secas. Dentro de estos límites, la especie crece en una amplia variedad de suelos, condiciones de humedad, acidez y altitud, lo que refleja una elevada tolerancia ambiental y explica su extensa distribución geográfica (Smith y Smith, 2007).

Barreras geográficas

Además de las condiciones ambientales, la **capacidad de dispersión** y la presencia de **barreras geográficas** influyen de manera determinante en la distribución de una población. Aun cuando existan regiones con condiciones ambientales potencialmente adecuadas, una especie puede estar ausente debido a limitaciones históricas o físicas que impiden su colonización. Océanos, cordilleras montañosas, grandes extensiones de hábitat inadecuado o discontinuidades ambientales pueden restringir la expansión del rango geográfico de una especie (Smith y Smith, 2007).

En el caso del arce rojo, aunque podría establecerse en otras regiones del mundo con condiciones ambientales similares, como Europa o Asia, su distribución natural está limitada por barreras geográficas y por su historia de dispersión. En este sentido, la distribución geográfica refleja no sólo dónde una especie *podría* vivir, sino dónde ha logrado establecerse a lo largo del tiempo.

Subpoblaciones y metapoblaciones

Dentro del rango geográfico de una población, los individuos **no ocupan el espacio de manera uniforme**. La heterogeneidad ambiental genera parches de hábitat adecuado separados por áreas menos favorables o inadecuadas, lo que conduce a la subdivisión de la población en **subpoblaciones locales** (Smith y Smith, 2007).

El musgo *Tetraphis pellucida* ejemplifica claramente este patrón jerárquico. A escala continental, su distribución está limitada por condiciones climáticas generales, principalmente temperatura y humedad. A escalas regionales, la especie se restringe a microclimas específicos, como los márgenes de arroyos donde las coníferas son abundantes. A escala local, los individuos ocupan únicamente sustratos con condiciones adecuadas de pH y humedad, como tocones de coníferas en descomposición. Como resultado, la población se fragmenta en subpoblaciones locales asociadas a parches discretos de hábitat adecuado (Smith y Smith, 2007).

El conjunto de estas subpoblaciones interconectadas mediante dispersión constituye una **metapoblación**, concepto central en ecología de poblaciones. Desde esta perspectiva, procesos como extinción local, recolonización y persistencia regional solo pueden comprenderse adecuadamente cuando se considera la estructura espacial de la población.

Importancia de definir explícitamente los límites espaciales de la población

Dado que los ecólogos suelen estudiar poblaciones locales más que la población completa de una especie a lo largo de toda su distribución geográfica, resulta fundamental **definir explícitamente los límites espaciales** del sistema bajo análisis. Sin una delimitación clara del alcance espacial, las estimaciones de abundancia, densidad, tasas demográficas y conectividad entre subpoblaciones pueden resultar ambiguas o difíciles de interpretar (Smith y Smith, 2007).

Reconocer la estructura espacial jerárquica, desde la distribución geográfica hasta las subpoblaciones locales, permite vincular de manera coherente los patrones espaciales observados con los procesos ecológicos subyacentes.

La **distribución geográfica** constituye el **marco espacial fundamental** dentro del cual operan los procesos ecológicos que regulan a las poblaciones. Determina dónde una especie puede establecerse y persistir, y refleja la interacción entre tolerancia ambiental, historia evolutiva, capacidad de dispersión, barreras geográficas e interacciones bióticas, actuando a múltiples escalas espaciales.

Este marco espacial proporciona el contexto necesario para profundizar en otros atributos clave de las poblaciones. A partir de la distribución, es posible analizar cómo varía la **abundancia** de los organismos en el espacio, cómo se organizan los individuos dentro del área ocupada mediante distintos patrones de **disposición espacial**, y cómo estos elementos se integran en la **dinámica poblacional**, donde las poblaciones aumentan o disminuyen en tamaño en respuesta a factores ambientales y biológicos.

De este modo, el estudio de la distribución no constituye un fin en sí mismo, sino el punto de partida para una comprensión integral de la ecología de poblaciones.

Disposición espacial de los individuos en una población: definición y contexto conceptual

La **distribución de una población** determina su ubicación espacial, es decir, el área geográfica que ocupa y dentro de la cual se encuentran todos los individuos que la integran. Este concepto se fundamenta en la presencia o ausencia de organismos y describe el rango geográfico o el límite espacial que encierra a la población completa de una especie. En términos ecológicos, la distribución responde a la pregunta fundamental **¿dónde está la población?**, estableciendo el marco espacial general sobre el cual operan los procesos ecológicos y evolutivos (Smith y Smith, 2007).

No obstante, el conocimiento de la distribución geográfica resulta insuficiente para comprender la **estructura interna** de una población. Dentro del área de distribución, los individuos no se disponen de manera homogénea, ya que no todas las porciones del espacio ofrecen condiciones ambientales igualmente adecuadas. Como consecuencia, la **abundancia poblacional**, definida como el número total de individuos, depende tanto de la densidad como del área ocupada, y puede variar ampliamente de un sitio a otro dentro del rango de distribución (Smith y Smith, 2007).

En este contexto se introduce el concepto de **disposición espacial**, también denominado **arreglo espacial** o **patrón espacial**, el cual se refiere a la **posición relativa de los individuos entre sí** dentro de una localidad física y en un tiempo determinado. Es decir, describe la forma en que los organismos se organizan internamente dentro de la población. Mientras que la distribución delimita el espacio ocupado por la población, la disposición explica **cómo se acomodan los individuos dentro de ese espacio** (Emmel, 1975; Smith y Smith, 2007).

Precisión terminológica: distribución, disposición y dispersión

El término *distribución* ha sido utilizado de manera indistinta en la literatura ecológica para referirse tanto al rango geográfico de una población como a la organización interna de sus individuos. Bajo esta definición, el uso indiscriminado del término ha generado ambigüedad conceptual en ecología de poblaciones (Pielou, 1969; Odum, 1972). Por esta razón, numerosos autores han propuesto el uso de los términos **disposición** o **arreglo** en español, para referirse específicamente al arreglo espacial interno de los individuos. En contraste, el término **dispersión** no es apropiado en este contexto, ya que en español alude al **movimiento de individuos o de sus unidades de diseminación** (semillas, esporas, larvas) hacia dentro o fuera del área poblacional, y no al patrón espacial resultante (Odum, 1972; Brower y Zar, 1984; Rabinovich, 1978, 1980).

Importancia ecológica de la disposición espacial

El estudio de la disposición espacial (frecuentemente denominado en la literatura anglosajona *spatial dispersion* o *spatial pattern*) es un componente central de la ecología de poblaciones, ya que permite identificar el **grado de asociación positiva o negativa entre los individuos**. Dichos patrones espaciales reflejan procesos ecológicos fundamentales como la competencia, la alelopatía, la depredación, la cooperación y el comportamiento social (Odum, 1972; Rabinovich, 1978, 1980; Carabias et al., 2009).

Asimismo, la disposición espacial influye de manera directa en la densidad observada, el acceso a los recursos, el éxito reproductivo y la dinámica poblacional. Estos patrones pueden describirse a **múltiples escalas espaciales**, desde microhábitats locales hasta arreglos regionales, dependiendo de la escala de análisis considerada (Smith y Smith, 2007).

Desde esta perspectiva, la disposición espacial constituye uno de los **ejes conceptuales centrales** de la ecología de poblaciones, ya que vincula el marco espacial definido por la distribución con los procesos ecológicos y evolutivos que regulan la estructura y funcionamiento de las poblaciones. Aquí, el énfasis no se coloca en el área total ocupada, sino en la **relación espacial entre los individuos**, generalmente analizada a escalas locales o poblacionales.

Marco conceptual integrado: distribución, abundancia y disposición espacial

La **distribución** describe el área geográfica o el límite espacial dentro del cual se encuentran todos los individuos que conforman una población, y se define a partir de la presencia y ausencia de organismos, delimitando el rango geográfico que encierra a la población o a la especie completa (Smith y Smith, 2007).

La **abundancia**, por su parte, expresa el tamaño poblacional entendido como el número total de individuos. Esta es función de dos componentes fundamentales: (1) la densidad de individuos y (2) el área sobre la cual se distribuye la población. Dado que no todo el espacio dentro del rango de distribución ofrece condiciones ambientales adecuadas, los individuos no se distribuyen de manera homogénea, lo que genera variaciones espaciales significativas en la densidad (Smith y Smith, 2007).

Dentro de este marco, la **disposición espacial** se refiere a la distribución interna de los individuos en el seno de una población, en una localidad física y en un tiempo dado. Este atributo influye directamente sobre la densidad observada y sobre la interpretación de los procesos ecológicos que estructuran la población (Pielou, 1969; Odum, 1972; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980; Smith y Smith, 2007; Carabias et al., 2009).

Patrones básicos de disposición espacial

Con base en este enfoque conceptual, se reconocen **tres patrones fundamentales de disposición espacial** de los individuos dentro de una población (Figura 3.7):

- **Disposición al azar**
- **Disposición uniforme o regular**
- **Disposición contagiosa, agregada o amontonada.**

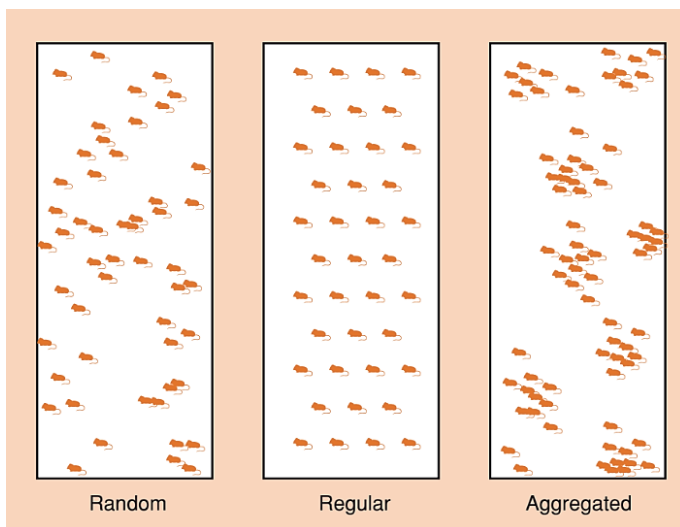


Figura 3.7. Tres patrones espaciales generalizados que pueden exhibir los organismos en sus hábitats (Tomado de Begon et al., 2006).

Estos patrones representan respuestas espaciales a la interacción entre las características del ambiente y las interacciones biológicas entre los individuos, y constituyen la base para el análisis cuantitativo y conceptual de la estructura poblacional (Odum, 1972; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980; Carabias et al., 2009).

DISPOSICIÓN ESPACIAL AL AZAR

Definición

La **disposición espacial al azar** constituye el **arreglo más simple** de organismos en el espacio. En este patrón, **todos los individuos tienen la misma probabilidad de encontrarse en cualquier punto del área**, y la presencia de un individuo en un sitio determinado **no afecta la ubicación de otros individuos** (Odum, 1972). En términos probabilísticos, la posición de cada organismo es **independiente** de la de los demás (Smith y Smith, 2007) (Figura 3.8).

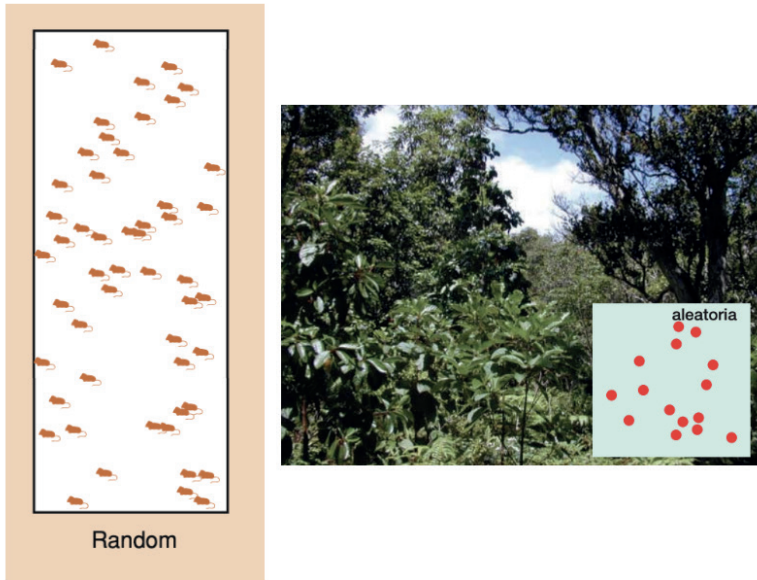


Figura 3.8. Distribución al azar. Ejemplo gráfico de la distribución espacial de los individuos de una población arreglada al azar (Tomado de Begon et al. 2006 y Audesirk et al. 2013).

Este patrón implica, por tanto, la **ausencia de asociaciones espaciales**, tanto positivas como negativas, entre los individuos de la población.

Condiciones ambientales que permiten la disposición al azar

La ocurrencia de una disposición al azar en la naturaleza está **estrechamente condicionada por las características del ambiente**. Para que este patrón se manifieste, deben cumplirse simultáneamente dos requisitos fundamentales:

1. Homogeneidad ambiental:

El espacio habitable debe ser continuo o altamente homogéneo, de tal forma que todos los sitios presentan exactamente las mismas condiciones de habitabilidad. Esto implica la invariabilidad de los factores físicos, químicos y biológicos, así como una distribución uniforme de los recursos en toda el área (Odum, 1972; Rabinovich, 1978, 1980).

2. Ausencia de interacciones biológicas relevantes:

Los individuos deben ser **insensibles a la presencia de otros**, de modo que no existan interacciones positivas (como asociaciones sociales o simbiosis) ni interacciones negativas (como competencia, alelopatía o depredación) que influyan en su ubicación espacial (Odum, 1972; Rabinovich, 1978, 1980).

Cuando estas condiciones se cumplen, la probabilidad de encontrar un individuo en cualquier punto del espacio es la misma para todos, y la distribución espacial resulta verdaderamente aleatoria.

Relación con la heterogeneidad y la escala espacial

Los conceptos de **homogeneidad y heterogeneidad ambiental** están íntimamente ligados a la **escala espacial** considerada. Un ambiente puede percibirse como homogéneo a escala local y como heterogéneo a escalas regionales; asimismo, dentro de un ambiente heterogéneo, cada parche puede ser internamente homogéneo (Rabinovich, 1978, 1980).

Debido a esta dependencia de la escala, la disposición al azar **puede observarse únicamente en determinadas escalas espaciales** y bajo condiciones muy específicas, lo que limita notablemente su frecuencia en sistemas naturales.

Frecuencia y relevancia ecológica del patrón al azar

A pesar de su simplicidad teórica, la disposición espacial al azar es **relativamente rara en la naturaleza**. Esto se debe a que los ambientes naturales suelen presentar algún grado de heterogeneidad y a que las interacciones entre individuos son comunes en la mayoría de las poblaciones (Emmel, 1975).

No obstante, el patrón al azar tiene una **importancia conceptual fundamental**, ya que funciona como un **modelo nulo** frente al cual pueden compararse los patrones uniforme y agregado. El análisis de desviaciones respecto a la aleatoriedad permite inferir la existencia de procesos ecológicos subyacentes, como competencia, atracción social o estructuración ambiental.

Importancia del estudio de la disposición al azar

El estudio de la disposición espacial, incluida la disposición al azar, es esencial para **evaluar el grado de asociación positiva o negativa entre los individuos** de una población y para interpretar correctamente procesos como competencia, alelopatía o depredación (Rabinovich, 1978, 1980).

Desde una perspectiva ecológica y evolutiva, comprender este patrón contribuye a establecer un **referente teórico** para analizar cómo las poblaciones se organizan espacialmente en relación con los recursos disponibles y las condiciones ambientales, así como para interpretar adecuadamente la estructura y dinámica poblacional (Rabinovich, 1980).

DISPOSICIÓN ESPACIAL UNIFORME O REGULAR

Definición

La **disposición espacial uniforme o regular** se caracteriza porque los individuos de la población se encuentran **espaciados de manera más o menos equitativa**, manteniendo entre sí una distancia relativamente constante (Emmel, 1975). En este patrón, los individuos tienden a separarse lo más posible unos de otros, lo que genera una distribución regular en el espacio (Figura 3.9).

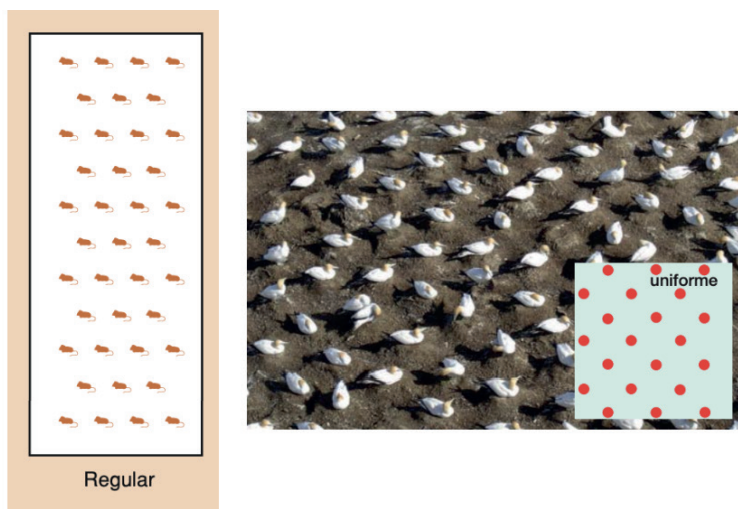


Figura 3.9. Distribución regular o uniforme. Ejemplo gráfico de la distribución espacial de los individuos de una población arreglada regular o uniformemente (Tomado de Begon et al. 2006 y de Audesirk et al. 2013).

Este tipo de arreglo es consecuencia directa de **interacciones negativas entre los individuos**, que generalmente adoptan la forma de **competencia** por recursos limitados, como espacio, alimento, agua o nutrientes. Dichas interacciones funcionan como un mecanismo que mantiene una **distancia mínima** entre los miembros de la población (Odum, 1972; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980).

Condiciones ambientales que permiten la disposición

Para que la disposición uniforme sea claramente observable, el **ambiente debe ser continuo u homogéneo**, de modo que las condiciones físicas, químicas y biológicas no impongan restricciones diferenciales a la ocupación del espacio. En este contexto, las interacciones entre los individuos adquieren mayor relevancia que los procesos de tolerancia al medio (Odum, 1972; Emmel, 1975).

La homogeneidad ambiental implica que todo el hábitat ofrece condiciones apropiadas para la presencia de los organismos, sin la existencia de parches discretos. No obstante, la percepción de homogeneidad o heterogeneidad depende de la **escala espacial considerada**, ya que un ambiente puede ser homogéneo a escala local y heterogéneo a escala regional (Rabinovich, 1978, 1980).

Mecanismos ecológicos que generan la disposición uniforme

La disposición uniforme es un **reflejo directo de la competencia intraespecífica**. Aunque la competencia es un proceso común en la naturaleza, este patrón resulta **relativamente poco frecuente**, ya que requiere condiciones ambientales específicas y una intensidad suficiente de interacción negativa entre los individuos (Odum, 1972; Emmel, 1975).

Este tipo de arreglo se observa principalmente:

- En **poblaciones animales territoriales**, especialmente durante la época reproductiva, cuando los individuos defienden áreas exclusivas para el cortejo, la incubación y el cuidado parental (Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980).
- En **poblaciones vegetales** que habitan ambientes donde los recursos son particularmente escasos, como en los desiertos, y donde existe una fuerte competencia por el agua y los nutrientes del suelo. En algunos casos, las plantas pueden incluso desarrollar **mecanismos alelopáticos** que inhiben el establecimiento de otros individuos cercanos (Odum, 1972; Rabinovich, 1978, 1980).

Vinculación con distribución y abundancia poblacional

Desde el marco distribución–abundancia, la disposición uniforme influye directamente en la **densidad local** de la población. Aunque la **distribución geográfica** define el área total ocupada por la población, la disposición espacial determina cómo se reparte la abundancia dentro de esa área (Smith y Smith, 2007).

En poblaciones con disposición uniforme, los individuos no ocupan todo el espacio disponible de manera continua, sino que mantienen distancias regulares entre sí, lo que genera una **densidad relativamente homogénea** a escala local. Este patrón reduce la variabilidad espacial de la densidad, pero al mismo tiempo evidencia la existencia de procesos reguladores intensos dentro de la población (Smith y Smith, 2007).

Importancia ecológica y analítica del patrón uniforme

El reconocimiento de la disposición uniforme es esencial para interpretar correctamente la **estructura poblacional** y los procesos que la regulan. Este patrón proporciona evidencia clara de **interacciones negativas** y de la importancia del espacio como recurso limitante.

Además, la disposición uniforme tiene implicaciones directas para el **muestreo poblacional**, ya que la regularidad espacial puede conducir a subestimar la intensidad de la competencia si no se reconoce explícitamente el patrón subyacente (Odum, 1972; Rabinovich, 1978, 1980).

En síntesis, la disposición espacial uniforme representa un arreglo altamente estructurado, resultado de la interacción entre individuos en ambientes relativamente homogéneos, y constituye un componente clave para comprender la organización espacial y funcional de las poblaciones (Rabinovich, 1980; Smith y Smith, 2007; Carabias et al., 2009).

DISPOSICIÓN ESPACIAL AMONTONADA, AGREGADA O CONTAGIOSA

Definición

La **disposición espacial amontonada, agregada o contagiosa** es el **patrón más común de distribución en la naturaleza a escala geográfica**. Se caracteriza porque los individuos no se distribuyen de manera uniforme en el espacio, sino que se concentran en **grupos o bloques**, dejando áreas con baja densidad o incluso sin presencia de organismos (Figura 3.10.) (Odum, 1972; Smith y Smith, 2007).

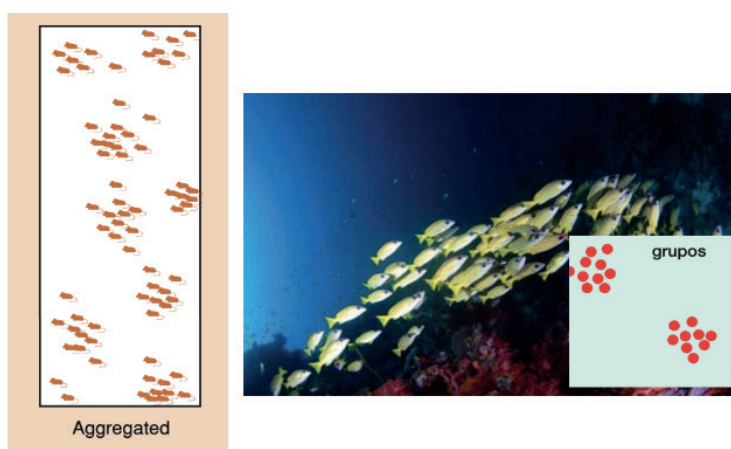


Figura 3.10. Distribución amontonada, contagiosa o apiñonada. Ejemplo gráfico de la distribución espacial de los individuos de una población con arreglo contagioso (Tomado de Begon et al. 2006 y Audesirk et al. 2013).

Este patrón surge principalmente como resultado de la **no uniformidad del hábitat**, es decir, cuando el espacio habitable es **discontinuo o heterogéneo**, y cuando existen **interacciones positivas o mecanismos de atracción** entre los individuos de la población (Odum, 1972).

Relación con la heterogeneidad ambiental

Los patrones de disposición espacial están estrechamente determinados por las **condiciones del ambiente**, las cuales pueden clasificarse de manera general en ambientes **continuos u homogéneos** y ambientes **discontinuos o heterogéneos** (Rabinovich, 1978, 1980).

La disposición agregada se asocia principalmente con ambientes **heterogéneos**, donde los organismos se encuentran confinados a **parches discretos de hábitat adecuado**. En estos casos, los individuos sólo se localizan en sitios específicos que reúnen las condiciones ambientales óptimas o tolerables para su desarrollo. Ejemplos de estos sistemas incluyen orugas restringidas a los tallos de plantas hospedantes, ectoparásitos sobre el cuerpo del huésped, isópodos bajo piedras o larvas de mosquitos en charcos. En todos estos casos, el espacio habitable es claramente discontinuo y está fragmentado en parches (Rabinovich, 1978, 1980).

La **heterogeneidad ambiental**, no obstante, es dependiente de la **escala geográfica** considerada. Un ambiente puede ser homogéneo a escala local y heterogéneo a escala regional. Asimismo, dentro de un ambiente heterogéneo, cada parche puede presentar condiciones relativamente homogéneas en su interior.

Gradientes ambientales e intensidad del agrupamiento

La intensidad y frecuencia de la disposición amontonada pueden variar considerablemente. Este patrón puede manifestarse sólo en determinados momentos del ciclo anual o durante fases específicas del ciclo de vida de los organismos, particularmente durante la reproducción (Emmel, 1975).

Los **factores ambientales**, como temperatura, luz, disponibilidad de agua, minerales, dirección y velocidad del viento, generan diferencias entre los hábitats y determinan gradientes de calidad ambiental. La combinación óptima de estos factores produce zonas donde la concentración de individuos es elevada; áreas con condiciones tolerables presentan densidades intermedias, mientras que en zonas cercanas al límite mínimo de tolerancia la abundancia de organismos es muy baja o nula (Emmel, 1975).

Interacciones positivas y comportamiento social

Además de la heterogeneidad ambiental, la disposición amontonada se ve reforzada por la presencia de **interacciones positivas entre los individuos**. Este patrón se observa cuando los organismos se agrupan con distintos fines funcionales, tales como:

- Hibernación o estivación.
- Refugio nocturno.
- Consumo cooperativo de alimentos, como en el caso de los lobos.
- Actividades reproductivas en aves, mamíferos y gibones.
- Reuniones familiares.
- Formaciones sociales complejas, como en hormigas y termitas (Rabinovich, 1978, 1980).

En plantas, la disposición agregada puede resultar de la **reproducción asexual**, donde los ramets se extienden a partir de una planta madre, formando grupos densos. En humanos, este patrón responde a factores sociales, económicos y geográficos, acentuados por el desarrollo de zonas urbanas (Smith y Smith, 2007).

Disposición agregada y escala espacial

La disposición espacial de los individuos puede describirse en **múltiples escalas espaciales**. Un ejemplo ilustrativo es el de los arbustos *Euclea divinorum* en las sabanas del sur de África. A escala local, estos arbustos presentan una disposición agregada, ya que los grupos se concentran cerca de la cobertura proporcionada por árboles del género *Acacia*. Sin embargo, a una escala mayor, los grupos de *Euclea* se distribuyen de manera regular, reflejando la disposición uniforme de los árboles de *Acacia*, la cual está determinada por la intensa competencia por el agua entre individuos vecinos (Smith y Smith, 2007).

Este ejemplo evidencia que la disposición agregada puede coexistir con otros patrones dependiendo de la escala de análisis, y resalta la importancia de considerar múltiples niveles espaciales al estudiar la estructura poblacional.

Factores evolutivos y consecuencias ecológicas

Las razones que subyacen a los patrones de disposición espacial tienen un **componente adaptativo y evolutivo**. La variabilidad genética influye a través del intercambio de individuos entre poblaciones, proporcionando nuevas combinaciones génicas que afectan las estrategias de ocupación del espacio. Aunque los genotipos

individuales difieren, todos los miembros de una especie participan en estrategias de dispersión que les permiten colonizar el hábitat disponible (Rabinovich, 1980).

Desde una perspectiva ecológica y evolutiva, la disposición amontonada contribuye a una **ocupación óptima del espacio**, maximizando el acceso a los recursos disponibles y favoreciendo la permanencia de la población en los hábitats de mayor calidad ambiental (Rabinovich, 1980).

Implicaciones de la disposición espacial para el muestreo y el análisis poblacional

La **disposición espacial de los individuos** constituye un elemento central para la **interpretación cuantitativa de las poblaciones**, ya que condiciona directamente la forma en que se **estima la densidad, la abundancia y la variabilidad espacial** dentro del área de distribución. Dado que la disposición describe la **posición relativa de los individuos entre sí**, su análisis no puede separarse de las decisiones metodológicas asociadas al muestreo poblacional (Odum, 1972; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980).

Cada patrón de disposición espacial implica **supuestos distintos** sobre la ocupación del espacio y, por tanto, requiere **estrategias de muestreo y análisis acordes** para evitar sesgos en la estimación de los parámetros poblacionales.

En el caso de una **disposición al azar**, los individuos presentan una probabilidad uniforme de ocupar cualquier punto del área, lo que permite asumir que las unidades de muestreo son **estadísticamente independientes** entre sí. Bajo estas condiciones, la variación observada en la densidad refleja principalmente el error de muestreo, y los estimadores poblacionales resultan conceptualmente más sencillos de interpretar (Figura 3.11) (Odum, 1972; Emmel, 1975).

Cuando la población presenta una **disposición uniforme**, la separación regular entre individuos genera una **variación espacial reducida** entre unidades de muestreo. En estos casos, la densidad tiende a ser más homogénea, pero la interpretación ecológica de los datos exige reconocer que dicha regularidad es consecuencia de **interacciones negativas**, como la competencia o la territorialidad. Ignorar este patrón puede conducir a subestimar la intensidad de los procesos reguladores que estructuran la población (Figura 3.11) (Odum, 1972; Rabinovich, 1978, 1980).

En contraste, la **disposición agregada** introduce una **alta heterogeneidad espacial**, donde algunas unidades de muestreo concentran numerosos individuos mientras que otras carecen de ellos. Este patrón, el más frecuente en la naturaleza, incrementa la varianza de las estimaciones de densidad y abundancia y exige un **diseño de muestreo particularmente cuidadoso**, capaz de capturar la estructura

en parches del hábitat y las interacciones positivas que promueven la agregación (Figura 3.11.) (Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980).

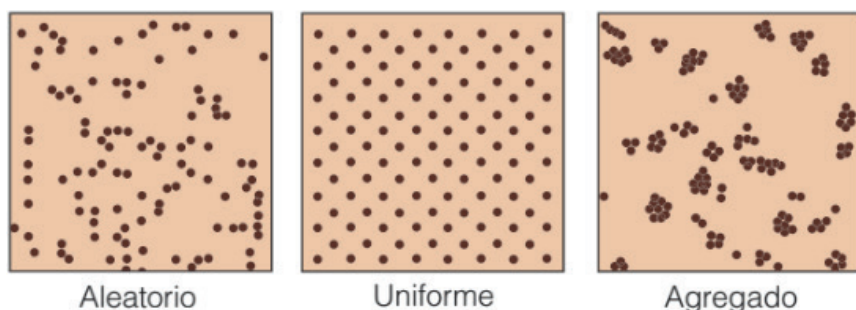


Figura 3.11. Los patrones de la distribución espacial de los individuos dentro de una población: al azar, uniformes y agregados (Tomado de Smith y Smith, 2007).

Desde esta perspectiva, la disposición espacial no es únicamente una descripción del arreglo de los individuos, sino un **marco interpretativo indispensable** para evaluar la confiabilidad de los datos poblacionales. La **elección de la escala espacial**, el tamaño y número de unidades de muestreo, así como la interpretación de la variabilidad observada, dependen críticamente del patrón de disposición predominante.

En consecuencia, el análisis poblacional riguroso requiere integrar explícitamente la **disposición espacial** con la **distribución geográfica**, la **abundancia** y las **condiciones ambientales**, reconociendo que estos componentes forman un sistema conceptual interdependiente. Solo mediante esta integración es posible interpretar adecuadamente la estructura poblacional y establecer inferencias ecológicas sólidas sobre los procesos que regulan a las poblaciones en la naturaleza (Rabinovich, 1980).

MÉTODOS PARA EVALUAR LA DISTRIBUCIÓN

La evaluación de la distribución espacial y patrones de distribución pueden realizarse por cálculos en unidades discretas cuando el hábitat presenta sitios específicos o bien en unidades continuas cuando todo el hábitat es propicio para ser habitado.

Distribución de Poisson

De los métodos para estimar la distribución en unidades discretas, se tiene a la distribución de Poisson, modelo matemático que por sus propiedades específicas satisface las condiciones ecológicas de un arreglo al azar, es decir esta prueba *determinará si la población presenta distribución al azar o no*. En esta distribución los organismos se encuentran distribuidos al azar y por esto todos tienen la misma

probabilidad e independencia de aparecer en la muestra. El número de individuos en una muestra es una variable de Poisson y la distribución de frecuencias sigue la distribución de Poisson.

$$P(x) = \frac{m^x}{x!} e^{-m}$$

Donde:

x = Número de organismos encontrados en cada clase de frecuencias

m = Número de organismos promedio en el muestreo

x! = factorial del número de individuos por cada clase de frecuencias

e = base de los logaritmos naturales

Una vez obtenida la función probabilística para cada clase de frecuencia se multiplica ésta por el total de muestreos realizados a fin de obtener la frecuencia esperada por cada serie de eventos y después por medio de la relación de ji cuadrada (χ^2) se obtiene la significancia de la distribución (Cox, 1976; Brower y Zar, 1984):

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^n \frac{(O - E)^2}{E}$$

Donde:

O = valor observado por cada clase de frecuencias

E = valor esperado por cada clase de frecuencias

n = número de datos

Se obtiene el valor de χ^2 teórica al 0.05 de confiabilidad o 95% de confiabilidad y n-2 grados de libertad y la regla de decisión será:

H_0 = La población presenta definitivamente una distribución al azar.

H_a = La población definitivamente no presenta una distribución al azar.

Para aceptar o rechazar la hipótesis nula:

$\chi^2_{\text{c}} \leq \chi^2_{\text{tablas}}$ se acepta la hipótesis nula

$\chi^2_{\text{c}} > \chi^2_{\text{tablas}}$ se rechaza la hipótesis nula y se acepta la alterna (Rabinovich, 1978, 1980).

Prueba de razón varianza / media

Esta prueba es una de la más confiables para evaluar la distribución haciendo uso de las propiedades más importantes y elementales que es la media y varianza, además de que *proporciona los tres tipos de distribución* a diferencia de la anterior (Rabinovich, 1978, 1980; Brower y Zar, 1984).

La prueba consiste en hacer el cociente de la media y la varianza:

La distribución es al azar si:

$$\frac{S^2}{\bar{X}} = 1$$

La distribución es contagiosa o amontonada si:

$$\frac{S^2}{\bar{X}} > 1$$

La distribución es uniforme o regular si:

$$\frac{S^2}{\bar{X}} < 1$$

Una vez calculado el valor y para saber si es correcta la decisión, deberá cumplir además con su límite de confianza, es decir, si es al azar, deberá satisfacer a la resolución del límite de confianza de una distribución al azar, sino se cumple, se elegirá el más aproximado y se probará el límite hasta que satisfaga la relación.

Para conocer los límites de confianza de la razón varianza media para un arreglo al azar deberá cumplir con:

$$1 - \left(t_{\alpha, 95\%} \sqrt{\frac{2}{n-1}} \right) < \frac{S^2}{\bar{X}} < 1 + \left(t_{\alpha, 95\%} \sqrt{\frac{2}{n-1}} \right)$$

Los límites de confianza para un arreglo contagioso son :

$$1 + \left(t_{\alpha, 95\%} \sqrt{\frac{2}{n-1}} \right) < \frac{S^2}{\bar{X}}$$

Los límites de confianza para un arreglo uniforme son:

$$\frac{S^2}{\bar{X}} < 1 - \left(t_{\alpha, 95\%} \sqrt{\frac{2}{n-1}} \right)$$

Donde:

$t_{\alpha, 95\%}$ = valor de t de tablas de la distribución de t-student con α grados de libertad y 95% de confianza = 1.96

S^2 = varianza

x = media

n = número de muestras

ÍNDICE DE MORISITA

Esta es una prueba para determinar los *tres tipos de disposición* de los organismos en el espacio y también está relacionada a la razón varianza / media de acuerdo con el siguiente criterio:

$$\frac{S^2}{\bar{X}} > 1 \text{ la distribución es amontonada}$$

$$\frac{S^2}{\bar{X}} \leq 1 \text{ la distribución es uniforme o al azar}$$

Si la distribución de la población es la última opción, se debe utilizar el índice de Morisita para discernir de las dos opciones y esto se calcula de la siguiente forma (Vandermeer, 1981):

$$I_m = \frac{n \sum Xi(Xi - 1)}{N(N - 1)}$$

Donde:

n = número de cuadrantes

Xi = número de individuos del cuadrante i

N = número total de todos los individuos en todos los cuadrantes

La regla de decisión será en base al siguiente criterio:

$I_m = 1$ la distribución es al azar

$I_m > 1$ la distribución es uniforme

Al igual que en la distribución de Poisson para evaluar la bondad de ajuste de las frecuencias hay que probarlo estadísticamente con la distribución teórica y uno de los más usados es la ji cuadrada (X^2).

$$X^2 = \frac{n \sum \frac{X_i(X_i - 1)}{N}}{N} - N$$

El valor obtenido se compara con el teórico buscado en las tablas de la distribución de X^2 con $n-1$ grados de libertad al 95% de confianza y la regla de decisión será:

H_0 = el valor obtenido es igual a 1 o existe una distribución al azar.

H_a = el valor obtenido es menor a 1 o existe una distribución uniforme.

La regla de decisión será (Brower y Zar, 1984):

$X^2_c < X^2_t$ la distribución es al azar

$X^2_c > X^2_t$ la distribución es uniforme

DINAMICA POBLACIONAL

Concepto de dinámica poblacional

La **dinámica poblacional** se refiere al estudio de los **cambios en el tamaño, la estructura y la composición de una población a lo largo del tiempo**, como resultado de la acción conjunta de procesos demográficos y ambientales. A diferencia de los atributos espaciales y estructurales, que describen cómo está organizada una población en un momento dado, la dinámica poblacional incorpora explícitamente la **dimensión temporal**, permitiendo analizar trayectorias, tendencias y fluctuaciones poblacionales (Odum, 1972; Emmel, 1975; Begon et al., 2006).

Desde una perspectiva ecológica, el tamaño poblacional no es una propiedad estática, sino una variable que responde continuamente a la incorporación y pérdida de individuos, así como a cambios en la organización interna de la población. En este sentido, la dinámica poblacional integra tanto el **estado actual de la población** como los **procesos que explican su cambio**, constituyéndose en un eje central para comprender la persistencia, estabilidad o colapso de las poblaciones naturales (Odum, 1972; Krebs, 2014).

Es fundamental distinguir entre **atributos estructurales** y **procesos dinámicos** de la población. Los atributos estructurales describen cómo se distribuyen y organizan los individuos en el espacio en un momento determinado, e incluyen la **distribución geográfica**, la **disposición espacial** y la **abundancia**. Estos atributos proporcionan una descripción espacial y cuantitativa de la población, pero no explican por sí mismos los cambios observados en el tiempo (Smith y Smith, 2007).

En contraste, los **procesos dinámicos** son aquellos que modifican directamente el tamaño y la composición de la población. Entre ellos se encuentran la **natalidad** y la **mortalidad**, que representan los mecanismos internos de incorporación y pérdida de individuos, así como la **inmigración** y la **emigración**, que implican el movimiento de individuos hacia dentro o fuera del área poblacional. Estos procesos operan de manera simultánea y su balance determina la dirección y magnitud del cambio poblacional (Figura 3.12.) (Odum, 1972; Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 2014).

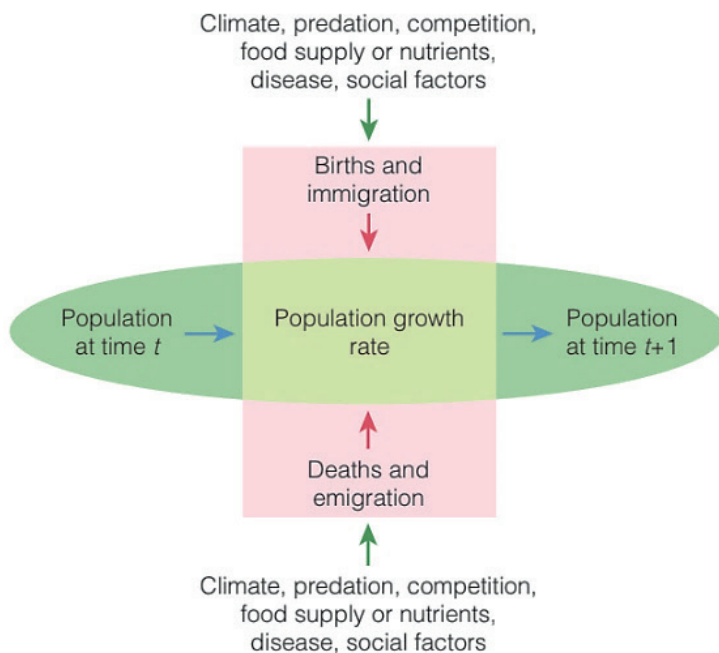


Figura 3.12. La dinámica de las poblaciones se centra en comprender la tasa de crecimiento poblacional. Los cuatro parámetros poblacionales principales (recuadro rosa) que, en conjunto, determinan cómo cambiará la densidad poblacional (Tomado de Krebs, 2014).

La introducción explícita del **tiempo como eje analítico** distingue a la dinámica poblacional de otros enfoques descriptivos de la ecología de poblaciones. Las tasas de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración pueden variar en función de la edad de los individuos, las condiciones ambientales, la disponibilidad de recursos y la densidad poblacional, lo que genera fluctuaciones temporales que solo pueden comprenderse mediante un análisis dinámico (Emmel, 1975; Begon et al., 2006).

Así, la dinámica poblacional proporciona el marco conceptual para explicar **cómo y por qué cambian las poblaciones**, y constituye el puente natural entre la descripción espacial y estructural de las poblaciones y el análisis de procesos más complejos, como el **crecimiento poblacional**, la regulación dependiente de la densidad y las respuestas poblacionales a la variabilidad ambiental (Odum, 1972; Krebs, 2014).

PROCESOS DEMOGRÁFICOS FUNDAMENTALES

Los **procesos demográficos** son los mecanismos mediante los cuales se modifica el número de individuos que integran una población a lo largo del tiempo. En esta etapa del análisis no se pretende aún modelar matemáticamente dichos cambios, sino **identificar y definir con precisión los procesos básicos** que explican las variaciones en el tamaño poblacional. Entre estos procesos destacan la **natalidad** y la **mortalidad**, que representan las vías internas de incorporación y pérdida de individuos, respectivamente, y que constituyen el núcleo de la dinámica poblacional (Odum, 1972; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980).

La importancia de estos procesos radica en que actúan de manera continua y simultánea, y su balance determina si una población aumenta, disminuye o mantiene su tamaño a lo largo del tiempo. En este contexto, la natalidad ocupa un lugar central como uno de los principales determinantes del crecimiento poblacional.

Natalidad (nacimientos)

La **natalidad** se define como la **producción de nuevos individuos** que se incorporan a una población por unidad de tiempo, ya sea por nacimiento, eclosión, germinación o fisión, dependiendo del tipo de organismo considerado (Odum, 1972; Emmel, 1975; Rabinovich, 1980; Krebs, 1994). En términos demográficos, la natalidad representa un flujo de entrada de individuos y constituye un factor fundamental en la variación temporal del tamaño poblacional.

Es importante distinguir que la natalidad no es sinónimo directo de reproducción en sentido biológico. Mientras que la reproducción se refiere al conjunto de procesos fisiológicos, conductuales y ecológicos mediante los cuales los organismos generan

descendencia, la natalidad corresponde al **resultado poblacional observable** de dichos procesos: la incorporación efectiva de nuevos individuos a la población. Por ello, la natalidad se analiza desde una perspectiva demográfica y ecológica, independientemente de los mecanismos reproductivos subyacentes (Emmel, 1975; Rabinovich, 1980; Krebs, 2014).

Desde un punto de vista cuantitativo, es necesario diferenciar entre **natalidad absoluta** y **tasa de natalidad**. La natalidad absoluta se refiere al **número total de nuevos individuos producidos en una población durante un intervalo de tiempo determinado**. En contraste, la tasa de natalidad expresa este proceso de forma relativa, generalmente como el **número de individuos producidos por hembra por unidad de tiempo**, y suele abreviarse con la letra *b* (birth rate) (Krebs, 1994; 2014). Esta distinción permite comparar poblaciones de distinto tamaño y facilita el análisis dinámico.

La natalidad está estrechamente relacionada con dos conceptos fundamentales que, aunque vinculados a la reproducción, deben distinguirse claramente: **fecundidad** y **fertilidad**. La fecundidad es un concepto de naturaleza fisiológica que describe la **capacidad reproductiva potencial** de un organismo o de una población, es decir, el número máximo de descendientes que podría producir bajo condiciones ideales (Krebs, 1994; 2014). En contraste, la fertilidad es un concepto ecológico que se refiere al **número real de crías viables producidas durante un período de tiempo**, y refleja las condiciones ambientales, energéticas y ecológicas bajo las cuales ocurre la reproducción.

La distinción entre fecundidad potencial y fertilidad realizada es crucial para comprender la natalidad poblacional. Por ejemplo, en la población humana, la fertilidad realizada puede ser del orden de un nacimiento cada cuatro a cinco años por hembra en edad reproductiva, mientras que la fecundidad potencial permitiría un nacimiento aproximadamente cada nueve a once meses (Krebs, 1994; 2014). Esta diferencia ilustra cómo la natalidad observada es el resultado de restricciones ecológicas, sociales y ambientales que limitan la expresión del potencial reproductivo.

La magnitud de la tasa de natalidad varía ampliamente entre organismos y depende del modo de reproducción, la estrategia de vida y el grado de cuidado parental. Algunas especies se reproducen una sola vez al año, otras varias veces, y algunas de manera continua. Asimismo, existe una gran variación en el número de descendientes producidos: una ostra puede liberar entre 55 y 114 millones de huevos, muchos peces producen miles de huevos, las ranas cientos, las aves suelen poner entre uno y veinte huevos, y los mamíferos rara vez tienen camadas superiores a diez crías, siendo común la producción de una o dos (Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 1994; 2014).

De manera general, la fecundidad tiende a estar **inversamente relacionada con el grado de cuidado parental**, de modo que especies con altas tasas de producción de descendientes suelen presentar una baja inversión por cría, mientras que aquellas con baja fecundidad destinan mayores recursos al cuidado y supervivencia de cada individuo. Este patrón tiene implicaciones directas sobre la natalidad efectiva y sobre la dinámica poblacional, y será retomado posteriormente al analizar las estrategias de historia de vida y el crecimiento poblacional (Krebs, 2014).

MORTALIDAD (MUERTES)

Definición general de mortalidad

La mortalidad se define como el número de individuos que mueren en una población durante un intervalo de tiempo determinado (Odum, 1972; Emmel, 1975). Al igual que la natalidad, la mortalidad constituye un **proceso demográfico fundamental** que modifica el tamaño poblacional y que, junto con los nacimientos, determina la dirección y magnitud de los cambios poblacionales a lo largo del tiempo.

Desde un punto de vista cuantitativo, la mortalidad puede expresarse como una **tasa o velocidad de muerte**, comúnmente abreviada como d (death) o, en muchos contextos ecológicos, como z . Esta tasa indica el número de individuos muertos por unidad de tiempo dentro de la población (Odum, 1972; Emmel, 1975). La mortalidad, por tanto, responde a la pregunta ¿cuántos individuos se pierden del sistema poblacional en un periodo dado?

Mortalidad como proceso dependiente de la edad

El interés ecológico por la mortalidad no se limita al conteo de individuos muertos, sino que se centra de manera fundamental en **la edad a la que ocurre la muerte** (Krebs, 2014). La probabilidad de morir no es constante a lo largo de la vida de los organismos, sino que varía entre clases de edad, lo que tiene profundas implicaciones para la estructura y la dinámica de las poblaciones.

Desde esta perspectiva, la mortalidad puede analizarse a través de su complemento: la **supervivencia**, lo que permite evaluar la permanencia de los individuos en la población a lo largo del tiempo (Krebs, 2014). Este enfoque introduce el concepto de **longevidad**, entendido como la edad a la muerte de los individuos dentro de una población.

Longevidad potencial y longevidad realizada

Se reconocen dos tipos fundamentales de longevidad: la **longevidad potencial** y la **longevidad realizada** (Krebs, 2014).

La longevidad potencial corresponde a la **máxima esperanza de vida** que puede alcanzar un individuo de una especie determinada bajo condiciones óptimas. Este límite está impuesto por la fisiología del organismo y representa el punto en el cual la muerte ocurre por envejecimiento natural. Una forma alternativa de expresar la longevidad potencial es como la longevidad promedio de los individuos que viven en condiciones ideales, sin limitaciones ambientales severas (Krebs, 2014).

Sin embargo, en la naturaleza los organismos rara vez experimentan condiciones óptimas. La mayoría de los individuos muere como resultado de enfermedades, depredación, competencia, estrés ambiental o eventos físicos adversos. La **longevidad realizada** representa, por tanto, la esperanza de vida real de los individuos en condiciones ambientales naturales y puede estimarse como el promedio de edad a la muerte dentro de una población silvestre (Krebs, 2014). A diferencia de la longevidad potencial, la longevidad realizada puede medirse directamente en campo.

Ejemplos clásicos ilustran esta distinción. El petirrojo europeo (*Erithacus rubecula*) presenta una esperanza de vida promedio cercana a un año en estado silvestre, mientras que en cautiverio puede vivir al menos 11 años (Lack, 1954). De manera similar, en poblaciones humanas históricas, la longevidad realizada era notablemente baja: en la antigua Roma, la esperanza de vida al nacer para las mujeres era de aproximadamente 21 años, y en Inglaterra hacia la década de 1780 era cercana a los 39 años (Pearl, 1922). En contraste, durante el siglo XX la longevidad realizada humana aumentó de forma drástica; por ejemplo, en Estados Unidos en 2007, las mujeres al nacer podían esperar vivir en promedio 81 años, mientras que la longevidad potencial humana se sitúa alrededor de los 100 años (Krebs, 2014).

Estos ejemplos muestran que la diferencia entre longevidad potencial y realizada no implica la ausencia de individuos longevos en poblaciones naturales, sino que la **alta mortalidad temprana**, especialmente en etapas juveniles, reduce de manera significativa el promedio de vida poblacional (Krebs, 2014).

Medición de la mortalidad

Las mediciones más simples de mortalidad en plantas y animales se realizan de manera directa mediante el seguimiento de individuos a lo largo del tiempo. Un procedimiento común consiste en **marcar una cohorte de organismos** y registrar cuántos sobreviven entre un tiempo t y un tiempo posterior $t + 1$ (Krebs, 2014). Este enfoque permite estimar tasas de mortalidad y supervivencia, así como evaluar diferencias entre clases de edad, sexos o condiciones ambientales.

La cuantificación de la mortalidad constituye un paso esencial para la construcción de tablas de vida y para el análisis posterior de patrones de supervivencia, aunque estos enfoques se desarrollarán con mayor profundidad en secciones posteriores del CAPÍTULO.

Importancia ecológica de la mortalidad

La mortalidad es un componente central de la dinámica poblacional, ya que regula el tamaño de las poblaciones, influye en su estructura por edades y determina la permanencia o pérdida de individuos reproductivos. Junto con la natalidad, la mortalidad establece el **balance demográfico básico** que, en ausencia de migración, define si una población crece, se mantiene estable o decrece.

Desde una perspectiva ecológica, los patrones de mortalidad reflejan la interacción entre los organismos y su ambiente, integrando efectos de depredación, competencia, enfermedades y condiciones físicas. Por ello, el análisis de la mortalidad no solo describe la pérdida de individuos, sino que proporciona información clave sobre los factores limitantes que operan sobre la población y prepara el terreno conceptual para el análisis del crecimiento poblacional.

Interacción entre natalidad, mortalidad y estructura poblacional

La natalidad y la mortalidad no operan de manera aislada dentro de una población. Ambos procesos interactúan de forma continua y conjunta, determinando no solo el tamaño poblacional, sino también su **estructura interna y su organización espacial** a lo largo del tiempo (Odum, 1972; Krebs, 2014).

En primer lugar, la interacción entre nacimientos y muertes **modifica directamente la abundancia poblacional**, entendida como el número total de individuos presentes en un área determinada. Cuando la natalidad supera a la mortalidad, la población tiende a incrementarse; cuando la mortalidad excede a la natalidad, la población disminuye; y cuando ambas tasas se equilibran, el tamaño poblacional se mantiene relativamente estable.

Sin embargo, el efecto de estos procesos va más allá del cambio en el número de individuos. La natalidad y la mortalidad **alteran la estructura por edades de la población**, ya que no todos los individuos nacen ni mueren al mismo ritmo ni en las mismas etapas del ciclo de vida. Las poblaciones con alta natalidad suelen presentar una proporción elevada de individuos jóvenes, mientras que aquellas con alta mortalidad temprana o baja fecundidad muestran estructuras dominadas por adultos o individuos senescentes (Krebs, 2014).

Adicionalmente, estos procesos influyen en la **disposición espacial de los individuos**. La incorporación de nuevos individuos mediante la natalidad puede intensificar la agregación en zonas favorables, mientras que la mortalidad diferencial, por depredación, competencia o estrés ambiental, puede generar vacíos espaciales o modificar patrones previamente establecidos. De esta manera, la dinámica demográfica se vincula directamente con los patrones espaciales descritos previamente en el CAPÍTULO.

Aunque la **estructura etaria** será desarrollada con mayor detalle en secciones posteriores, es importante reconocer desde este punto que la distribución de edades dentro de una población es una consecuencia directa de la interacción entre natalidad y mortalidad, y constituye un componente clave para comprender su comportamiento dinámico.

ESCALAS TEMPORALES Y VARIABILIDAD DE LAS TASAS DEMOGRÁFICAS

Un aspecto fundamental de la dinámica poblacional es que las tasas de natalidad y mortalidad **no son constantes en el tiempo**. Por el contrario, presentan una variabilidad significativa que depende tanto de factores ambientales como de la escala temporal de análisis (Odum, 1972; Krebs, 2014).

En escalas cortas, estas tasas pueden mostrar **variación estacional**, asociada a ciclos reproductivos, disponibilidad de recursos, condiciones climáticas o patrones de actividad biológica. Muchas especies concentran la reproducción en periodos específicos del año, lo que genera pulsos de natalidad seguidos por fases con escasa incorporación de nuevos individuos. De manera similar, ciertos periodos pueden registrar incrementos en la mortalidad debido a condiciones ambientales extremas o a una mayor presión de depredadores.

En escalas más amplias, se observa **variación interanual**, relacionada con fluctuaciones climáticas, eventos extremos, cambios en el hábitat o alteraciones en las interacciones biológicas. Estas variaciones pueden provocar años de alta supervivencia alternados con años de mortalidad elevada, afectando de forma acumulativa la trayectoria poblacional.

Además, las tasas demográficas muestran una marcada **dependencia del ambiente**, ya que factores como la disponibilidad de alimento, la densidad poblacional, la competencia intraespecífica y la presencia de perturbaciones influyen directamente en la probabilidad de nacer o morir. Esta dependencia ambiental refuerza la idea de que la dinámica poblacional no puede entenderse sin considerar el contexto ecológico en el que se desarrolla la población.

Por ello, la **escala temporal** de observación es crucial para interpretar correctamente los valores de natalidad y mortalidad. Tasas estimadas en periodos cortos pueden no reflejar tendencias poblacionales de largo plazo, mientras que promedios a largo plazo pueden ocultar fluctuaciones relevantes desde el punto de vista ecológico.

TRANSICIÓN CONCEPTUAL HACIA EL CRECIMIENTO POBLACIONAL

De las tasas demográficas al cambio en el tamaño poblacional

La integración de la natalidad y la mortalidad conduce de manera natural al análisis del **crecimiento poblacional**. Estas dos tasas constituyen los componentes demográficos básicos que determinan el cambio en el tamaño de una población a lo largo del tiempo (Odum, 1972).

En su forma más simple, el crecimiento poblacional puede plantearse como un **balance entre nacimientos y muertes**, donde el cambio neto en el número de individuos resulta de la diferencia entre ambos procesos. Este planteamiento, aunque conceptualmente sencillo, encierra una complejidad ecológica considerable, ya que las tasas involucradas varían en el tiempo, dependen del ambiente y se relacionan con la estructura interna de la población.

Este balance demográfico representa el punto de partida para comprender por qué las poblaciones no permanecen estáticas, sino que muestran trayectorias dinámicas que pueden incluir crecimiento, estabilidad o declive.

Planteamiento del problema ecológico central

El análisis conjunto de la natalidad y la mortalidad conduce al **problema ecológico central de la dinámica poblacional**: ¿por qué algunas poblaciones crecen, otras se mantienen relativamente estables y otras disminuyen o incluso desaparecen?

Responder a esta pregunta requiere integrar múltiples componentes demográficos y ecológicos. Además de la natalidad y la mortalidad, es necesario considerar la **fecundidad**, entendida como la capacidad potencial de producir descendencia, y la **fertilidad**, que refleja la reproducción efectiva bajo condiciones ambientales reales. Ambos conceptos vinculan los procesos demográficos con la biología reproductiva de las especies, sin que ello implique aún un desarrollo detallado de los mecanismos reproductivos.

Asimismo, el **ambiente** desempeña un papel central al modular todas estas tasas, imponiendo límites físicos y biológicos que condicionan la supervivencia y la reproducción de los individuos.

Este conjunto de factores establece el marco conceptual que permite transitar de la descripción de los procesos demográficos básicos hacia el análisis formal del **crecimiento poblacional**, tema que se abordará a continuación como una consecuencia directa de la interacción entre natalidad, mortalidad, fecundidad, fertilidad y ambiente.

Crecimiento poblacional: marco general e importancia ecológica

El crecimiento constituye uno de los ejes conceptuales fundamentales en la ecología de poblaciones, ya que permite comprender cómo varía el tamaño de una población a lo largo del tiempo y cuáles son los procesos biológicos y ambientales que determinan dicha variación. El análisis del crecimiento no solo proporciona información descriptiva sobre el aumento o disminución del número de individuos, sino que también permite evaluar la respuesta de las poblaciones a las condiciones del entorno, identificar mecanismos reguladores y establecer vínculos con procesos ecológicos de mayor escala, como la estructura de comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas.

Desde una perspectiva histórica, el interés por el crecimiento poblacional surge al reconocer el contraste entre el elevado potencial reproductivo de los organismos y la relativa estabilidad observada en las poblaciones naturales. Darwin ya había señalado este problema al destacar la aparente contradicción entre la capacidad de reproducción de las especies y el equilibrio poblacional observado en la naturaleza. En su análisis, ilustró esta idea preguntándose por qué, dada su alta capacidad reproductiva, no existían muchos más elefantes en el mundo, concluyendo que diversos factores limitan el crecimiento poblacional en condiciones naturales (Darwin, 1859 citado en Krebs, 2014).

Conceptualización del crecimiento: antecedentes demográficos

Los primeros avances formales en la cuantificación del crecimiento poblacional provienen de los estudios demográficos en poblaciones humanas. En este contexto, Alfred Lotka desarrolló en 1925 un parámetro demográfico que integra la reproducción y la mortalidad para estimar el cambio neto de una población a lo largo del tiempo. Este parámetro, conocido como capacidad intrínseca de crecimiento, permitió establecer un marco cuantitativo para analizar la dinámica poblacional bajo condiciones específicas (Krebs, 2014).

Crecimiento individual y crecimiento poblacional

En ecología se reconocen dos formas generales de abordar el crecimiento. Por un lado, el crecimiento individual se define como el cambio en longitud, peso o volumen de un organismo con respecto al tiempo, concepto ampliamente desarrollado en estudios de fisiología y biología del desarrollo (Bertalanffy, 1938). Por otro lado, el crecimiento poblacional se refiere al cambio en el número o en la densidad de individuos que conforman una población a lo largo del tiempo, enfoque central de la ecología de poblaciones (Emmel, 1975; Begon et al., 1990).

Este crecimiento puede evaluarse cuantitativamente considerando el tipo de organismo y las condiciones ambientales en las que se desarrolla la población. En este sentido, las poblaciones pueden aumentar, mantenerse relativamente constantes o disminuir, ya sea en términos del número de individuos o de su biomasa total.

Procesos demográficos que determinan el crecimiento poblacional

El crecimiento poblacional es el resultado del balance neto entre los procesos demográficos que incorporan o eliminan individuos de una población a lo largo del tiempo. De manera general, este balance está determinado por cuatro procesos fundamentales: la natalidad, la mortalidad, la inmigración y la emigración. La interacción entre estos procesos define si una población aumenta, se mantiene estable o disminuye en tamaño.

Los individuos nacen y mueren, y además pueden ingresar o salir de una población mediante movimientos espaciales. Por ello, las poblaciones no son entidades estáticas, sino sistemas dinámicos en constante cambio. Cuando el número de individuos que se incorporan a la población, por nacimientos e inmigración, excede al número de individuos que la abandonan, por muertes y emigración, el tamaño poblacional aumenta. En contraste, cuando ocurre el proceso inverso, la población se reduce. Diversos factores ambientales, fisiológicos y ecológicos influyen sobre la supervivencia y el éxito reproductivo de los individuos, y el efecto conjunto de estos factores regula el crecimiento de la población (Smith y Smith, 2007).

Poblaciones abiertas y cerradas como marcos analíticos del crecimiento

La expresión crecimiento poblacional se refiere específicamente a la forma en que el número de individuos de una población aumenta o disminuye con el tiempo, y está controlada por la tasa a la que los individuos se incorporan a la población mediante nacimientos e inmigración, así como por la tasa a la que la abandonan a través de la mortalidad y la emigración (Smith y Smith, 2007).

Con base en la importancia relativa de los movimientos de entrada y salida de individuos, se distinguen dos tipos de poblaciones desde un punto de vista analítico. Las poblaciones abiertas son aquellas en las que ocurre inmigración y/o emigración, de modo que los flujos espaciales de individuos influyen de manera significativa en su dinámica poblacional. En contraste, las poblaciones cerradas son aquellas en las que no existen movimientos relevantes de entrada y salida, o bien en las que dichos movimientos no afectan de forma apreciable el crecimiento poblacional (Smith y Smith, 2007).

Dominio relativo de la natalidad y la mortalidad en la dinámica poblacional

En condiciones de población cerrada, o cuando las tasas de inmigración y emigración son equivalentes y se compensan entre sí, la dinámica del crecimiento poblacional queda determinada exclusivamente por los procesos demográficos asociados al nacimiento y la muerte. En estos casos, el crecimiento poblacional depende directamente del balance entre la natalidad y la mortalidad (Smith y Smith, 2007).

Cuando el número de nacimientos excede al de muertes, el tamaño de la población aumenta; cuando las muertes superan a los nacimientos, la población disminuye. Aunque el movimiento de individuos dentro de la población puede modificar los patrones de distribución espacial y la densidad a lo largo del tiempo, los procesos de nacimiento y muerte constituyen los principales determinantes de la dinámica de la abundancia poblacional en estos sistemas (Smith y Smith, 2007).

Así se tiene que en función de estos parámetros el crecimiento de una población sólo podrá presentar tres alternativas:

1.- Cuando la *tasa de natalidad es igual a la mortalidad la población permanece constante* a lo largo del tiempo (Figura 3.13), es decir, el mismo número de individuos que nacen por unidad de tiempo mueren por unidad de tiempo (Rabinovich, 1978, 1980).

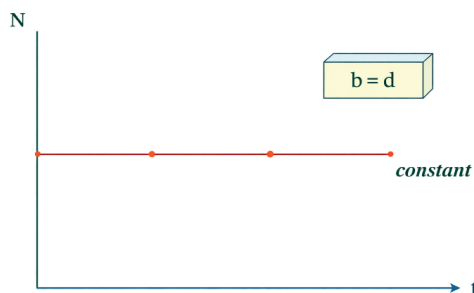


Figura 3.13. Relación entre las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad. Cuando son iguales, la población se mantiene constante.

2.- Cuando la *tasa de natalidad es más grande que la tasa de mortalidad* la población *se incrementa* a lo largo del tiempo (Figura 3.14), es decir, hay un número mayor de individuos que nacen por unidad de tiempo que los que mueren por unidad de tiempo (Rabinovich, 1978, 1980).

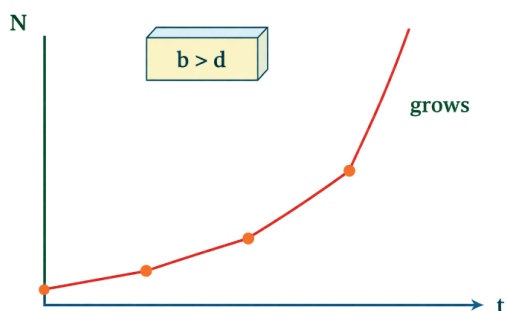


Figura 3.14. Relación entre las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad. Cuando es mayor la primera, la población crece al infinito.

3.- Cuando la *tasa de natalidad es menor que la de mortalidad* la población *decrece* (Figura 3.15), es decir, cuando hay más muertos por unidad de tiempo que nacimientos por unidad de tiempo la población decrece (Rabinovich, 1978, 1980).

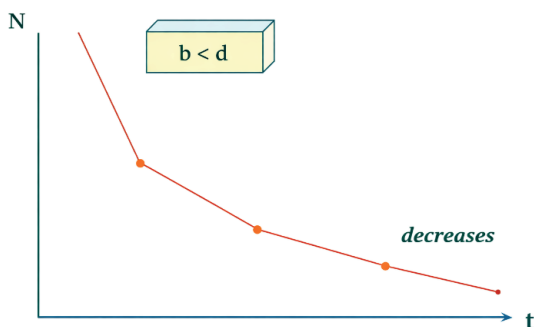


Figura 3.15. Relación entre las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad. Cuando es menor la primera, la población decrece o se extingue (Tomado de Molles, 2008).

Escala espacial y estructura de las poblaciones

Finalmente, es importante reconocer que no todas las poblaciones de una especie constituyen unidades homogéneas que se reproducen libremente entre sí. A escala regional, las poblaciones suelen estar formadas por un conjunto de poblaciones locales conectadas por el intercambio ocasional de individuos. En consecuencia, la dinámica poblacional está influida por procesos que operan simultáneamente en

dos escalas espaciales: la dinámica interna de las poblaciones locales y la dinámica del conjunto de poblaciones locales que conforman la población regional (Smith y Smith, 2007).

Capacidad intrínseca de crecimiento y variabilidad ambiental

Cualquier población que habita un entorno determinado presenta una longevidad media, una tasa de supervivencia, una tasa de natalidad y una velocidad de desarrollo características. Estos valores dependen tanto de las condiciones ambientales como de las cualidades innatas de los organismos. Aunque dichas cualidades no son constantes ni pueden medirse de forma aislada, su expresión bajo condiciones específicas permite definir la capacidad intrínseca de crecimiento de una población, también conocida como parámetro maltusiano (Krebs, 2014).

Los ambientes naturales son inherentemente variables y fluctúan entre condiciones favorables y desfavorables. Cuando las condiciones son favorables, las poblaciones tienden a aumentar; cuando son desfavorables, disminuyen. Por esta razón, ninguna población crece indefinidamente. En la naturaleza se observa una tasa real de cambio poblacional que varía continuamente de positiva a negativa en respuesta a cambios internos, como la estructura por edades, la organización social y la composición genética, así como a variaciones en los factores ambientales (Krebs, 2014).

Desde un punto de vista teórico, es posible plantear una abstracción que consiste en analizar qué ocurriría si una población mantuviera constantes sus tasas de natalidad y mortalidad durante un período prolongado bajo condiciones ambientales invariables. En este escenario idealizado, la capacidad intrínseca de crecimiento refleja la fertilidad, la longevidad y la velocidad de desarrollo de los organismos. Para estimar cuantitativamente la tasa de crecimiento o disminución poblacional, resulta indispensable describir cómo varían las tasas de natalidad y mortalidad a lo largo de la vida de los individuos (Krebs, 2014).

Capacidad intrínseca de crecimiento poblacional

El tamaño de una población cambia a lo largo del tiempo como resultado de la incorporación y la pérdida de individuos. Estos cambios son consecuencia directa de los nacimientos, las muertes, las inmigraciones y las emigraciones, y la magnitud de dicha variación se expresa mediante la tasa de crecimiento poblacional, uno de los parámetros más relevantes en la ecología de poblaciones (Carabias et al., 2009).

El interés por cuantificar el crecimiento poblacional tiene sus raíces en los estudios demográficos de poblaciones humanas. Los primeros investigadores en este campo lograron integrar las estimaciones de reproducción y mortalidad para evaluar los cambios netos en el tamaño poblacional. Como resultado de estos

esfuerzos, Alfred Lotka derivó en 1925 un parámetro demográfico conocido como capacidad intrínseca de crecimiento, el cual permite combinar de manera sintética la información sobre natalidad y mortalidad para describir la dinámica potencial de una población (Krebs, 2014).

Cualquier población que habita un entorno particular presenta una longevidad media o tasa de supervivencia, una tasa de natalidad media y una velocidad de desarrollo característica. Estos valores dependen parcialmente de las condiciones ambientales y parcialmente de las cualidades innatas de los organismos. Aunque dichas cualidades no son constantes ni pueden medirse de forma directa, su expresión bajo condiciones específicas permite definir para cada población su capacidad intrínseca de crecimiento, también denominada parámetro maltusiano, una característica estadística poblacional que depende del ambiente en el que se desarrolla la población (Krebs, 2014).

Los ambientes naturales no son estáticos, sino que varían continuamente en el tiempo, fluctuando entre condiciones favorables y desfavorables, como ocurre de manera estacional entre invierno y verano. Cuando las condiciones ambientales son favorables, las poblaciones tienden a aumentar; cuando son desfavorables, disminuyen. En consecuencia, ninguna población crece de manera indefinida en la naturaleza. Este contraste entre el alto potencial de crecimiento y el equilibrio aproximado observado en las poblaciones naturales ya había sido reconocido por Darwin, quien se preguntó por qué, dadas sus tasas reproductivas, no existían muchos más elefantes en el mundo, estimando que dos individuos podrían originar millones de descendientes en unos cuantos siglos (Figura 3.16.) (Darwin, 1859, citado en Krebs, 2014).

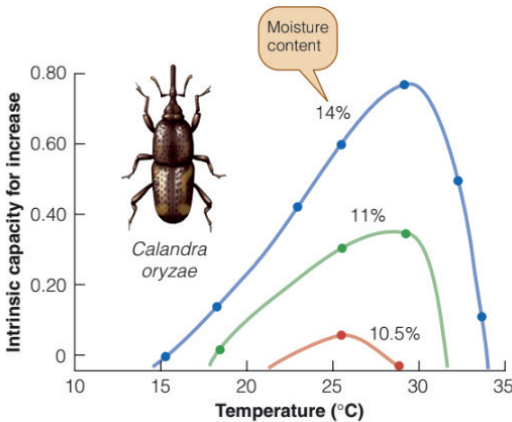


Figura 3.16. Capacidad intrínseca de crecimiento (r) del gorgojo del grano, *Calandra oryzae*, que vive en trigo con diferentes contenidos de humedad y temperaturas. Cuanto mayor sea el contenido de humedad del trigo, más rápidamente pueden aumentar estos gorgojos. (Según Birch, 1953 tomado de Krebs, 2014).

En la naturaleza, la tasa real de cambio poblacional varía continuamente de valores positivos a negativos en respuesta a modificaciones internas de la población, como la distribución por edades, la estructura social y la composición genética, y a cambios en los factores ambientales. No obstante, desde un punto de vista teórico, es posible plantear una abstracción que consiste en analizar qué sucedería con una población si mantuviera constantes sus tasas de natalidad y mortalidad durante un período prolongado bajo condiciones ambientales invariables. Esta aproximación representa, en ecología, un equivalente conceptual al vacío perfecto de la física, y permite definir el potencial de crecimiento de una población en un entorno determinado (Krebs, 2014).

La capacidad intrínseca de crecimiento de una población depende fundamentalmente de la fertilidad, la longevidad y la velocidad de desarrollo de los organismos. Estos procesos se integran demográficamente mediante la tasa de natalidad y la tasa de mortalidad. Cuando la tasa de natalidad supera a la tasa de mortalidad, la población aumenta; cuando ocurre lo contrario, la población disminuye. Para estimar cuantitativamente la tasa de crecimiento o decrecimiento poblacional, es necesario describir cómo varían tanto la natalidad como la mortalidad a lo largo de la edad de los individuos (Krebs, 2014).

Por lo tanto, la relación que existe entre la tasa de natalidad y la tasa de mortalidad en el crecimiento poblacional sin importar edad o sexo es:

$$r = b - d$$

Donde la nueva variable es " r ", que representa la *contribución de cada organismo de la población al crecimiento global de esta* y se denomina *tasa intrínseca de crecimiento "per capita"* (Vandermeer, 1981) o *potencial biótico de la población* (Brower y Zar, 1984; Pianka, 1994).

Esta tasa es el resultado de la tasa de natalidad menos la tasa de mortalidad por lo tanto se pueden establecer las siguientes relaciones:

- 1.- Si la tasa de natalidad (b) es igual a la de mortalidad (d) y *la tasa intrínseca de crecimiento per capita* deberá ser *igual a cero*, la población se mantendrá *constante*.
- 2.- Si la tasa de natalidad (b) es mayor que la mortalidad (d) y *la tasa intrínseca de crecimiento per capita* es *mayor que cero*, la población *crecerá* al infinito
- 3.- Si la tasa de natalidad (b) es menor que la mortalidad y *la tasa intrínseca de crecimiento per capita* es *menor que cero*, la población *se extinguirá* (Figura 3.17).

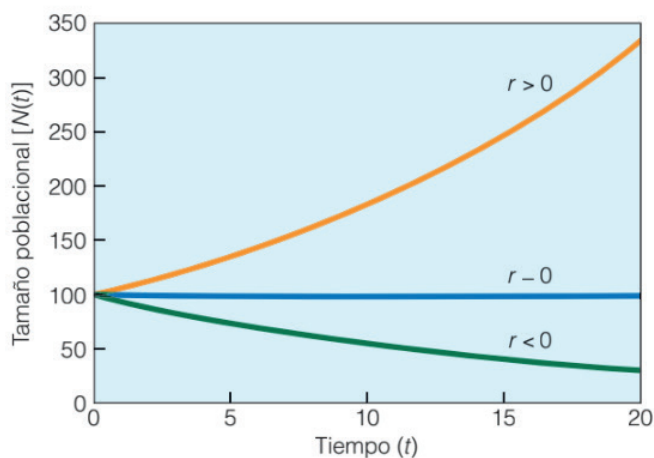


Figura 3.17. Ejemplos de crecimiento exponencial bajo diferentes valores de r , la tasa instantánea de crecimiento per cápita. Cuando $r > 0$ ($b > d$), el tamaño poblacional aumenta exponencialmente, mientras que para los valores de $r < 0$ ($b < d$), existe una reducción exponencial. Cuando $r = 0$ ($b = d$), no existe en el transcurso del tiempo ningún cambio en el tamaño poblacional (Tomado de Smith y Smith, 2007).

Modelo de crecimiento poblacional exponencial

Las poblaciones están formadas por individuos que nacen y mueren, por lo que constituyen entidades dinámicas sujetas a cambios continuos en su tamaño. Si el número de individuos que nacen excede al número de individuos que mueren, la población aumenta; si ocurre la situación inversa, el tamaño poblacional se reduce. Diversos factores influyen sobre la sobrevivencia y la reproducción de los individuos, y el efecto conjunto de estos factores regula el crecimiento de la población (Smith y Smith, 2007).

La expresión crecimiento poblacional se refiere al modo en que el número de individuos de una población aumenta o disminuye con el tiempo. Este crecimiento está controlado por la tasa a la que los individuos se incorporan a la población mediante los procesos de nacimiento e inmigración, y por la tasa a la que la abandonan a través de la mortalidad y la emigración (Smith y Smith, 2007).

Desde un punto de vista analítico, se distingue entre poblaciones abiertas y poblaciones cerradas. Las poblaciones abiertas son aquellas en las que se produce inmigración y/o emigración, mientras que las poblaciones cerradas son aquellas en las que no ocurren movimientos significativos de entrada y salida de individuos, o bien en las que dichos movimientos no influyen de manera apreciable en el crecimiento

poblacional (Smith y Smith, 2007). En condiciones de población cerrada, o cuando las tasas de inmigración y emigración son equivalentes, la dinámica poblacional depende exclusivamente de los procesos demográficos asociados al nacimiento y la muerte (Smith y Smith, 2007).

Aunque el movimiento de individuos dentro de una población puede modificar los patrones de distribución espacial y la densidad a lo largo del tiempo, los factores que dominan la dinámica de la abundancia poblacional en este contexto son los procesos demográficos de natalidad y mortalidad (Smith y Smith, 2007). Esta simplificación conceptual constituye la base del modelo de crecimiento poblacional exponencial, el cual describe el aumento o disminución del tamaño poblacional cuando las tasas de natalidad y mortalidad permanecen constantes en el tiempo y no existen limitaciones ambientales.

Es importante señalar que no todas las poblaciones de una especie forman unidades homogéneas. A escala regional, las poblaciones suelen estar constituidas por un conjunto de poblaciones locales conectadas por el intercambio ocasional de individuos. En consecuencia, la dinámica poblacional regional está determinada por procesos que operan simultáneamente a dos escalas espaciales: la dinámica interna de las poblaciones locales y la dinámica del conjunto de poblaciones locales que conforman la población regional (Smith y Smith, 2007).

Formalización matemática del modelo de crecimiento poblacional exponencial

El modelo de crecimiento poblacional exponencial constituye la representación matemática más simple del cambio en el tamaño de una población a lo largo del tiempo. Este modelo se fundamenta en el supuesto de que la población crece o decrece en un ambiente sin limitaciones, donde las tasas de natalidad y mortalidad permanecen constantes y no existen restricciones impuestas por los recursos, el espacio o la interacción con otras poblaciones (Figura 3.18).

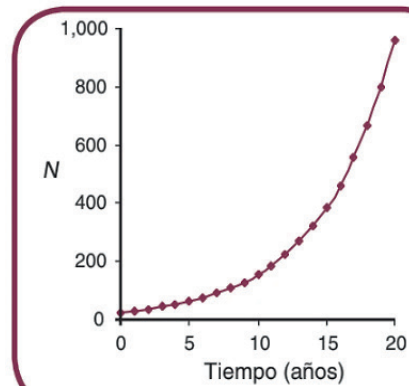


Figura 3.18. Crecimiento poblacional de tipo exponencial (Tomado de Carabias et al., 2009).

Desde un punto de vista matemático, el crecimiento poblacional se expresa como la tasa de cambio del número de individuos (N) con respecto al tiempo (t). Bajo las condiciones descritas, dicha tasa de cambio es proporcional al tamaño actual de la población y se puede plantear una relación matemática que explique este cambio (Boughey, 1973), quedando así:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = N$$

donde ΔN es el incremento neto en el tamaño de la población, Δt es el intervalo de tiempo sobre la cual ΔN es medido y N es el tamaño de la población al inicio del intervalo Δt .

Dichos incrementos son netos o puntuales y desde el punto de vista matemático dicho incremento no es continuo y por lo tanto no existe una sumarización de los eventos que se presentan, por lo tanto, se debe calcular la ecuación de acuerdo con cambios o adiciones instantáneas del número de la población y este proceso se da si se maneja diferenciales:

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

donde la dN son cambios infinitesimalmente pequeños en el tiempo y la diferencia de t es el cambio del tamaño de la población sobre un período de tiempo pequeño, N = tamaño de la población al inicio del intervalo dt (Boughey, 1973; Pianka, 1994).

Pero como este tamaño de la población o el crecimiento está influido por las tasas de natalidad y mortalidad queda (Pianka, 1994):

$$\frac{dN}{dt} = bN - dN$$

sacando a N como factor común de la expresión del lado derecho (Pianka, 1994):

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N$$

Por cuestiones prácticas y conociendo que $b - d = r$ se pueden sustituir las tasas de natalidad y la de mortalidad por la tasa intrínseca de crecimiento poblacional per capita y la ecuación quedaría (Boughey, 1973; Brower y Zar, 1984):

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

que es la ecuación de crecimiento exponencial de las poblaciones naturales en forma derivada o diferencial, que indica que la *velocidad de crecimiento de una población animal o vegetal con respecto al tiempo será directamente proporcional al tamaño que tiene esa población en un momento dado por el factor de proporcionalidad o la velocidad de crecimiento de la población representado por la tasa intrínseca de crecimiento "per cápita"* (Figura 3.19.) (Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 1994).

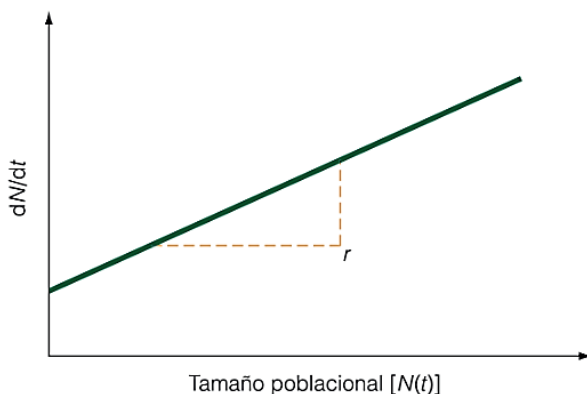


Figura 3.19. Tasa de crecimiento poblacional (dN/dt) expresada como una función del tamaño poblacional $[N(t)]$ para el modelo de crecimiento exponencial: $dN/dt = rN$. La tasa de crecimiento aumenta continuamente con $N(t)$. La pendiente de la línea, definida como $(dN/dt)/N(t)$, es la tasa instantánea de crecimiento poblacional, r (Tomado de Smith y Smith, 2007).

La solución de esta ecuación diferencial:

$$\begin{aligned}\frac{dN_t}{N_t} &= r_t dt \\ \int_0^t \frac{dN_t}{N_t} &= \int_0^t r_t dt \\ \log N_t - \log N_0 &= rt \\ \log\left(\frac{N_t}{N_0}\right) &= rt \\ \frac{N_t}{N_0} &= e^{rt}\end{aligned}$$

Conduce a la expresión:

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

Donde:

N_0 = número de individuos al inicio del crecimiento

e = la base de los logaritmos naturales

r = tasa intrínseca de crecimiento per cápita

t = tiempo

N = tamaño de la población al tiempo t

Este modelo es la *ecuación general de crecimiento poblacional exponencial*. Esta ecuación describe un crecimiento exponencial continuo, en el que la población se incrementa de manera acelerada conforme aumenta el número de individuos reproductivos, siempre que las condiciones ambientales permanezcan constantes (Odum, 1972; Emlen, 1973; Cox, 1976; Rabinovich, 1978, 1980; Brower y Zar, 1984; Begon y Mortimer, 1981; Pianka, 1994).

Este planteamiento indica que el incremento absoluto en el número de individuos por unidad de tiempo depende directamente del número de individuos presentes en la población. Cuando $r > 0$, la población crece; cuando $r < 0$, la población disminuye; y cuando $r = 0$, el tamaño poblacional permanece constante (Figura 3.20).

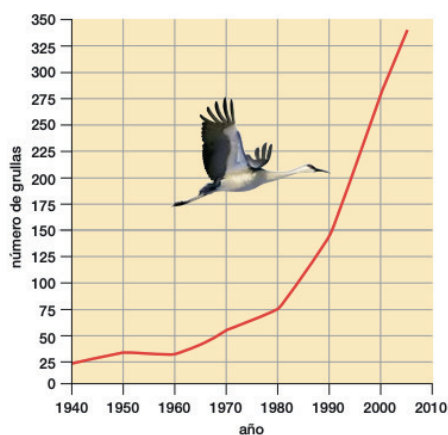


Figura 3.20. Crecimiento exponencial. Curva en forma de "J" donde se muestra el aumento en la densidad poblacional en un ambiente ilimitado (Tomado de Audesirk et al. 2013).

La ecuación y la gráfica indica que a partir de una población inicial (N_0), después de un intervalo de unidades de tiempo (t), el tamaño de la población estará dado por dicha población inicial multiplicada por la exponencial del producto de la tasa intrínseca de crecimiento por el lapso ocurrido. En otras palabras, se ha derivado una expresión que, conocida la población inicial, permite evaluar en cualquier intervalo de tiempo la población final, conociendo el parámetro de la tasa de crecimiento poblacional per capita.

Esta tasa como se recuerda es el resultado de la tasa de natalidad menos la tasa de mortalidad por lo tanto se pueden establecer las siguientes relaciones:

1.- Si la tasa de natalidad (b) es igual a la de mortalidad (d) y la tasa intrínseca de crecimiento per capita deberá ser igual a cero, la población se mantendrá constante (Figura 3.21). El crecimiento neto constante es una **idealización teórica**, indispensable para la construcción y comprensión de modelos poblacionales, pero **incompatible con la complejidad, variabilidad y estocasticidad propias de los sistemas naturales**.

En ecología, la estabilidad poblacional siempre es **dinámica, transitoria y dependiente del contexto ambiental**. Existen casos que pueden inducir a suponer un crecimiento constante:

- **Poblaciones aparentemente estables:**

Algunas poblaciones muestran tamaños relativamente constantes durante ciertos periodos (crecimiento neto cercano a cero), pero esto corresponde a **equilibrios dinámicos temporales**, no a constancia real del crecimiento neto.

- **Poblaciones bajo manejo humano:**

En sistemas artificiales (cultivos, ganado, organismos en laboratorio), el crecimiento neto puede mantenerse aproximadamente constante mediante control externo, pero estos **no representan poblaciones naturales**.



Figura 3.21. Balance entre las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad. Cuando son iguales ambas tasas, la tasa intrínseca de crecimiento per capita, es igual a cero y la población se mantiene constante.

2.- Si la tasa de natalidad (b) es mayor que la mortalidad (d) y la *tasa intrínseca de crecimiento per capita es mayor que cero*, la población *crecerá al infinito* (Figura 3.22).

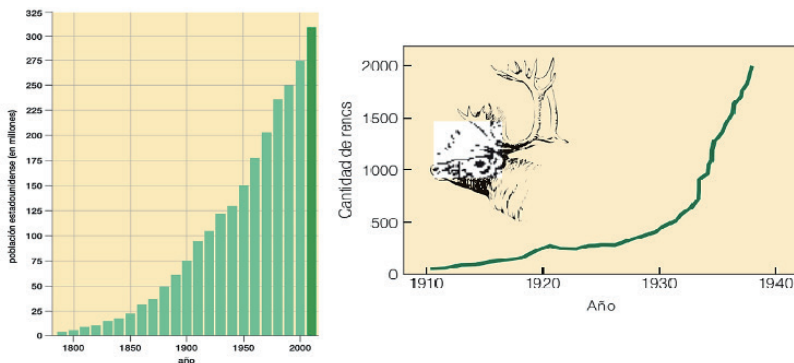


Figura 3.22. Balance entre las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad. Cuando la primera es mayor, la tasa intrínseca de crecimiento per cápita es mayor que cero y la población crece al infinito (Tomado de Audesirk et al. 2013 y de Smith y Smith, 2007).

3.- Si la tasa de natalidad (b) es menor que la mortalidad y la *tasa intrínseca de crecimiento per capita es menor que cero*, la población *se extinguirá* (Figura 3.23).

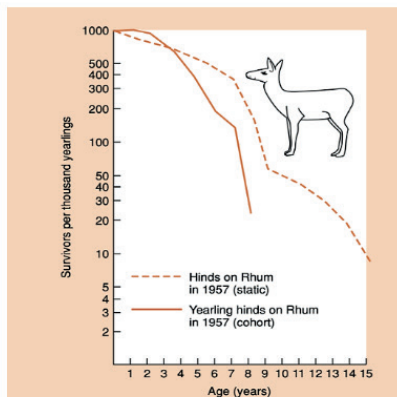
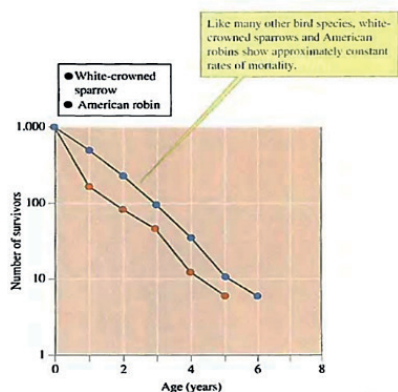


Figura 3.23. Balance entre las tasas instantáneas de natalidad y mortalidad. Cuando la primera es menor que la mortalidad, la tasa intrínseca de crecimiento per capita es menor que cero y la población decrece o se extingue (Tomado de Molles, 2008 y de Begon et al. 2006).

Si se quiere evaluar la tasa intrínseca de crecimiento se tiene que linearizar la ecuación de crecimiento exponencial y queda:

$$\ln N = \ln N_0 + rt$$

con lo cual se puede obtener los parámetros mencionados.

Supuestos ecológicos del modelo exponencial

El modelo de crecimiento exponencial se apoya en una serie de supuestos que deben ser explícitos para su correcta interpretación ecológica:

1. La población es cerrada, o bien las tasas de inmigración y emigración se compensan.
2. Las tasas de natalidad y mortalidad son constantes en el tiempo.
3. No existen limitaciones ambientales ni dependencia de la densidad.
4. La estructura por edades y la proporción de individuos reproductivos no cambian.
5. El ambiente es homogéneo y estable.

Estos supuestos rara vez se cumplen de manera estricta en la naturaleza, razón por la cual el modelo exponencial se considera una **abstracción teórica** y no una descripción literal del crecimiento poblacional real.

Coherencia conceptual entre la tasa intrínseca de crecimiento (r) y el modelo exponencial

Uno de los puntos conceptuales más importantes, y a menudo más confusos para los estudiantes, es la relación entre la **capacidad intrínseca de crecimiento** y el **modelo de crecimiento exponencial**. Es fundamental subrayar que **no son lo mismo**, aunque estén estrechamente vinculados.

La tasa intrínseca de crecimiento (r) es un **parámetro demográfico** que resume el potencial de una población para crecer bajo condiciones ambientales específicas. Este parámetro integra la fertilidad, la longevidad y la velocidad de desarrollo de los organismos, y se deriva de las tasas de natalidad y mortalidad a lo largo del ciclo de vida. En este sentido, r es una **propiedad de la población en un ambiente dado**, no un modelo en sí mismo.

El modelo de crecimiento exponencial, en cambio, es una **herramienta matemática** que utiliza el valor de r para describir cómo cambiaría el tamaño poblacional si ese potencial de crecimiento se expresara plenamente y sin restricciones. Es decir, el modelo exponencial representa la **manifestación teórica del crecimiento poblacional cuando r actúa sin limitaciones ambientales**.

Dicho de otro modo:

- r responde a la pregunta: *¿cuál es el potencial de crecimiento de esta población bajo ciertas condiciones?*
- **El modelo exponencial** responde a la pregunta: *¿cómo cambiaría el tamaño poblacional si ese potencial se mantuviera constante en el tiempo?*

Por ello, el crecimiento exponencial no debe interpretarse como un patrón esperado de manera permanente en la naturaleza, sino como una referencia teórica que permite:

- comprender el significado biológico de r ,
- comparar el potencial de crecimiento entre poblaciones o especies,
- establecer un punto de partida para introducir modelos más realistas.
- **Importancia conceptual del modelo exponencial en ecología de poblaciones**

A pesar de sus limitaciones, el modelo de crecimiento exponencial desempeña un papel central en la ecología de poblaciones. Su valor radica en que establece un escenario idealizado que permite identificar con claridad cuándo y por qué las poblaciones reales se desvían de este patrón. Estas desviaciones, observadas de manera sistemática en la naturaleza, conducen de forma lógica al desarrollo de

modelos que incorporan la dependencia de la densidad y las limitaciones ambientales, como el modelo de crecimiento logístico.

En este sentido, el modelo exponencial no constituye un fin en sí mismo, sino un **eslabón conceptual indispensable** para comprender la regulación del crecimiento poblacional y la transición hacia modelos ecológicamente más realistas (Figura 3.24).

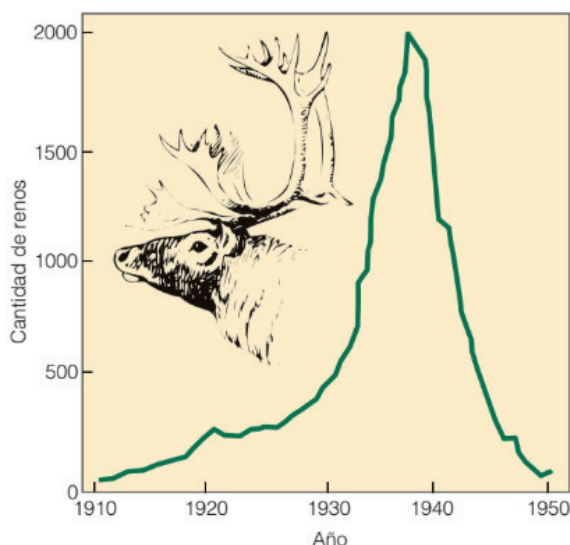


Figura 3.24. Seguimiento del crecimiento experimental de la manada de renos de San Pablo, la sobreexplotación de los recursos degradó el hábitat, cuyo resultado fue una disminución abrupta en las cantidades poblacionales. (Adaptado de Scheffor 1951 tomado de Smith y Smith, 2007).

TASA NETA DE REPRODUCCIÓN (R_0)

Comúnmente llamada tasa de reemplazo refleja el *número promedio de progenie hembra que es capaz de producir solo hembras durante toda su vida* (Rabinovich, 1978, 1980). En este caso R_0 es una cantidad exacta por la cual una población se incrementará en ese número en cada generación. Por ejemplo, la tasa neta de reproducción de una bacteria es igual a 2 porque cada individuo da origen a 2 nuevos individuos.

La forma de obtener R_0 a partir de datos de crecimiento es mediante la fórmula:

$$R_0 = \frac{N_{t+1}}{N_0}$$

Donde:

N_0 = tamaño inicial de la población

N_{t+1} = tamaño de la población a la generación $t+1$ o al siguiente tiempo

R_0 = Tasa neta de reproducción

La tasa intrínseca de crecimiento per capita " r " y la tasa neta de reproducción R_0 proporcionan una medida de la capacidad de multiplicación de la población y por lo tanto estarán relacionadas entre sí. Esto se puede ver de la siguiente manera:

1) Si la tasa de natalidad (b) es igual a la de mortalidad (d), la tasa intrínseca de crecimiento per capita es igual a cero y la *tasa neta de reproducción es igual a 1* (Figura 3.25), la población se mantendrá *constante* (Rabinovich, 1978, 1980).

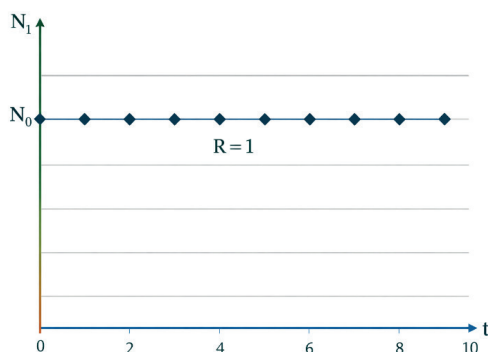


Figura 3.25. Tasa neta de reproducción. Para que la población permanezca constante, las tasas de natalidad y mortalidad deberán ser iguales, la tasa intrínseca de crecimiento per capita igual a cero y la tasa neta de reproducción igual a uno (Modificada de Parra, 2019).

2) Si la tasa de natalidad (b) es mayor que la mortalidad (d), la tasa intrínseca de crecimiento per capita es mayor que cero y la *tasa neta de reproducción es mayor a 1* (Figura 3.26), la población *crece* (Rabinovich, 1978, 1980).

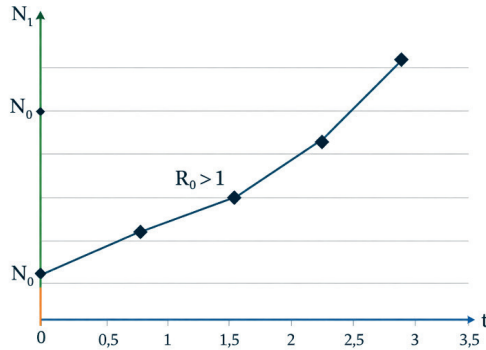


Figura 3.26. Tasa neta de reproducción. Para que la población crezca, deberá ser mayor la natalidad que la mortalidad, la tasa intrínseca de crecimiento per capita mayor que cero y la tasa neta de reproducción mayor que uno. (Modificado de Parra, 2019).

3) Si la tasa de natalidad (b) es menor que la de mortalidad (d), la tasa intrínseca de crecimiento per capita es menor que 0 y la *tasa neta de reproducción es menor a 1* (Figura 3.27), la población se *decrece* (Rabinovich, 1978, 1980).

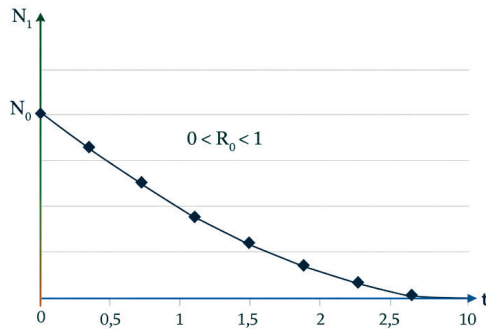


Figura 3.27. Tasa neta de reproducción. Cuando una población decrece o se extingue, es porque la natalidad es menor que la mortalidad, la tasa intrínseca de crecimiento per capita menor a cero y la tasa neta de reproducción menor a uno (Tomado de Parra, 2019).

Tiempo generacional (t)

Representa el *tiempo promedio entre dos generaciones sucesivas*, por ejemplo, es el tiempo que pasa desde huevo hasta cuando es hembra con capacidad de oviposición.

Si en la ecuación de crecimiento exponencial, el lapso en el cual la población ha pasado desde el tamaño inicial (N_0) al tamaño N_t sea el lapso de una generación o tiempo generacional (T), resulta:

$$N_T = N_0 e^{rT}$$

$$\frac{N_T}{N_0} = e^{rT}$$

$$\frac{N_T}{N_0} = R_0$$

donde el lado izquierdo de la relación es la razón entre el número de individuos en el tiempo T y el número de individuos inicial en el lapso de una generación. Esta razón ya se había definido anteriormente por lo cual se puede establecer:

$$R_0 = e^{rT}$$

linealizando la ecuación:

$$\ln R_0 = rT$$

y despejando a la tasa intrínseca de crecimiento per capita:

$$r = \frac{\ln R_0}{T}$$

La relación de las tasas de crecimiento y neta de reproducción es a través del tiempo generacional y su cálculo por este método es muy aproximado al obtenido por el modelo de crecimiento exponencial. Cuando no se conoce el tiempo generacional, se asume que $T=1$.

Limitaciones del crecimiento exponencial en poblaciones naturales

El modelo de crecimiento poblacional exponencial asume un ambiente ilimitado, con recursos abundantes y constantes, y con tasas de natalidad y mortalidad que no dependen del tamaño poblacional. Bajo estas condiciones ideales, el crecimiento de una población se acelera de manera indefinida conforme aumenta el número de individuos. Sin embargo, este escenario rara vez se presenta en la naturaleza.

En los sistemas naturales, los recursos como alimento, espacio, refugio y sitios de reproducción son finitos. A medida que el tamaño poblacional aumenta, la competencia intraespecífica se intensifica y las condiciones ambientales se vuelven progresivamente menos favorables. Como consecuencia, la tasa real de crecimiento poblacional disminuye conforme aumenta la densidad, lo que impide que las poblaciones crezcan indefinidamente.

Estas limitaciones ponen de manifiesto la necesidad de un modelo que incorpore explícitamente el efecto del tamaño poblacional sobre la tasa de crecimiento, es decir, un modelo que considere la **dependencia de la densidad**.

Introducción conceptual al modelo de crecimiento poblacional logístico

El modelo de crecimiento poblacional logístico surge como una extensión del modelo exponencial, al incorporar la influencia de los recursos limitados y la competencia intraespecífica sobre la dinámica poblacional. Este modelo describe un crecimiento inicialmente rápido, similar al exponencial, que posteriormente se desacelera conforme aumenta la densidad poblacional, hasta alcanzar un equilibrio dinámico.

Cuando no se manifiestan las condiciones óptimas e ilimitadas para el desarrollo de la población y existe el efecto de la densidad sobre la tasa de crecimiento o exista una cierta resistencia ambiental para que la población aumente geoméricamente la curva de crecimiento tiende a ser desviada a su derecha (Figura 3.28).

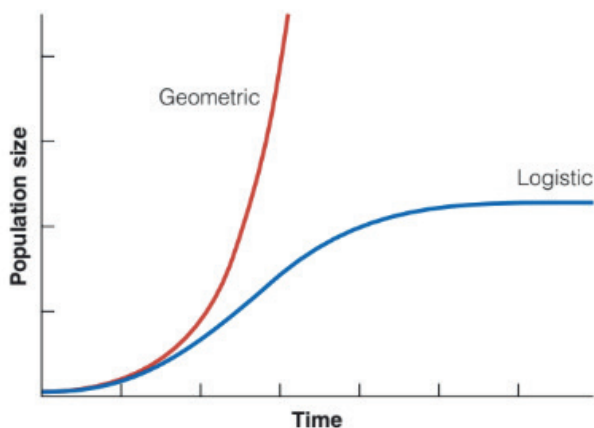


Figura 3.28. Crecimiento poblacional: crecimiento geométrico en un entorno ilimitado y crecimiento logístico (sigmoideo) en un entorno limitado (Tomado de Krebs, 2014).

El gráfico muestra la relación entre el potencial biótico, la resistencia ambiental y el crecimiento de una población, que sólo podrá alcanzar cierto límite o tamaño en función de la capacidad que presente el ambiente para sostenerlos, debido a que el espacio se satura y el alimento se acaba lo que origina una resistencia ambiental (Odum, 1972; Boughey, 1973).

Este equilibrio se conoce como **capacidad de carga** del ambiente y representa el tamaño poblacional máximo que un entorno puede sostener de manera estable a largo plazo.

Este límite se conoce desde el punto de vista ecológico como *capacidad de carga del ambiente* y se denota como “K” que es la *densidad máxima posible de una población dada, que pueda ser soportada por el ambiente sin que se agote el alimento o el espacio*, ecológicamente también se dice, que no sobrepasando dicha densidad *no se manifestarán tan drásticamente la gama de relaciones intraespecíficas en el seno de la población para que no disminuya el tamaño poblacional o se extinga la población, lo que ocurriría si se rebasa dicha capacidad* (Figura 3.29) (Odum, 1972).

Formalización matemática del modelo de crecimiento logístico

Cuando la población crece, la densidad se incrementa, pero al alcanzar altas densidades en la naturaleza la tasa de incremento decrece, a una densidad máxima ya no se incrementa esta tasa por lo tanto la tasa de incremento depende de la densidad y se establece la siguiente relación:

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

Este modelo es una ecuación diferencial no lineal que se conoce como ecuación diferencial de Bernoulli que es una ecuación de primer orden, homogénea y no lineal y propuesta por Verhulst en 1838 (Rabinovich, 1978, 1980). Es el modelo más simple del crecimiento de una población en un medio con limitaciones en espacio y alimento motivado por la abundancia de la población (Figura 29) (Odum, 1972; Boughay, 1973; Brower y Zar, 1984; Hutchinson, 1980; Krebs, 1994; Pianka, 1994).

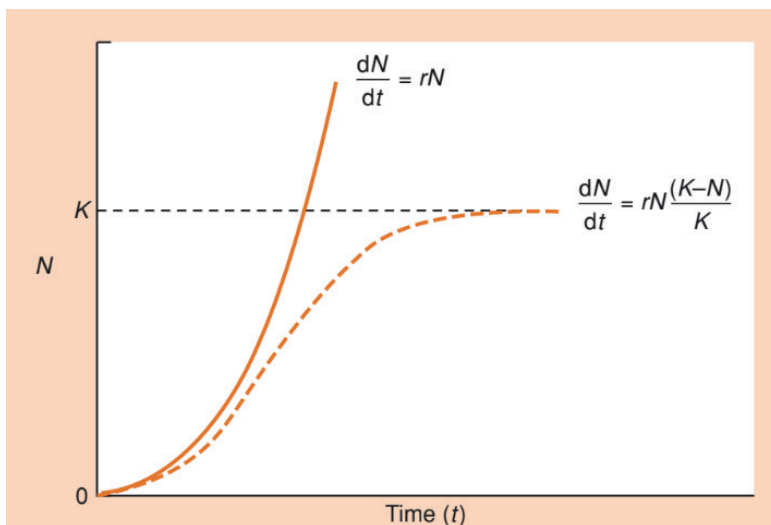


Figura 3.29. Incremento exponencial y sigmoideo de la densidad (N) con el tiempo para modelos de reproducción continua. La ecuación que da el incremento sigmoideo es la ecuación logística (Tomado de Begon et al. 2006).

Trabajar con este modelo es muy complicado y para efectos de evaluaciones se utiliza el modelo integrado que se conoce como la *ecuación general de crecimiento poblacional logístico* (Odum, 1972; Emlen, 1973; Cox, 1976; Rabinovich, 1978, 1980; Brower y Zar, 1984; Begon y Mortimer, 1981; Krebs, 1994):

$$N_t = \frac{K}{1 + e^{a-rt}}$$

Donde:

N_t = es el tamaño de la población al tiempo "t"

K = capacidad de carga del ambiente

e = base de los logaritmos naturales

r = tasa intrínseca de crecimiento per capita

a = constante del modelo que representa un factor de proporcionalidad al número inicial de individuos (se habla del efecto de la densodependencia)

Dinámica del crecimiento logístico

Esta ecuación está representada por la curva sigmoidea o en forma de "S". El crecimiento poblacional descrito por el modelo logístico presenta tres fases principales según la mayoría de los autores (Figura 30):

1. **Fase inicial:** cuando el tamaño poblacional es bajo, la disponibilidad de recursos es alta y el crecimiento es aproximadamente exponencial.
2. **Fase de desaceleración:** conforme aumenta la densidad poblacional, la competencia intraespecífica reduce la tasa de crecimiento.
3. **Fase de equilibrio:** la población se estabiliza alrededor de la capacidad de carga del ambiente, donde las tasas de natalidad y mortalidad tienden a equilibrarse.

Emmel (1975) introduce una cuarta fase llamada de adaptación (Figura 3.30.):

FASE I. Establecimiento o aceleración. Los organismos se están ajustando a las condiciones ambientales, el crecimiento en un principio es lento por un tiempo y su duración estará en función de la tasa de crecimiento y del tamaño de la población.

FASE II. Exponencial. El crecimiento de los organismos es de tipo exponencial y de forma muy rápida, si no hay limitaciones en espacio y alimento.

FASE III. Inflexión. El crecimiento ilimitado se manifiesta hasta que se notan los factores dependientes de la densidad (falta de alimento, espacio, etc), por lo que el ritmo de crecimiento ya no sigue acelerado, sino que empieza a retrasarse hasta que la curva llega a cambiar de dirección. A este punto se le llama punto de inflexión, que es donde la curva cambia de concavidad y entra en una fase de desaceleración, donde el crecimiento se detiene y la tasa de crecimiento y el incremento de la población declina.

FASE IV. Constante o asíntota o estacionaria. En esta fase la curva se hace asíntota y es donde matemáticamente $N_t = K$ que en condiciones naturales una población no mantiene una N_t máxima constante, sino que presenta ciertas fluctuaciones. Esta asíntota está determinada cuando la tasa de crecimiento es igual a cero. El modelo refleja los tres tipos de crecimiento exponencial visto con anterioridad.

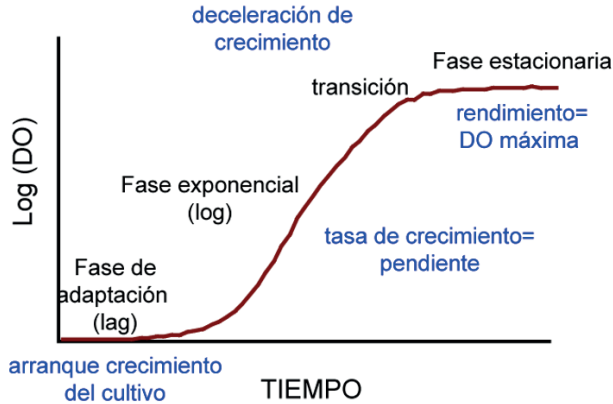


Figura 3.30. Crecimiento logístico. Curva teórica en forma de "S", donde se muestran las diferentes fases o etapas de desarrollo en el crecimiento poblacional en un ambiente limitado.

Para obtener las constantes del crecimiento logístico también se linealiza la ecuación quedando de la siguiente forma:

$$\ln\left(\frac{K - N}{N}\right) = a - rt$$

que es la ecuación de una recta de la forma $y = a - bx$ donde " r " representa el valor absoluto de la pendiente y " a " queda definido como la ordenada al origen, ambas pueden ser obtenidas mediante un análisis de regresión por mínimos cuadrados (Cox, 1976; Brower y Zar, 1984).

Supuestos del modelo de crecimiento poblacional logístico

El modelo de crecimiento poblacional logístico, aunque más realista que el modelo exponencial, sigue siendo una representación simplificada de la dinámica poblacional. Su correcta interpretación requiere reconocer los supuestos ecológicos y demográficos en los que se fundamenta. Estos supuestos limitan su aplicabilidad y explican tanto su utilidad como sus limitaciones.

1. Dependencia de la densidad lineal y negativa

Se asume que la tasa de crecimiento poblacional disminuye de manera progresiva y lineal conforme aumenta el tamaño de la población. En este contexto, el efecto de la densidad se manifiesta como una retroalimentación negativa que reduce el crecimiento a medida que la población se aproxima a la capacidad de carga (K).

2. Capacidad de carga constante

El modelo supone que la capacidad de carga del ambiente es un valor fijo en el tiempo y el espacio. Esto implica que la disponibilidad de recursos, las condiciones ambientales y las interacciones ecológicas permanecen constantes, lo cual rara vez ocurre en ambientes naturales.

3. Respuesta inmediata a los cambios en densidad

Se asume que los efectos de la densidad poblacional sobre la natalidad y la mortalidad son inmediatos, sin retardos temporales. En otras palabras, la población ajusta instantáneamente su tasa de crecimiento en respuesta a los cambios en su tamaño.

4. Población cerrada

El modelo considera poblaciones cerradas, o bien situaciones en las que las tasas de inmigración y emigración se compensan entre sí. Por lo tanto, el crecimiento poblacional depende exclusivamente de los procesos demográficos de natalidad y mortalidad.

5. Estructura poblacional constante

Se asume que la estructura por edades, la proporción de individuos reproductivos y la composición genética de la población no cambian a lo largo del tiempo. Esto permite describir la dinámica poblacional utilizando una única tasa de crecimiento.

6. Ambiente homogéneo

El modelo presupone un ambiente espacialmente homogéneo, sin variaciones locales significativas en la disponibilidad de recursos, condiciones físicas o interacciones biológicas.

7. Ausencia de perturbaciones externas

No se consideran eventos estocásticos o perturbaciones externas como sequías, incendios, epidemias o intervenciones humanas que puedan alterar abruptamente el tamaño poblacional.

Reconocer estos supuestos es fundamental para entender que el modelo logístico **no describe fielmente la complejidad de las poblaciones naturales**, sino que proporciona un marco teórico para analizar la regulación poblacional bajo condiciones idealizadas. Las desviaciones observadas en poblaciones reales, como fluctuaciones, sobrepasos u oscilaciones, surgen precisamente cuando uno o varios de estos supuestos no se cumplen.

Este análisis de los supuestos del modelo logístico prepara el terreno conceptual para abordar enfoques más complejos, como modelos con retardos, variabilidad ambiental, estructura por edades o interacciones entre especies (Odum, 1972; Boughey, 1973; Begon et al., 1990).

Regulación poblacional y mecanismos densodependientes

La **regulación poblacional** se refiere al conjunto de procesos mediante los cuales el tamaño de una población tiende a mantenerse dentro de ciertos límites, evitando tanto el crecimiento indefinido como la extinción inmediata. Desde la perspectiva de la ecología de poblaciones, la regulación emerge cuando la **tasa de crecimiento poblacional depende del tamaño o densidad de la población**, es decir, cuando el crecimiento es **densodependiente**.

En el modelo de crecimiento exponencial, la tasa intrínseca de crecimiento (r) se mantiene constante e independiente del tamaño poblacional. Sin embargo, esta condición rara vez se cumple en la naturaleza. A medida que el número de individuos aumenta, los recursos disponibles por individuo disminuyen, se intensifica la competencia intraespecífica y se modifican las tasas de natalidad y mortalidad. Como consecuencia, la tasa real de crecimiento poblacional disminuye conforme aumenta la densidad.

El modelo logístico incorpora explícitamente este principio al introducir la capacidad de carga (K) y al establecer que la tasa de crecimiento poblacional decrece linealmente con el aumento del tamaño poblacional. De este modo, la regulación poblacional surge como una consecuencia directa de la **dependencia de la densidad**, y no como un equilibrio estático, sino como un balance dinámico entre procesos opuestos (Figura 3.31).

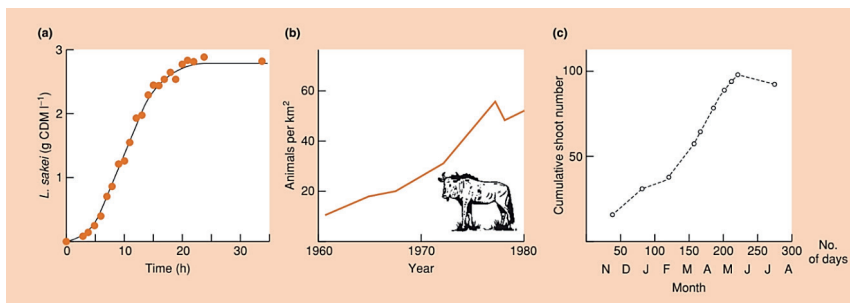


Figura 3.31. Ejemplos reales de crecimiento poblacional en forma de S. (a) La bacteria *Lactobacillus sakei* (medida en gramos de «masa seca celular» (CDM) por litro) cultivada en caldo nutritivo. (Según Leroy y de Vuyst, 2001). (b) La población del ñu *Connochaetes taurinus*, de la región del Serengeti en Tanzania y Kenia, parece estabilizarse tras aumentar desde una baja densidad causada por la peste bovina. (Según Sinclair y Norton-Griffiths, 1982; Deshmukh, 1986). (c) La población de brotes del *Juncus gerardi* anual en un hábitat de marisma salada en la costa oeste de Francia. (Según Bouzille et al., 1997 tomado de Begon et al., 2006).

Mecanismos densodependientes

Los mecanismos densodependientes son aquellos procesos cuyo efecto sobre el crecimiento poblacional se intensifica o debilita en función de la densidad de la población. Entre los más importantes se encuentran:

- **Competencia intraespecífica:** el aumento de la densidad incrementa la competencia por alimento, espacio, refugio y sitios de reproducción, lo que reduce el éxito reproductivo y/o incrementa la mortalidad.
- **Regulación por recursos:** la disponibilidad limitada de recursos conduce a una reducción progresiva de la tasa de natalidad o a un aumento de la mortalidad conforme la población se aproxima a (K).
- **Interacciones biológicas:** aunque no están explícitamente incluidas en el modelo logístico simple, procesos como la depredación, el parasitismo y las enfermedades suelen intensificarse a altas densidades y actuar como factores reguladores.
- **Cambios fisiológicos y conductuales:** el estrés asociado a altas densidades puede alterar la reproducción, el crecimiento individual y la supervivencia.

Estos mecanismos actúan de forma integrada, modificando los componentes demográficos fundamentales, natalidad y mortalidad, y generando una retroalimentación negativa que limita el crecimiento poblacional.

Regulación poblacional como proceso dinámico

Es importante enfatizar que la regulación poblacional no implica que el tamaño de la población permanezca constante en el tiempo. Incluso en poblaciones reguladas, el tamaño poblacional puede fluctuar alrededor de la capacidad de carga como respuesta a variaciones ambientales, perturbaciones externas o cambios internos en la estructura de la población. El modelo logístico clásico representa una aproximación idealizada de este proceso regulatorio.

Variaciones del modelo logístico: retardos, sobrepasos y oscilaciones

Aunque el modelo logístico simple proporciona una primera aproximación al crecimiento regulado, asume que la respuesta de la población a los cambios en densidad es **inmediata**. En poblaciones reales, esta suposición rara vez se cumple. Como resultado, se han desarrollado variaciones del modelo logístico que incorporan **retardos temporales** y generan dinámicas más complejas, como sobrepasos y oscilaciones.

Retardos en la respuesta densodependiente

Un **retardo** ocurre cuando el efecto de la densidad poblacional sobre la natalidad o la mortalidad no se manifiesta de forma instantánea, sino después de un cierto intervalo de tiempo. Estos retardos pueden originarse por diversas razones, entre ellas:

- ciclos de vida largos,
- tiempo necesario para que la escasez de recursos afecte la reproducción,
- acumulación progresiva de estrés o daño fisiológico,
- respuesta retardada de depredadores o patógenos.

Cuando se incorporan retardos al modelo logístico, la población puede continuar creciendo incluso después de haber alcanzado o superado la capacidad de carga.

Sobrepasar de la capacidad de carga

El **sobrepaso** ocurre cuando el tamaño poblacional excede temporalmente la capacidad de carga del ambiente. En este escenario, la población utiliza recursos acumulados o reservas ambientales, pero esta situación no es sostenible. Como consecuencia, el sobrepaso suele ir seguido de una disminución poblacional, a veces abrupta, debido al agotamiento de los recursos o al aumento de la mortalidad.

Este comportamiento no contradice el concepto de regulación poblacional, sino que refleja la naturaleza dinámica y no instantánea de los mecanismos densodependientes.

Oscilaciones poblacionales

Cuando los retardos son suficientemente grandes, el sistema poblacional puede entrar en un régimen de **oscilaciones** alrededor de la capacidad de carga. En lugar de estabilizarse en un valor cercano a (K) , la población alterna fases de crecimiento y decrecimiento, generando fluctuaciones periódicas o cuasi-periódicas en el tamaño poblacional (Figura 3.32).

Estas oscilaciones pueden ser:

- **amortiguadas**, cuando la amplitud de las fluctuaciones disminuye con el tiempo hasta alcanzar un equilibrio,
- **persistentes**, cuando las fluctuaciones se mantienen en el tiempo,
- incluso **inestables**, cuando las variaciones aumentan y conducen a colapsos poblacionales.

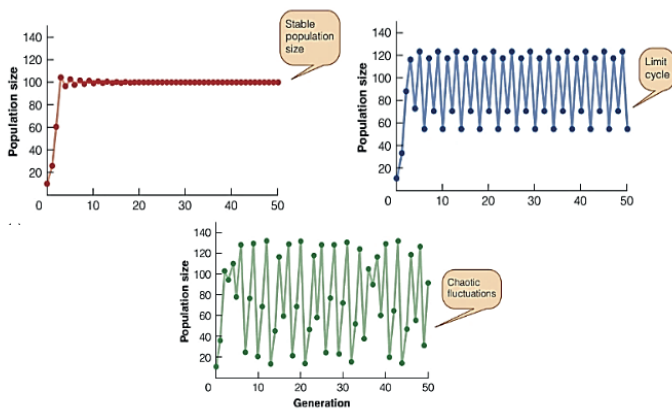


Figura 3.32. Ejemplos de crecimiento poblacional con diferentes oscilaciones (Tomado de Krebs, 2014).

Las variaciones del modelo logístico ponen de manifiesto que la regulación poblacional no es un proceso simple ni uniforme. La dependencia de la densidad, los retardos temporales y la variabilidad ambiental interactúan para producir una amplia gama de dinámicas poblacionales. En este contexto, el modelo logístico clásico debe entenderse como un punto de partida conceptual que permite avanzar hacia interpretaciones más realistas del crecimiento y la regulación de las poblaciones naturales.

En la siguiente figura y tabla 3. se comparan los supuestos de los modelos de crecimiento poblacional exponencial y logístico, con la finalidad de presentar claridad conceptual (Figura 3.33, Tabla 3. 3).

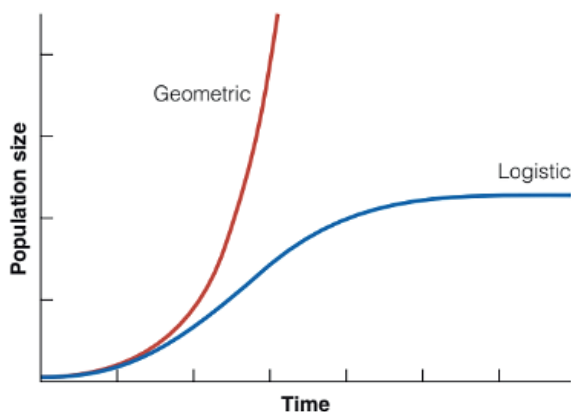


Figura 3.33. Crecimiento poblacional: crecimiento geométrico en un entorno ilimitado y crecimiento logístico (sigmoideo) en un entorno limitado (Tomado de Krebs, 2014).

Tabla 3. 3. Comparación de los modelos de crecimiento exponencial y logístico.

Aspecto	Modelo exponencial	Modelo logístico
Dependencia de la densidad	No existe dependencia de la densidad; la tasa de crecimiento es independiente del tamaño poblacional	Existe dependencia de la densidad; la tasa de crecimiento disminuye conforme aumenta el tamaño poblacional
Tasa de crecimiento (r)	Constante y máxima; representa el potencial intrínseco de crecimiento	Constante, pero su efecto se ve modulado por la densidad poblacional
Capacidad de carga (K)	No considerada	Considerada explícitamente como límite ambiental del crecimiento
Disponibilidad de recursos	Ilimitada y constante	Limitada; disminuye progresivamente conforme aumenta la población
Competencia intraespecífica	Ausente	Presente e intensificada a altas densidades
Población abierta o cerrada	Población cerrada o con inmigración y emigración equilibradas	Población cerrada o con inmigración y emigración equilibradas
Respuesta a cambios en densidad	Inmediata y sin retroalimentación negativa	Inmediata y con retroalimentación negativa
Estructura poblacional	Constante; no se considera estructura por edades ni genética	Constante; no se considera estructura por edades ni genética
Variabilidad ambiental	Ambiente estable y homogéneo	Ambiente estable y homogéneo
Crecimiento a largo plazo	Crecimiento indefinido	Crecimiento limitado que converge a un equilibrio alrededor de (K)
Forma de la curva de crecimiento	Curva exponencial en forma de "J"	Curva sigmoidea en forma de "S"
Realismo ecológico	Muy bajo; modelo puramente idealizado	Moderado; incorpora regulación densodependiente básica

CONSIDERACIONES MODERNAS EN LA MODELIZACIÓN DEL CRECIMIENTO POBLACIONAL

El modelo de crecimiento logístico, a pesar de su elegancia y simplicidad, representa una idealización de las dinámicas poblacionales. La ecología moderna, apoyada por herramientas estadísticas avanzadas y datos experimentales de alta calidad, ha comenzado a confrontar estos modelos teóricos con la complejidad del mundo real. Un desafío central es que las poblaciones naturales no sólo están limitadas por la capacidad de carga, sino que también están sujetas a fluctuaciones estocásticas, es decir, a variaciones aleatorias inherentes a los procesos demográficos.

Un estudio clave de Rosenbaum y Fronhofer (2023) utilizando microcosmos experimentales con el protista *Tetrahymena thermophila* destaca una distinción fundamental para entender estas fluctuaciones: la diferencia entre error de proceso y error de observación.

- Error de proceso: Se refiere a la variabilidad estocástica real en la dinámica de la población, como las fluctuaciones aleatorias en las tasas de natalidad y mortalidad. Es una característica intrínseca del sistema biológico.

- Error de observación: Representa la imprecisión en la medición del tamaño poblacional. Es una limitación del método de muestreo, no de la población en sí.

Tradicionalmente, los modelos se ajustaban a los datos intentando minimizar la distancia entre la curva teórica y los puntos observados (un método conocido como *trajectory matching*), lo cual asume que toda la variabilidad se debe al error de observación. Sin embargo, Rosenbaum y Fronhofer (2023) demuestran que este enfoque puede llevar a estimaciones sesgadas de los parámetros poblacionales, como la tasa intrínseca de crecimiento (r) y la capacidad de carga (K).

Para abordar esta complejidad, se han desarrollado enfoques estadísticos más sofisticados, como los modelos de espacio de estados (State-Space Models, SSM). Estos modelos son capaces de separar y estimar simultáneamente tanto el error de proceso como el de observación, proporcionando una representación más fiel de la dinámica poblacional. Los hallazgos sugieren que, aunque los modelos determinísticos como el logístico pueden ser adecuados cuando la estocasticidad ambiental es baja y los datos son precisos, los modelos de espacio de estados ofrecen una robustez y precisión superiores en escenarios más complejos y realistas.

Esta perspectiva moderna no invalida el modelo logístico, sino que lo contextualiza como un pilar fundamental sobre el cual se construyen modelos más detallados que incorporan la incertidumbre y la variabilidad inherentes a los sistemas ecológicos.

MODELOS ALTERNATIVOS DE CRECIMIENTO DENSODEPENDIENTE: EL MODELO DE BEVERTON-HOLT

Si bien el modelo logístico es el más conocido para describir el crecimiento dependiente de la densidad, no es el único. Una alternativa importante es el modelo de Beverton-Holt, que surge de estudios en pesquerías pero es aplicable a una amplia gama de poblaciones.

A diferencia del modelo logístico, donde la tasa de crecimiento *per capita* disminuye linealmente con la densidad, el modelo de Beverton-Holt propone una relación hipérbolica.

La formulación en tiempo continuo del modelo de Beverton-Holt es la siguiente:

$$dN/dt = (b / (1 + \beta N - d)) N,$$

Donde:

- b es la tasa de natalidad máxima a baja densidad.
- d es la tasa de mortalidad, asumida como constante.
- β es un parámetro que escala la reducción de la natalidad con la densidad.

En este modelo, la tasa de natalidad *per capita* ($b / (1 + \beta N)$) decrece a medida que la población (N) aumenta, pero nunca llega a cero. La tasa intrínseca de crecimiento a densidades bajas es $r = b - d$, y la capacidad de carga es $K = r_0 / (\beta d)$.

Rosenbaum y Fronhofer (2023) compararon directamente el ajuste del modelo logístico y el de Beverton-Holt a datos experimentales. Sus resultados indican que ambos modelos pueden describir adecuadamente los datos de crecimiento de una sola especie, y la elección entre uno y otro puede depender de los mecanismos biológicos subyacentes que regulan la población. Por ejemplo, si la competencia afecta principalmente a la supervivencia (mortalidad), el modelo logístico podría ser más apropiado, mientras que si afecta a la fecundidad (natalidad), el de Beverton-Holt podría ofrecer una mejor descripción.

DEPENSACIÓN Y EL EFECTO ALLEE

Los modelos logísticos y de Beverton-Holt asumen que la tasa de crecimiento *per capita* es máxima cuando la densidad poblacional es muy baja. Sin embargo, en muchas especies, las bajas densidades pueden ser perjudiciales para el crecimiento o la supervivencia, un fenómeno conocido como depensación o efecto Allee. Este efecto puede surgir por diversas razones, como la dificultad para encontrar pareja, la reducción de la defensa cooperativa contra depredadores o la ineficacia en la alimentación en grupo.

Cuando el efecto Allee es lo suficientemente fuerte como para que la tasa de crecimiento *per capita* se vuelva negativa por debajo de un cierto umbral de densidad, se habla de un efecto Allee fuerte, que puede llevar a una población a la extinción si cae por debajo de ese umbral crítico.

Para incorporar este fenómeno, los modelos de crecimiento pueden ser modificados. Por ejemplo, el modelo logístico con un término de efecto Allee se puede formular de la siguiente manera, según lo presentado por Rosenbaum y Fronhofer (2023):

$$dN/dt = (b/1 + \beta N - d - \eta / 1 + \gamma N) N$$

Donde:

- η (eta) representa la magnitud del efecto Allee (la máxima reducción en la tasa de crecimiento a baja densidad).
- γ (gamma) controla cómo disminuye el efecto Allee a medida que la densidad aumenta.

La inclusión del efecto Allee es crucial para la biología de la conservación, ya que implica la existencia de umbrales poblacionales por debajo de los cuales la recuperación de una especie amenazada se vuelve improbable sin intervención. Identificar y cuantificar el efecto Allee a partir de datos empíricos es un desafío, ya que requiere observaciones precisas a densidades poblacionales muy bajas, pero es fundamental para predecir la viabilidad de poblaciones pequeñas, (Rosenbaum y Fronhofer, 2023).

MODELOS ESTRUCTURADOS POR EDAD: BASES CONCEPTUALES Y DEMOGRÁFICAS

1. La edad como variable demográfica fundamental

En ecología de poblaciones, la abundancia describe únicamente el número total de individuos que conforman una población; sin embargo, este parámetro, por sí solo, resulta insuficiente para comprender su funcionamiento interno, ya que no proporciona información sobre las diferencias demográficas y biológicas entre los individuos que la integran (Smith y Smith, 2007). En la mayoría de las poblaciones naturales, los individuos no son idénticos ni atraviesan los mismos procesos vitales de manera simultánea. Salvo en casos particulares como muchas plantas anuales y numerosos insectos en los que cada generación completa su ciclo de vida dentro de una misma estación sin coexistir con la siguiente, las poblaciones presentan generaciones superpuestas y, por tanto, una estructura interna definida.

Desde una perspectiva demográfica, esta heterogeneidad se organiza fundamentalmente a partir de la **edad**, entendida no sólo como el tiempo cronológico transcurrido desde el nacimiento o la germinación, sino como una variable que resume la historia de supervivencia y reproducción de un individuo. La edad constituye el criterio central para agrupar individuos en clases con probabilidades similares de supervivencia y fecundidad, lo que la convierte en un eje clave para el análisis poblacional.

La **estructura por edad** se define como la cantidad o proporción de individuos que pertenecen a diferentes clases etarias dentro de una población (Smith y Smith, 2007). Su importancia radica en que las tasas vitales no se distribuyen de manera uniforme a lo largo del ciclo de vida. La reproducción suele restringirse a determinados intervalos de edad, mientras que la mortalidad puede concentrarse en etapas específicas, particularmente en edades tempranas o avanzadas. En consecuencia, las proporciones relativas de los distintos grupos etarios influyen directamente en la velocidad con la que una población crece, se mantiene estable o disminuye.

Desde un enfoque ecológico funcional, las poblaciones suelen dividirse en grandes clases de edad o etapas del ciclo de vida, comúnmente denominadas pre reproductiva, reproductiva y posreproductiva. Un ejemplo clásico es la población humana, que puede clasificarse en individuos jóvenes, adultos en edad reproductiva y laboral, y personas de la tercera edad (Smith y Smith, 2007). No obstante, la duración de cada etapa y su influencia sobre la dinámica poblacional dependen estrechamente del ciclo de vida de la especie. En organismos anuales, la duración de la fase pre reproductiva tiene poca influencia sobre la tasa de crecimiento poblacional; en contraste, en especies con tiempos de gestación prolongados o maduración tardía, este periodo ejerce un efecto profundo sobre la dinámica demográfica. Las especies de vida corta suelen presentar incrementos poblacionales rápidos y cortos intervalos generacionales, mientras que las especies longevas como elefantes y ballenas, muestran incrementos lentos y amplias separaciones entre generaciones (Smith y Smith, 2007).

Desde el punto de vista demográfico, la edad permite establecer clases discretas (x , $x+1$, $x+2$, ...) que constituyen la base matemática de las tablas de vida y de los modelos matriciales. En estos enfoques, la edad se maneja como una variable que avanza en intervalos regulares, lo cual resulta particularmente adecuado para poblaciones con reproducción estacional y dinámica en tiempo discreto. Esta formalización conecta directamente la biología del ciclo de vida con la dinámica poblacional y justifica el desarrollo de modelos estructurados por edad.

2. Estimación de la edad en poblaciones naturales

Para describir formalmente la estructura por edad de una población es indispensable contar con métodos que permitan estimar la edad de los individuos. En poblaciones humanas esta tarea resulta relativamente sencilla; sin embargo, en poblaciones naturales representa un desafío metodológico considerable (Smith y Smith, 2007). El método más preciso consiste en marcar individuos jóvenes y dar seguimiento a su supervivencia a lo largo del tiempo, lo que permite conocer con exactitud la edad de cada organismo. No obstante, este enfoque requiere grandes tamaños de muestra y periodos prolongados de observación, lo que lo hace costoso y logísticamente complejo.

Por esta razón, los ecólogos recurren con frecuencia a métodos indirectos, menos precisos, pero operativamente viables. En animales silvestres, la edad puede inferirse a partir del análisis de restos de individuos muertos. En ungulados y otros mamíferos, se emplean criterios como el desgaste y reemplazo dental, los anillos de crecimiento en el cemento de los dientes o los anillos anuales en los cuernos. En aves, los cambios y el desgaste del plumaje permiten distinguir, en ciertas especies, entre individuos jóvenes, subadultos y adultos (Smith y Smith, 2007).

En las plantas, los estudios sobre estructura por edad son relativamente escasos, principalmente debido a la dificultad para determinar la edad real de los individuos y a la distinción entre individuos genéticos (genetes) y ramets clonales. En silvicultura, se ha utilizado el diámetro del tronco a la altura del pecho como un indicador indirecto de edad, bajo el supuesto de que el diámetro aumenta con el tiempo. Sin embargo, este supuesto se cumple principalmente en árboles dominantes del dosel, mientras que los individuos del sotobosque, plantones y juveniles pueden presentar diámetros pequeños pese a tener edades similares a las de árboles grandes, debido a limitaciones de luz, agua o nutrientes (Smith y Smith, 2007). En árboles con crecimiento estacional, el conteo de anillos anuales permite una estimación más precisa de la edad, mientras que en plantas herbáceas de vida corta el marcaje y seguimiento de plántulas sigue siendo el método más confiable.

3. REPRESENTACIÓN DE LA ESTRUCTURA POR EDAD DE UNA POBLACIÓN: ¿QUÉ SON Y PARA QUÉ SIRVEN?

Una herramienta descriptiva fundamental para representar la estructura por edad de una población son las pirámides de edad, las cuales constituyen instantáneas de la población en un momento determinado y muestran los tamaños relativos de los distintos grupos etarios. Estas representaciones reflejan directamente los patrones de mortalidad y reproducción específicos de cada edad, permitiendo visualizar cómo se distribuyen los individuos jóvenes, adultos y viejos dentro de la población (Smith y Smith, 2007).

Las pirámides de edad son representaciones gráficas que organizan a los individuos de una población en clases de edad o estadios ontogenéticos, lo que facilita la comprensión de la estructura poblacional y su dinámica. Desde una perspectiva ecológica, la estructura por edad constituye un componente central de la dinámica poblacional, ya que determina el potencial de crecimiento, la estabilidad demográfica y la respuesta de la población frente a cambios ambientales. En general, una población con una alta proporción de individuos jóvenes tendrá mayor capacidad de aumentar su tamaño en el futuro que una población dominada por individuos adultos o envejecidos (Begon et al., 2006; Krebs, 2014).

Estas representaciones no sólo describen cómo está conformada la población en un momento dado, sino que también permiten inferir procesos demográficos subyacentes, como las tasas de reclutamiento, la supervivencia diferencial entre edades y la presión selectiva que actúa sobre distintos estadios del ciclo de vida (Ricklefs y Miller, 1999). Por esta razón, las pirámides de edad son herramientas clave para interpretar el estado actual de una población y anticipar su posible trayectoria futura.

En ecología, las pirámides de edad pueden construirse con base en edades cronológicas (por ejemplo, años de vida) o utilizando estadios funcionales, como larvas, juveniles y adultos reproductivos. Esto es especialmente relevante en organismos con ciclos de vida complejos, como muchos invertebrados, peces y plantas, donde los estadios del desarrollo tienen funciones ecológicas claramente diferenciadas. En ambos casos, el objetivo es el mismo: comprender cómo se distribuyen los individuos dentro de la población y qué implicaciones tiene esa distribución para su persistencia, crecimiento y regulación a lo largo del tiempo (Figura 3.34) (Begon et al., 2006).

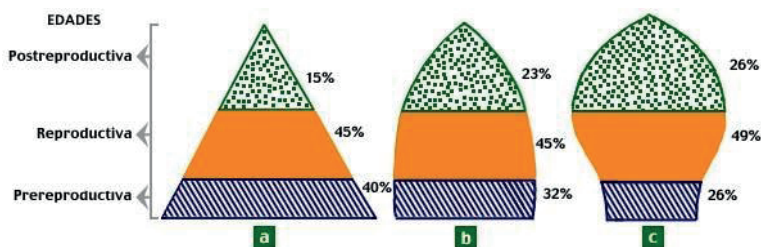


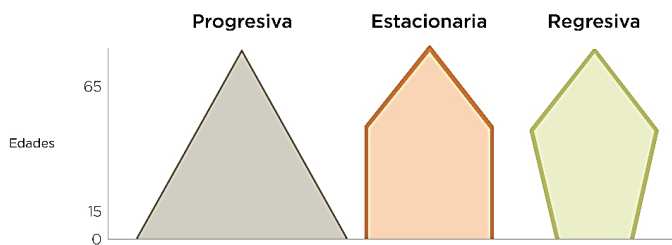
Figura 3.34. Pirámides de una población de acuerdo a sus etapas reproductivas (Tomado de Smith y Smith, 2007).

¿Cómo se interpreta una pirámide de edad?

La forma de la pirámide de edad refleja directamente los patrones de natalidad y mortalidad de la población. Una base amplia indica una alta incorporación de individuos jóvenes, mientras que una base estrecha sugiere un bajo reclutamiento. De manera similar, la presencia o ausencia de individuos en edades avanzadas proporciona información sobre la supervivencia adulta.

TIPOS DE PIRÁMIDES DE EDAD Y SU SIGNIFICADO ECOLÓGICO

De manera general, las pirámides de edad se clasifican en tres tipos básicos según su forma: **expansiva**, **estacionaria** y **regresiva**. Cada una refleja combinaciones particulares de natalidad, mortalidad y supervivencia, y se asocia con distintos estados dinámicos de la población (Figura 3.35).



IGN - Atlas Nacional Interactivo de Argentina

Figura 3.35. Pirámides de población y sus formas generales
(Tomado de <https://ide.ign.gob.ar/portal/apps>).

Pirámide de edad expansiva: poblaciones en crecimiento

La pirámide de edad expansiva se caracteriza por una base muy ancha y un estrechamiento progresivo hacia las edades mayores. Esta forma indica que la población produce una gran cantidad de individuos jóvenes, lo que se traduce en una alta proporción de organismos en los primeros grupos etarios. Sin embargo, también refleja que muchos de estos individuos no alcanzan la edad adulta, debido a una elevada mortalidad en los primeros estadios del ciclo de vida (Figura 3.36).

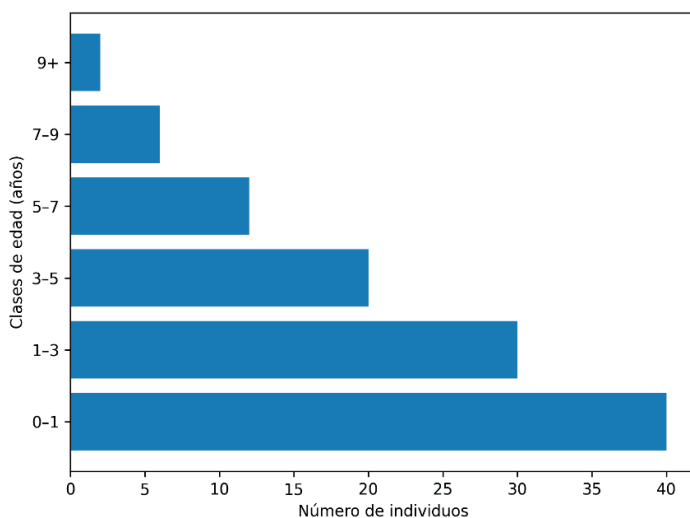


Figura 3.36. Representación teórica de una pirámide de edad expansiva, caracterizada por una base amplia que indica una alta proporción de individuos jóvenes y un estrechamiento progresivo hacia las edades mayores. Este tipo de estructura es típico de poblaciones con altas tasas de natalidad y elevada mortalidad en los primeros estadios de vida, y se asocia con un alto potencial de crecimiento poblacional.

Este tipo de estructura es típico de poblaciones con altas tasas de natalidad y elevada mortalidad temprana, un rasgo común en muchas especies con estrategias de historia de vida tipo *r* (Begon et al., 2006). Desde una perspectiva ecológica, una pirámide expansiva sugiere que la población tiene un alto potencial de crecimiento, siempre que las condiciones ambientales permitan que una fracción suficiente de los individuos jóvenes sobreviva hasta alcanzar la madurez reproductiva.

Las pirámides expansivas son frecuentes en poblaciones que colonizan ambientes nuevos o perturbados, así como en especies con reproducción masiva y poco o nulo cuidado parental. Este patrón es común en numerosos insectos, peces y plantas anuales, donde la producción de grandes cantidades de descendencia compensa las altas tasas de mortalidad temprana y favorece el rápido incremento poblacional cuando las condiciones son favorables (Ricklefs y Miller, 1999; Begon et al., 2006).

Ejemplo ecológico: una población de peces estuarinos con desove masivo presenta muchos huevos y larvas, pero solo una fracción pequeña sobrevive hasta la edad adulta. La pirámide resultante muestra una base amplia y una cima estrecha. En la Figura 3.37, se presenta con fines didácticos las tres formas de pirámides de edad en poblaciones humanas con datos reales.

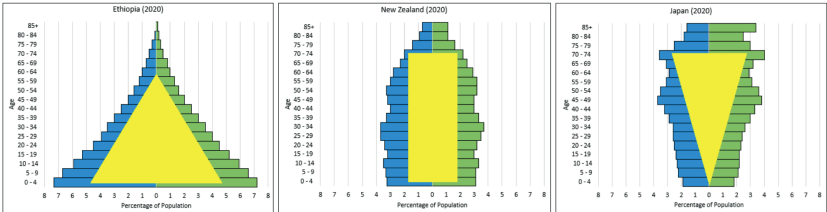


Figura 3.37. Ejemplo de pirámides de edad en poblaciones humanas construidas a partir de datos reales que ilustran los tres patrones generales de estructura poblacional: expansivo, estacionario y regresivo. Estas representaciones permiten comparar cómo las diferencias en natalidad y mortalidad se reflejan en la forma de la pirámide.

Pirámide de edad estacionaria: poblaciones estables

La pirámide de edad estacionaria presenta una base de tamaño similar a los grupos de edades intermedias, con una reducción gradual en las clases más viejas (Figura 3.38). Esta forma indica que las tasas de natalidad y mortalidad se encuentran aproximadamente equilibradas, de modo que la cantidad de individuos que nacen es cercana a la cantidad de individuos que mueren. Como resultado, el tamaño poblacional se mantiene relativamente constante a lo largo del tiempo (Krebs, 2014). Desde una perspectiva ecológica, este tipo de estructura se asocia con poblaciones que se encuentran cercanas a la capacidad de carga del ambiente. En estas condiciones, la competencia por recursos y otros mecanismos de regulación densodependiente actúan limitando el crecimiento poblacional y manteniendo un estado de estabilidad demográfica.

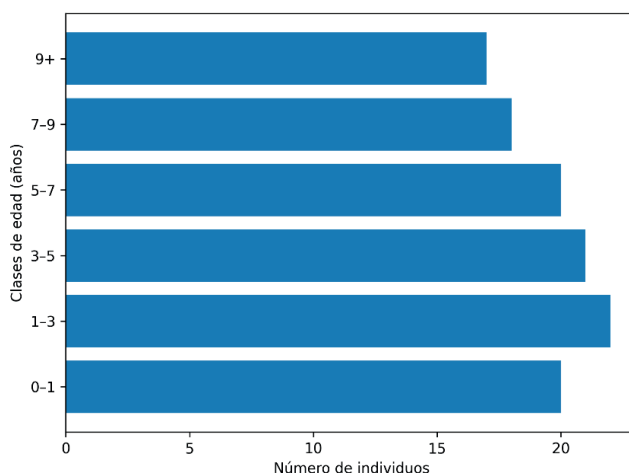


Figura 3.38. Modelo teórico de una pirámide de edad estacionaria, donde las clases de edad jóvenes y adultas presentan tamaños similares, lo que refleja un equilibrio aproximado entre natalidad y mortalidad. Esta estructura es característica de poblaciones estables que se encuentran cerca de la capacidad de carga del ambiente.

Las pirámides estacionarias son características de poblaciones estables de vertebrados, plantas perennes y otros organismos con ciclos de vida largos, en los que la supervivencia adulta es relativamente alta y la reproducción está regulada por factores ambientales y biológicos (Begon et al., 2006). Este tipo de estructura refleja poblaciones que persisten en el tiempo sin presentar incrementos o disminuciones marcadas en su tamaño.

Ejemplo ecológico: una población de mamíferos medianos o de plantas perennes que habita un ecosistema poco perturbado suele presentar una pirámide de edad cercana al estado estacionario, lo que evidencia una dinámica poblacional regulada por la disponibilidad de recursos y las interacciones intraespecíficas. En la Figura 3.39, se presenta con fines didácticos las tres formas de pirámides de edad en poblaciones humanas y datos reales.

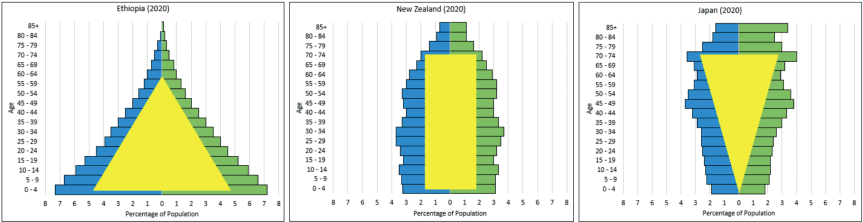


Figura 3.39. Ejemplo de pirámides de edad en poblaciones humanas construidas a partir de datos reales que ilustran los tres patrones generales de estructura poblacional: expansivo, estacionario y regresivo. Estas representaciones permiten comparar cómo las diferencias en natalidad y mortalidad se reflejan en la forma de la pirámide.

Pirámide de edad regresiva o constrictiva: poblaciones en declive

La pirámide de edad regresiva o constrictiva se distingue por una base estrecha y una mayor proporción de individuos en edades adultas y viejas, junto con una baja representación de individuos juveniles (Figura 3.40). Esta estructura indica un bajo reclutamiento, es decir, una incorporación reducida de nuevos individuos a la población. Este patrón suele estar asociado con bajas tasas de reproducción, alta mortalidad temprana o con el deterioro de las condiciones ambientales que afectan la supervivencia de los estadios iniciales del ciclo de vida (Smith y Smith, 2007).

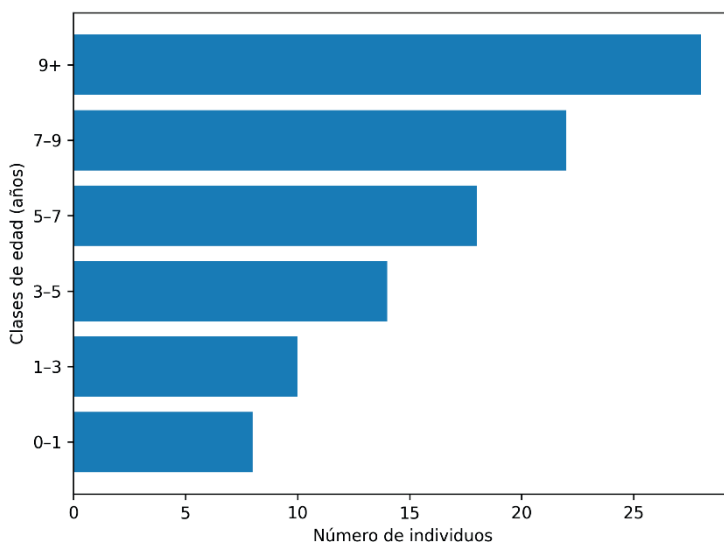


Figura 3.40. Representación teórica de una pirámide de edad regresiva, distinguida por una base estrecha y una mayor proporción relativa de individuos adultos y viejos. Este patrón indica un bajo reclutamiento de individuos jóvenes y suele asociarse con poblaciones en declive o sometidas a condiciones ambientales desfavorables.

Desde una perspectiva ecológica, una pirámide regresiva constituye una señal de advertencia, ya que sugiere que la población podría encontrarse en declive. Cuando la escasa incorporación de individuos jóvenes no compensa la mortalidad de los adultos, el tamaño poblacional tiende a disminuir con el tiempo. Este tipo de estructura es frecuente en poblaciones sometidas a presiones antrópicas intensas, como la sobreexplotación, la fragmentación del hábitat, la contaminación o cambios ambientales abruptos, y resulta particularmente relevante en estudios de conservación y manejo de recursos naturales (Ricklefs y Miller, 1999; Krebs, 2014).

Las pirámides regresivas reflejan poblaciones con una dinámica demográfica comprometida, en las que la persistencia a largo plazo depende de la recuperación de las tasas de reproducción y del mejoramiento de las condiciones ambientales que favorezcan la supervivencia de los individuos jóvenes.

Ejemplo ecológico: poblaciones de peces sometidas a sobrepesca o especies vegetales que habitan en ambientes fragmentados suelen presentar pirámides de edad regresivas, caracterizadas por la escasez de juveniles y el predominio de individuos adultos. En la Figura 3.41, se presenta con fines didácticos las tres formas de pirámides de edad en poblaciones humanas y datos reales.

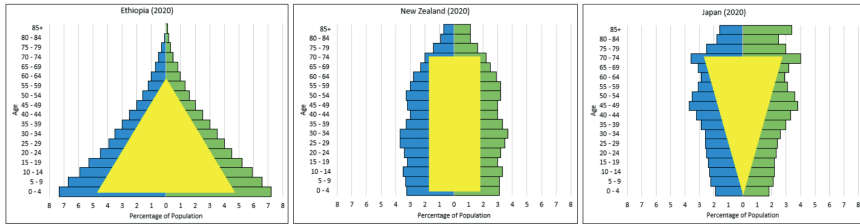


Figura 3.41. Ejemplo de pirámides de edad en poblaciones humanas construidas a partir de datos reales que ilustran los tres patrones generales de estructura poblacional: expansivo, estacionario y regresivo. Estas representaciones permiten comparar cómo las diferencias en natalidad y mortalidad se reflejan en la forma de la pirámide.

Importancia ecológica de las pirámides de edad

El análisis de las pirámides de edad permite evaluar el estado demográfico de una población y anticipar su trayectoria futura. La forma general de la pirámide refleja el equilibrio entre natalidad y mortalidad, y proporciona información clave sobre el potencial de crecimiento o disminución poblacional. En términos generales, una población con una estructura predominantemente juvenil tiene mayor probabilidad de crecer, mientras que una población dominada por individuos adultos o senescentes puede experimentar estabilidad temporal o un declive a mediano plazo (Figura 3.42) (Begon et al., 2006).

Las pirámides de edad también permiten diferenciar poblaciones con estructuras expansivas, estacionarias o regresivas, lo que resulta fundamental para interpretar su dinámica. Mientras que una estructura expansiva se asocia con altas probabilidades de crecimiento poblacional, una estructura regresiva indica un riesgo potencial de disminución o desaparición local si no se incrementa la incorporación de nuevos individuos.

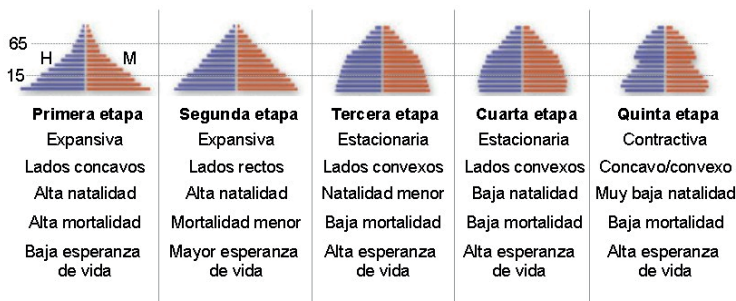


Figura 3.42. Pirámides de población y sus formas según el modelo de Transición Demográfica (Tomado de Zaragoza et al.).

Desde una perspectiva ecológica más amplia, estas representaciones son esenciales para comprender la relación entre la estructura poblacional y procesos ecológicos clave, como la competencia intraespecífica, la depredación selectiva por edad y la respuesta de las poblaciones ante perturbaciones ambientales. En conjunto con otras herramientas demográficas, como las tablas de vida y las curvas de supervivencia, las pirámides de edad constituyen un marco integrador para el análisis de la dinámica de las poblaciones naturales (Krebs, 2014).

Finalmente, las pirámides de edad son herramientas clave en estudios de ecología aplicada, conservación y manejo de recursos naturales, ya que permiten identificar poblaciones vulnerables y evaluar el impacto de perturbaciones ambientales, como la sobrepesca, la pérdida de hábitat o el cambio climático. Su análisis facilita la toma de decisiones orientadas al manejo sostenible y a la conservación de las poblaciones naturales (Figura 3.43) (Krebs, 2014; Begon et al., 2006).

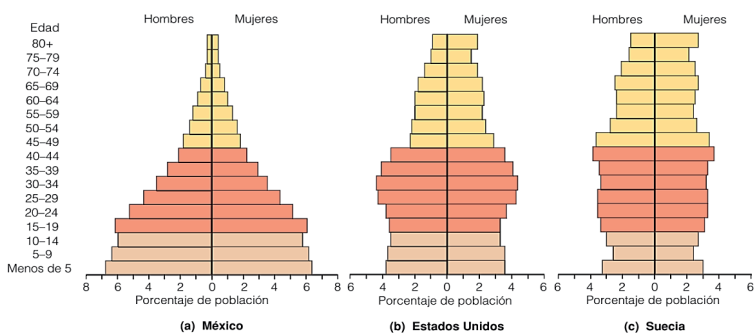


Figura 3.43. Pirámides de edad para tres poblaciones humanas en 1989. (a) México muestra una población en aumento. Una amplia base de jóvenes entrarán en las clases de edad reproductiva. (b) La pirámide de edad de los Estados Unidos posee una forma menos cónica. Las clases de edad más jóvenes ya no son las más grandes. (c) La pirámide de edad de Suecia es la típica de una población que se acerca a una tasa de crecimiento cero (Tomada de Smith y Smith, 2007).

En poblaciones vegetales, la distribución por clases de edad suele estar fuertemente sesgada, ya que los árboles dominantes del dosel pueden inhibir el establecimiento y la supervivencia de individuos jóvenes. En estos casos, una o dos clases de edad dominan el sitio hasta que mueren o son removidas, permitiendo posteriormente el acceso de las clases jóvenes a recursos clave y desencadenando nuevos pulsos de crecimiento.

4. ESTRUCTURA POBLACIONAL Y HETEROGENEIDAD INDIVIDUAL

Si todos los individuos de una población fueran idénticos, bastaría con contabilizar su número total para caracterizarla. No obstante, en la mayoría de las poblaciones animales y vegetales existen diferencias significativas entre los individuos que influyen en sus probabilidades presentes y futuras de supervivencia y reproducción. Por ejemplo, los individuos de mayor tamaño suelen presentar mayores tasas de supervivencia, producir un mayor número de crías, a veces de mayor tamaño, y mostrar tasas de crecimiento más lentas (Rees y Ellner, 2009). En este contexto, describir la estructura poblacional, entendida como el número de individuos en cada clase, resulta esencial para comprender y predecir los cambios poblacionales a lo largo del tiempo.

5. BASES CONCEPTUALES DE LOS MODELOS ESTRUCTURADOS POR EDAD

Sobre estas bases se desarrollan los **modelos estructurados por edad**, particularmente relevantes para poblaciones que habitan ambientes estacionales y cuya dinámica se describe en tiempo discreto. El origen histórico de este enfoque se remonta a los trabajos del matemático Leonhard Euler (1707–1783), quien estableció las bases formales del análisis demográfico por edad. Estos modelos se consideran habitualmente antes de abordar formulaciones alternativas en las que los individuos se caracterizan por etapas del ciclo de vida, como semillas frente a plantas con flor o larvas frente a adultos (Rees y Ellner, 2009).

En su formulación más simple, los modelos estructurados por edad asumen que la probabilidad de supervivencia y reproducción de cada individuo depende exclusivamente de su edad, sin considerar efectos de la densidad poblacional. Además, suelen contabilizar únicamente a las hembras, bajo el supuesto de que la disponibilidad de parejas no limita la reproducción, y asumen que todos los nacimientos ocurren en un único pulso inmediatamente antes del censo poblacional, lo que se conoce como **censo posreproductivo** (Rees y Ellner, 2009).

Sobre estos supuestos se construyen dos herramientas fundamentales del análisis demográfico de poblaciones estructuradas por edad: **la tabla de vida y la matriz de Leslie**, las cuales permiten describir, analizar y proyectar la dinámica poblacional a partir de la variación de las tasas vitales con la edad.

TABLA DE VIDA

1. La edad como variable demográfica fundamental

Definición ecológica de edad

En ecología de poblaciones, la **edad** es una variable demográfica fundamental que permite describir, comparar y analizar las diferencias en supervivencia y reproducción entre los individuos que conforman una población. Desde un punto de vista estrictamente demográfico, la edad puede definirse como el tiempo transcurrido desde el nacimiento, la eclosión o la germinación de un organismo, lo que se conoce como **edad cronológica**. Sin embargo, en términos ecológicos, esta definición puede resultar insuficiente, ya que individuos con la misma edad cronológica pueden diferir considerablemente en su estado de desarrollo, condición fisiológica y capacidad reproductiva.

Por esta razón, en muchos estudios se distingue entre **edad cronológica** y **edad fisiológica**. La edad fisiológica hace referencia al estado funcional del organismo, el cual puede estar determinado por factores como el crecimiento, la madurez sexual o el desgaste acumulado, y no necesariamente coincide con el tiempo calendario. Esta distinción es particularmente relevante en organismos cuyo crecimiento o desarrollo depende fuertemente de las condiciones ambientales.

Desde el punto de vista metodológico, la edad puede tratarse como una **variable continua**, cuando se mide de manera precisa a lo largo del tiempo, o como una **variable discreta**, cuando se agrupa en clases o intervalos (por ejemplo, edades anuales). En ecología de poblaciones, el tratamiento discreto de la edad es el más común, ya que facilita la construcción de modelos demográficos y tablas de vida.

Es importante diferenciar el concepto de edad de otros criterios de clasificación poblacional, como los **estadios de desarrollo** y las **clases de tamaño**. Los estadios se refieren a fases cualitativamente distintas del ciclo de vida (por ejemplo, larva, juvenil, adulto), mientras que las clases de tamaño agrupan individuos con dimensiones corporales similares. Aunque estos criterios pueden utilizarse cuando la edad no es observable, la edad sigue siendo la variable central en los enfoques demográficos clásicos, particularmente en la construcción de la tabla de vida.

Importancia de la edad en ecología de poblaciones

La relevancia de la edad en ecología de poblaciones radica en que los procesos demográficos básicos como la supervivencia y la reproducción, **varían sistemáticamente a lo largo del ciclo de vida**. La probabilidad de que un individuo sobreviva no es constante con la edad, ni tampoco lo es su capacidad reproductiva. En muchas especies, la mortalidad es elevada en las primeras etapas del desarrollo, disminuye durante la etapa adulta y vuelve a incrementarse en edades avanzadas.

De manera similar, la reproducción suele estar restringida a intervalos específicos de edad. Los individuos jóvenes generalmente no se reproducen, mientras que los individuos adultos presentan tasas reproductivas que pueden variar con la edad y disminuir conforme se aproximan a la senescencia. Esta relación directa entre edad, supervivencia y fecundidad convierte a la edad en el eje estructurante de la dinámica poblacional.

En este contexto, la edad constituye la **base de la estructura poblacional**, ya que determina la proporción relativa de individuos que contribuyen activamente al crecimiento de la población y aquellos que representan una carga demográfica desde el punto de vista reproductivo (Figura 3.44).

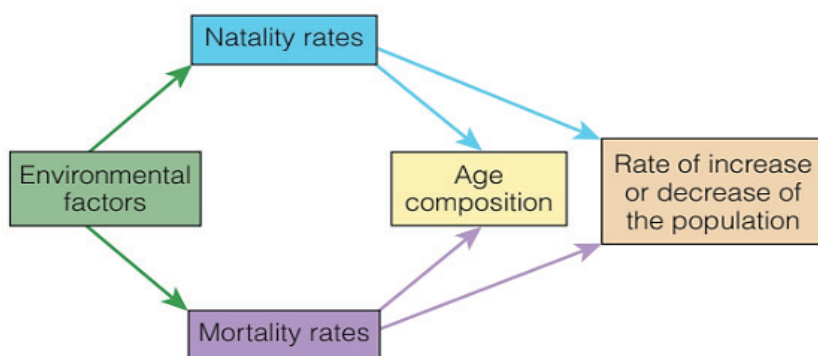


Figura 3.44. Relaciones entre la natalidad, la mortalidad y la composición por edad de las poblaciones. Cuando una o ambas de estas tasas cambian, la composición por edad también debe cambiar (Tomado de Krebs, 2014).

ESTRUCTURA POR EDADES DE UNA POBLACIÓN

La **estructura por edades** de una población se define como la distribución de los individuos en diferentes clases de edad en un momento determinado. Esta estructura refleja tanto la historia demográfica pasada como las condiciones ecológicas actuales que afectan la supervivencia y la reproducción.

Las poblaciones pueden presentar **generaciones discretas**, en las que los individuos de una generación no coexisten con los de la siguiente, o **generaciones sobrepuestas**, en las que individuos de distintas edades conviven simultáneamente. La mayoría de las poblaciones naturales presentan generaciones superpuestas, lo que hace indispensable el análisis por edades para comprender su dinámica.

Desde una perspectiva ecológica y evolutiva, la estructura por edades tiene profundas implicaciones, ya que influye en la velocidad de crecimiento poblacional, en la estabilidad demográfica y en la respuesta de la población a perturbaciones ambientales. La necesidad de describir y cuantificar esta estructura es precisamente lo que justifica la existencia de herramientas formales como la **tabla de vida**, organizada explícitamente en función de la edad.

2. LA DEMOGRAFÍA Y EL SURGIMIENTO DE LAS TABLAS DE VIDA

Demografía: definición y alcance en ecología

La **demografía** es el estudio de cómo están estructuradas las poblaciones y de cómo cambian a lo largo del tiempo (Carabias et al., 2009). El término proviene de los vocablos griegos *demos* (δemos, grupo o pueblo) y *graphein* (γραφειν, escribir o registrar) y en sus orígenes se limitaba al estudio de poblaciones humanas (Carabias et al., 2009).

Con el desarrollo de la ecología como disciplina científica, particularmente a partir de principios del siglo XX, los ecólogos comenzaron a aplicar los conceptos y métodos demográficos al estudio de poblaciones de animales, plantas, hongos, protistas y bacterias. En este contexto, la demografía ecológica se centra en el análisis de los cambios en el tamaño poblacional (N) como resultado de cuatro parámetros fundamentales: los nacimientos (b), las muertes (m), las inmigraciones (i) y las emigraciones (e) (Carabias et al., 2009).

2.2 Origen histórico de las tablas de vida

Las **tablas de vida** fueron desarrolladas originalmente por demógrafos humanos, en particular aquellos vinculados a compañías de seguros de vida, cuyo interés principal era estimar la esperanza de vida de las personas en función de su edad al momento de contratar un seguro (Pianka, 1994; Krebs, 2014). Como consecuencia, existe una extensa literatura sobre tablas de vida humanas, mientras que la información disponible para otras especies es considerablemente menor (Krebs, 2014).

La incorporación formal de las tablas de vida a la ecología se atribuye a Raymond Pearl, quien introdujo este enfoque a los ecólogos en 1921, y posteriormente describió los patrones generales de supervivencia (Pearl, 1928 citado en Krebs, 2014). No obstante, fue Deevey (1947), en su trabajo *Life tables for natural populations of animals*, quien visualizó de manera explícita el potencial de las tablas de vida desarrolladas por los demógrafos humanos para su aplicación en poblaciones animales, con objetivos ecológicos distintos a los de la demografía humana (Odum, 1972; Cox, 1976; Rabinovich, 1978, 1980; Southwood, 1991).

3. CONCEPTO Y DEFINICIÓN FORMAL DE LA TABLA DE VIDA

Definición de tabla de vida

La **tabla de vida**, también conocida como **cuadro de vida**, es un arreglo de hileras y columnas en forma de tabla en el que se presentan de manera sinóptica, sintética y cuantitativa las características poblacionales organizadas por edades (Odum, 1972). Esta herramienta resume la información demográfica esencial de una población y permite, en conjunto con la tabla de fertilidad, obtener los parámetros más importantes relacionados con el crecimiento poblacional (Rabinovich, 1978, 1980).

A diferencia de otros métodos demográficos que requieren múltiples visitas al área de estudio para estimar la densidad total de la población sin distinguir edad o sexo, la construcción de una tabla de vida puede basarse en un solo muestreo, siempre que se identifiquen y cuantifiquen todas las edades presentes y el número de organismos correspondiente a cada una. Por esta razón, los resultados de una tabla de vida son estrictamente aplicables al momento temporal en que se realizó el muestreo.

Objetivos ecológicos de la tabla de vida

Una de las herramientas demográficas más utilizadas en ecología es la tabla de vida, ya que permite registrar los principales parámetros demográficos de una población, particularmente la supervivencia y la reproducción (Carabias et al., 2009). Para su elaboración, es necesario dividir previamente a la población en categorías de edad; cuando esto no es posible, pueden emplearse categorías de tamaño o estadios de desarrollo.

En cada categoría de edad se registran las probabilidades de supervivencia y la fecundidad de los individuos, lo que permite evaluar el crecimiento poblacional y calcular parámetros demográficos fundamentales (Carabias et al., 2009). De este modo, la tabla de vida constituye el vínculo operativo entre la estructura por edades y la dinámica poblacional.

4. TIPOS DE TABLAS DE VIDA

Tabla de vida de cohorte (horizontal o dinámica)

La **tabla de vida de cohorte**, también denominada específica por edades u horizontal, representa los eventos que le ocurren a un grupo de individuos que tienen la misma edad cronológica, es decir, una cohorte (Deevey, 1947; Brower y Zar, 1984). Al dar seguimiento a esta cohorte a lo largo del tiempo, se obtiene un registro directo de los eventos demográficos que la afectan, particularmente la mortalidad y la supervivencia (Rabinovich, 1978, 1980; Begon y Mortimer, 1981; Southwood, 1991).

Este tipo de tabla permite cuantificar directamente la fecundidad (m_x), ya que es posible registrar el número de descendientes producidos por los individuos al alcanzar la edad reproductiva (Carabias et al., 2009). Sin embargo, su principal limitación radica en la gran cantidad de tiempo y esfuerzo requeridos para seguir a los individuos desde su nacimiento hasta la muerte del último miembro de la cohorte (Figura 3.45) (Krebs, 2014).

Tabla de vida estática (vertical o temporal)

La **tabla de vida estática**, también conocida como temporal, actual o vertical, se basa en la estructura de edades de una población en un momento específico y se construye a partir de una cohorte hipotética o imaginaria (Rabinovich, 1978, 1980; Begon y Mortimer, 1981; Southwood, 1991). Su elaboración parte de una estimación muestral o censal y asume que la población es estacionaria y presenta generaciones superpuestas (Figura 3.45).

En este enfoque, se supone que la estructura de edades observada refleja el comportamiento de una cohorte a lo largo del tiempo. Por ejemplo, si se observan 193 individuos de dos años de edad y 125 de tres años, se infiere que aproximadamente el 46 % de los individuos murió al pasar de una edad a la siguiente (Carabias et al., 2009). No obstante, en este tipo de tablas no siempre se dispone de información directa sobre la reproducción de los individuos.

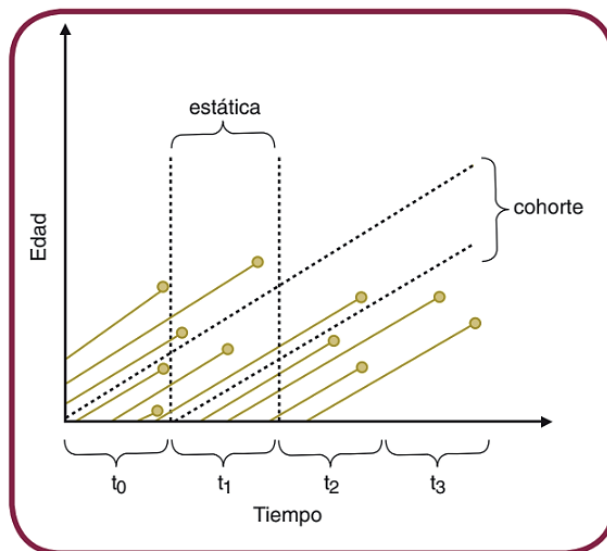


Figura 3.45. En esta gráfica se representa a una población. Cada línea refleja la trayectoria de vida de un individuo, y el punto al final de cada línea representa el momento de la muerte. Las formas de obtener los datos para elaborar una Tabla de vida (de cohorte y estática) se señalan con las líneas punteadas (Tomado de Carabias et al., 2009).

Comparación conceptual entre ambos tipos

La diferencia fundamental entre las tablas de vida de cohorte y las estáticas radica en el tipo de datos que utilizan. Las primeras se basan en el seguimiento temporal de un grupo de individuos, mientras que las segundas utilizan una “fotografía” de la estructura poblacional y trabajan bajo la hipótesis de que esta refleja el comportamiento pasado de la población (Carabias et al., 2009; Caughley, 1977 citado en Krebs, 2014).

Ambos tipos de tablas serían idénticos únicamente si el ambiente no cambiará de un año a otro y la población se encontrara en equilibrio, una condición que rara vez se cumple en poblaciones naturales (Krebs, 2014).

5. COMPONENTES Y PARÁMETROS DE UNA TABLA DE VIDA

Columnas fundamentales

Las principales columnas de una tabla de vida incluyen la edad (x), la supervivencia (l_x), la mortalidad (d_x) y la fecundidad (m_x). Entre estas, l_x y m_x son particularmente relevantes, ya que su combinación permite evaluar el desempeño demográfico de la población (Carabias et al., 2009).

Las columnas de una tabla de vida varían según el autor a consultar, pero las más generales según Odum (1972), Emlen (1973), Cox (1976), Rabinovich (1978, 1980), Brower y Zar (1984), Begon y Mortimer (1981), Vandermeer (1981), Southwood (1991) y Krebs, (1994), son:

x , edad o intervalo de edad. Representa las diferentes edades o intervalos de edad de las que consta la población o la cohorte. Este parámetro es obtenido en el campo y de estudios biológicos para determinar las diferentes edades de una población, como determinación de marcas de crecimiento en vértebras, escamas otolitos; modelos estadísticos como los de Casie, etc.

n_x , número de sobrevivientes en la edad o intervalo de edad " x ". Representa el número de individuos vivos en cada una de las edades o intervalos de edad que existen en la población. Este parámetro es obtenido del campo, al cuantificar el número de individuos según las edades establecidas anteriormente.

l_x , proporción de organismos que sobreviven a la edad o intervalo de edad " x ". Se calcula con la siguiente expresión:

$$l_x = \frac{n_x}{n_0}$$

Donde:

n_x = número de individuos a la edad " x "

n_0 = número de individuos al inicio de la cohorte o de la tabla de vida

Esta columna es una de las más importantes para los ecólogos de poblaciones animales ya que es la probabilidad de supervivencia de los individuos, es decir, *representa la proporción de individuos que estarán vivos en una cierta edad en relación con el número inicial de la cohorte (edad primera).*

d_x , número de individuos que mueren durante la edad o el intervalo de edad $x + 1$. Para calcular esta columna se usa:

$$d_x = l_x - l_{x+1}$$

Donde:

l_x = supervivencia de la edad x

l_{x+1} = supervivencia de la edad $x + 1$

q_x , tasa de mortalidad durante el intervalo de edad x al $x + 1$. Este parámetro proporciona la tasa de mortalidad de la población y representa la probabilidad de morir al pasar de una edad a otra.

$$q_x = \frac{d_x}{l_x}$$

Donde:

d_x = número de individuos que mueren durante la edad o el intervalo de edad x al $x+1$

l_x = sobrevivientes de la edad x

L_x , número promedio de individuos que viven durante la edad o el intervalo de edad x al $x + 1$. Este parámetro es una medida de supervivencia entre dos edades sucesivas y se le denomina distribución de edades estacionaria, se calcula de la siguiente forma:

$$L_x = \frac{l_x + l_{x+1}}{2}$$

Donde:

l_x = supervivencia de la edad x

l_{x+1} = supervivencia de la edad $x + 1$

T_x , número total de días que le quedan por vivir a los individuos de la edad o intervalo de edad x . Este parámetro se evalúa haciendo una sumatoria del número promedio de individuos (L_x) de abajo hacia arriba.

$$T_x = \sum_m^x L_x$$

Donde:

x = edad o intervalo de edad

m = edad máxima alcanzada

L_x = número promedio de individuos que viven durante la edad o intervalo x al $x + 1$

e_x , esperanza media de vida. Cuanto le queda por vivir a los organismos de la edad x , expresada en unidades de tiempo según como se halla definido la edad (día, mes, año, etc).

Este es otro de los parámetros importantes para los ecólogos poblacionales ya que indica el tiempo que le espera por vivir a un organismo de cierta edad. Se evalúa de la siguiente forma:

$$e_x = \frac{T_x}{l_x}$$

Donde:

T_x = número total de días que quedan por vivir a los individuos de la edad o intervalo de edad x

l_x = supervivencia de la edad o intervalo de edad x

Si la tabla se trabajó con intervalo de edad, el valor obtenido en esta columna se multiplicará por las unidades que involucren el intervalo.

La mayor parte de la tendencia de las curvas de la esperanza de vida en función de la edad suelen ser de tipo decreciente, pero suelen manifestar ciertos máximos o pequeños picos que demuestran cuáles son las edades críticas de la población en términos de los riesgos de mortalidad.

Parámetros derivados

A partir de l_x y m_x se calcula la **tasa reproductiva neta (R_0)**, que indica el número promedio de descendientes que se espera que produzca una hembra a lo largo de su vida y representa la tasa a la que la población se multiplica de una generación a otra (Carabias et al., 2009). Asimismo, se estima el **tiempo generacional (TG)**, definido como el tiempo promedio entre el nacimiento de un individuo y el nacimiento de su descendencia (Carabias et al., 2009).

6. CURVAS DE SUPERVIVENCIA

Construcción de la curva de supervivencia

La representación gráfica de la supervivencia en función de la edad constituye una de las herramientas clásicas y más informativas del análisis demográfico. Al graficar los valores de la supervivencia específica por edad (l_x) contra la edad de los individuos se obtienen las denominadas **curvas de supervivencia o curvas (l_x)**, las cuales describen el patrón de pérdida de individuos a lo largo del ciclo de vida de una población (Figura 3.46) (Odum, 1972; Boughey, 1973; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980).

Estas curvas derivan directamente de la información contenida en una **tabla de vida**, ya que sintetizan gráficamente las probabilidades de supervivencia de los individuos conforme envejecen. Su análisis permite identificar en qué etapas del ciclo de vida la mortalidad es más intensa y cómo dicha mortalidad se distribuye a lo largo del tiempo, proporcionando una base conceptual indispensable para la formulación posterior de modelos estructurados por edad, incluyendo los modelos matriciales (Brower y Zar, 1984; Hutchinson, 1980; Begon y Mortimer, 1981; Southwood, 1991; Krebs, 1994).

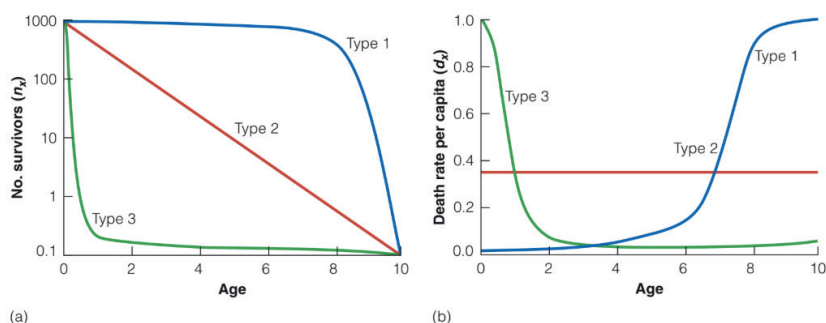


Figura 3.46. Tipos de curvas de supervivencia. (a) Curvas de supervivencia hipotéticas (n_x). (b) Curvas de tasa de mortalidad (d_x) correspondientes a estas curvas de supervivencia hipotéticas. Las curvas de tipo 2 (rojas) muestran una tasa de supervivencia constante con respecto a la edad. Las curvas de tipo 1 (azules) muestran una mortalidad creciente en etapas avanzadas de la vida, y las de tipo 3 (verdes) muestran la mortalidad más alta en etapas tempranas de la vida. (Según Pearl, 1928 tomado de Krebs, 2014).

TIPOS CLÁSICOS DE CURVAS (I, II Y III)

Desde un punto de vista clásico, se reconocen **cuatro tipos ideales de curvas de supervivencia**, aunque en muchos textos se describen únicamente tres. Estas curvas representan patrones extremos y simplificados, útiles como marcos de referencia teóricos para interpretar la dinámica real de las poblaciones naturales.

La **curva de supervivencia tipo I** se caracteriza por una probabilidad de supervivencia elevada y casi constante durante las etapas tempranas, juveniles y adultas de la vida, seguida de un incremento abrupto de la mortalidad en edades avanzadas. En este caso, la mayoría de los individuos sobreviven hasta alcanzar edades cercanas al máximo de vida, concentrándose las muertes en los individuos viejos (Figura 3.47).

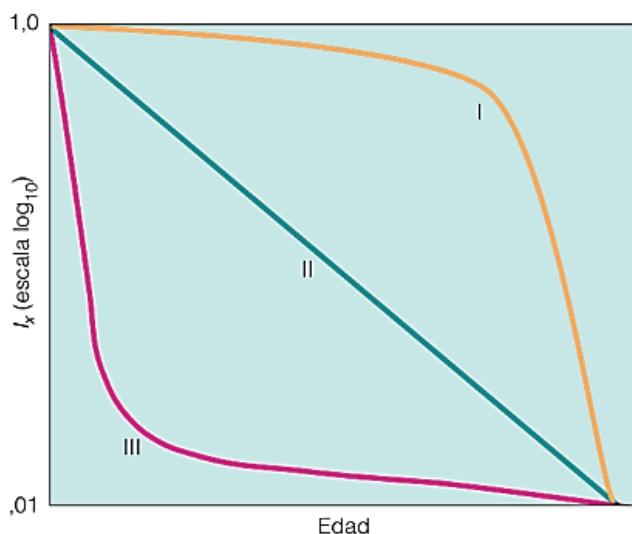


Figura 3.47. Clasificación de las curvas de supervivencia. El tipo I (convexo), representado quizás por los humanos en países ricos, los animales mimados en un zoológico o las hojas de una planta, describe la situación en la que la mortalidad se concentra al final de la esperanza de vida máxima (Según Pearl, 1928; Deevey, 1947, tomado de Smith y Smith, 2007).

Este patrón refleja una supervivencia alta en edades tempranas y una mortalidad elevada en edades tardías, y ha sido descrito para el ser humano y otros mamíferos con alto cuidado parental. Sin embargo, este tipo de supervivencia es relativamente raro en la naturaleza, ya que incluso en estas especies suele existir cierta mortalidad en las primeras etapas del desarrollo (Figura 3.48) (Odum, 1972; Boughey, 1973; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980; Brower y Zar, 1984; Hutchinson, 1980; Begon y Mortimer, 1981; Southwood, 1991; Krebs, 1994; Pianka, 1994; Pearl, 1928; Carabias et al., 2009; Krebs, 2014).

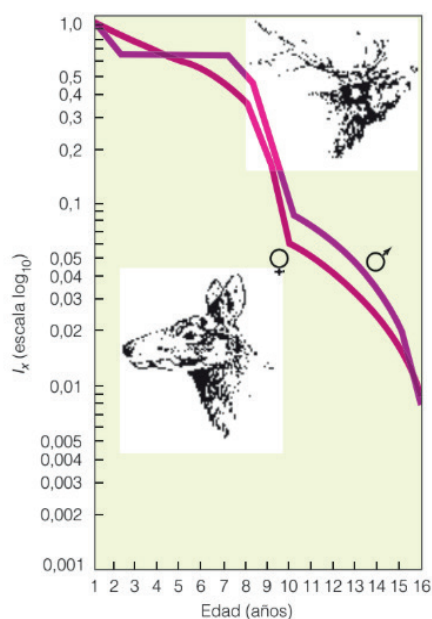


Figura 3.48. Comparación de las curvas de supervivencia para el ciervo europeo (*Cervus elaphus*) hembra y macho (Tomado de Smith y Smith, 2007).

La **curva de supervivencia tipo II** describe poblaciones en las que la mortalidad actúa de manera aproximadamente constante a lo largo de toda la vida. En este patrón, el mismo número de individuos muere por unidad de tiempo, independientemente de la edad o del número de sobrevivientes, lo que da lugar a una curva con forma aproximadamente lineal cuando se representa en escala semilogarítmica (Figura 3.49).

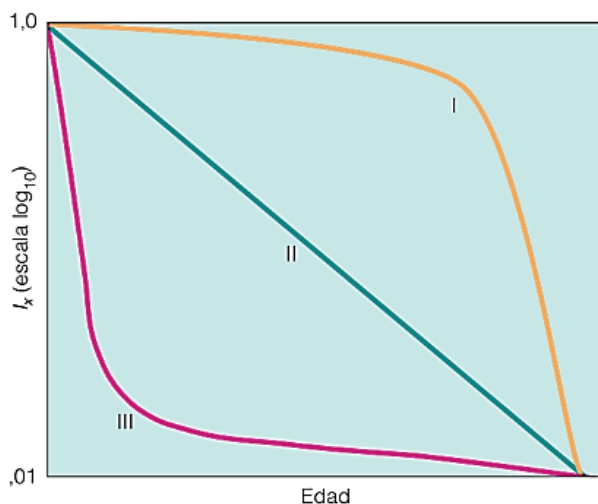


Figura 3.49. Clasificación de las curvas de supervivencia. El tipo II (recto) indica que la probabilidad de muerte se mantiene constante con la edad, y bien podría aplicarse a los bancos de semillas enterrados de muchas poblaciones vegetales (Según Pearl, 1928; Deevey, 1947, tomado de Smith y Smith, 2007).

Este tipo de curva ha sido documentado en numerosas aves y otros organismos con tasas de mortalidad relativamente uniformes a lo largo del ciclo vital (Figura 3.50) (Odum, 1972; Boughey, 1973; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980; Brower y Zar, 1984; Hutchinson, 1980; Begon y Mortimer, 1981; Southwood, 1991; Krebs, 1994; Pianka, 1994; Carabias et al., 2009; Krebs, 2014).

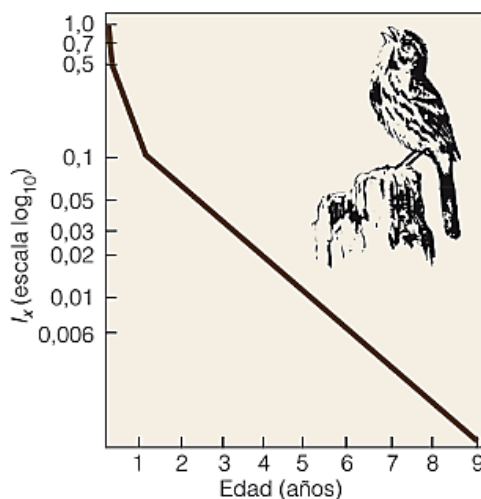


Figura 3.50. Curva de supervivencia para el gorrión cantor (*Melospiza melodia*). La curva es típica de las aves. Después de un periodo de elevada mortalidad juvenil (tipo III), la curva se vuelve lineal (tipo II). (Adaptado de Johnson 1956 tomado de Smith y Smith, 2007).

La **curva de supervivencia tipo III** indica una mortalidad extremadamente elevada en las etapas más tempranas de la vida, seguida de una supervivencia relativamente constante entre los individuos que logran superar este período crítico. En este caso, muere una fracción constante de los individuos vivos en cada intervalo de edad, de modo que el número absoluto de muertes disminuye conforme la población envejece, debido a la reducción progresiva del número de sobrevivientes (Figura 3.51).

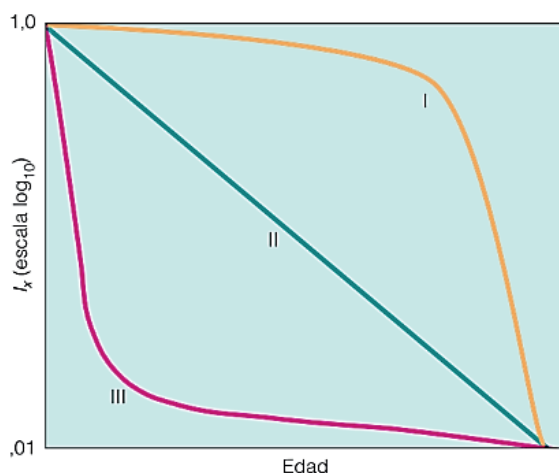


Figura 3.51. Clasificación de las curvas de supervivencia. El tipo III (cóncavo) indica una alta mortalidad temprana, y los que quedan presentan una alta tasa de supervivencia posterior. Esto es cierto, por ejemplo, en el caso de muchos peces marinos, que producen millones de huevos, de los cuales muy pocos sobreviven hasta la edad adulta (Según Pearl, 1928; Deevey, 1947, tomado de Smith y Smith, 2007).

Este patrón es común en muchos insectos, peces, anfibios, invertebrados marinos y plantas, y refleja estrategias reproductivas caracterizadas por la producción de grandes cantidades de descendientes con baja probabilidad individual de supervivencia (Figura 3.52) (Rabinovich, 1978, 1980; Southwood, 1991; Carabias et al., 2009; Krebs, 2014).

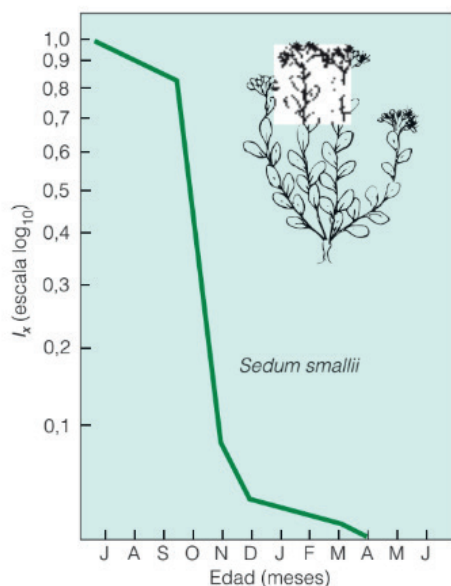


Figura 3.52. Curva de supervivencia para la siempreviva *Sedum smallii*.

Algunos autores reconocen además una **curva de supervivencia tipo IV**, en la cual la mortalidad afecta de manera particularmente intensa a los individuos de menor edad, pero una vez superada esta fase crítica, la supervivencia se mantiene casi constante durante el resto de la vida. Este patrón enfatiza la existencia de cuellos de botella demográficos tempranos, tras los cuales los individuos presentan una elevada probabilidad de supervivencia (Odum, 1972; Boughy, 1973; Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980; Brower y Zar, 1984; Hutchinson, 1980; Begon y Mortimer, 1981; Southwood, 1991; Krebs, 1994; Pianka, 1994).

Desde un punto de vista metodológico, las curvas de supervivencia suelen representarse utilizando una escala logarítmica en el eje de las ordenadas, lo que permite linealizar patrones exponenciales de mortalidad. Cada una de estas curvas puede ajustarse mediante el método de mínimos cuadrados para estimar un índice específico constante de supervivencia, facilitando comparaciones cuantitativas entre poblaciones o especies (Odum, 1972). La construcción formal de la curva se realiza a partir de la columna (l_x) de la tabla de vida, graficando la supervivencia específica por edad contra la edad cronológica en el eje de las abscisas (Carabias et al., 2009).

Es importante subrayar que estas curvas son **idealizaciones teóricas** y que ninguna de ellas representa de manera exacta a una población natural concreta. Lo que sí resulta generalizable es que, a medida que los individuos envejecen, se vuelven susceptibles a distintas fuentes de mortalidad, al igual que ocurre durante

las etapas más tempranas del desarrollo (Figura 3.53). El patrón de supervivencia de una población depende de la intensidad y naturaleza de las presiones ambientales que actúan sobre cada grupo etario, así como de factores biológicos y ecológicos específicos (Emmel, 1975; Rabinovich, 1978, 1980; Krebs, 1994).

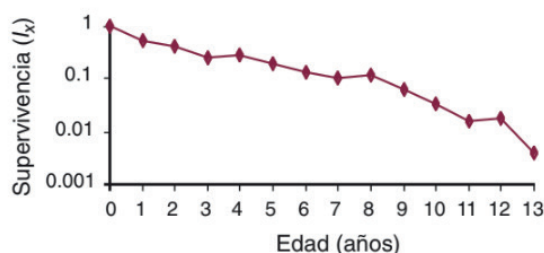


Figura 3.53. Curva de supervivencia para una población hipotética de una palma que vive 13 años (Tomado de Carabias et al., 2009).

En este sentido, las curvas de supervivencia no constituyen una propiedad fija de las especies, sino una forma de expresar la supervivencia efectiva de una población bajo condiciones ambientales determinadas. Variables como el sexo, el genotipo de los individuos y su posición dentro de la comunidad influyen de manera decisiva en la forma que adopta la curva de supervivencia, lo que refuerza su valor como herramienta descriptiva y comparativa dentro del análisis demográfico (Rabinovich, 1978, 1980).

En conjunto, las curvas de supervivencia proporcionan el marco conceptual y cuantitativo necesario para comprender cómo se distribuye la mortalidad a lo largo del ciclo de vida y constituyen un paso previo indispensable para el desarrollo formal de las **tablas de vida** y de los **modelos estructurados por edad**, en particular la **matriz de Leslie**, que permiten analizar y proyectar la dinámica poblacional en tiempo discreto.

Al igual que la sobrevivencia, se grafica este parámetro contra la edad y se obtienen las curvas de mortalidad y que serán recíprocas a las de sobrevivencia (Figura 3.54). Estas curvas también se linearizan por medio de mínimos cuadrados para obtener sus modelos y la pendiente representará la tasa de mortalidad:

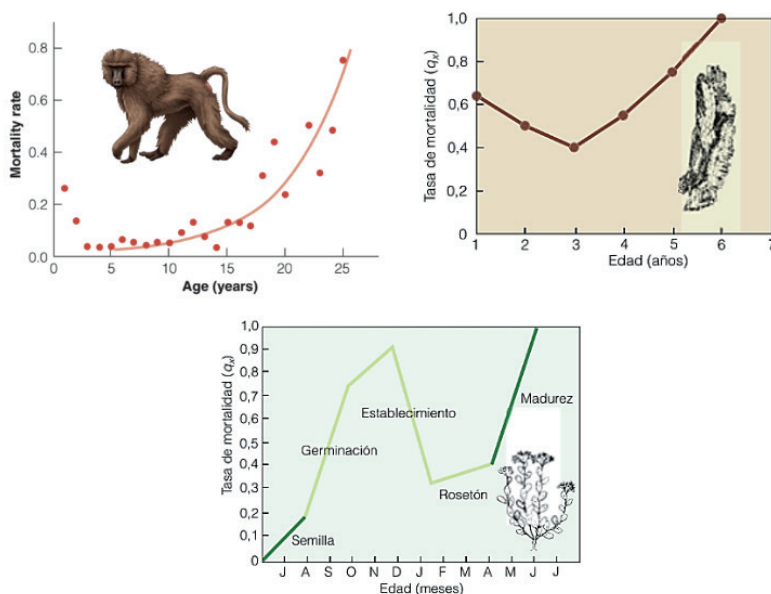


Figura 3.54. Algunos ejemplos de curvas de mortalidad. Tasa de mortalidad anual para cada intervalo de edad de un año en 274 hembras de babuino (*Papio hamadryas*) del Parque Nacional Amboseli, Kenia. La edad al morir se determinó mediante observación directa de los animales marcados. (Datos de Bronikowski et al., 2002). Curvas de mortalidad para la población de ardillas grises y la siempreviva *Sedum prealtum*.

7. IMPORTANCIA ECOLÓGICA Y APLICACIONES

Las tablas de vida son herramientas fundamentales para analizar el crecimiento poblacional y determinar si una población crece, se mantiene estable o disminuye (Carabias et al., 2009). Además, permiten identificar las edades, estadios o categorías de tamaño en las que se concentra la mayor mortalidad y, por lo tanto, aquellas en las que los individuos son más vulnerables.

En el caso de especies en peligro de extinción, la información derivada de las tablas de vida es crucial para identificar las etapas del ciclo de vida en las que deben concentrarse los esfuerzos de conservación y manejo (Carabias et al., 2009). Por estas razones, la tabla de vida constituye una de las herramientas más poderosas y versátiles de la ecología de poblaciones.

Tabla de fertilidad o función m_x

Por definición, es un arreglo de hileras y columnas en forma de tabla donde se presentan las características de la población atribuidas a hembras, y debido a que ellas tienen la responsabilidad del nacimiento o generación de nuevos individuos, se le denomina fertilidad. Esta tabla es resultado de un solo muestreo, por lo tanto, de un solo tiempo.

Componentes y parámetros de una tabla de fertilidad

Columnas fundamentales

Las columnas de las que consta según Southwood (1991), Krebs (1994) y Pianka (1994) son:

x , edad. Asignada por el investigador y de la forma: 0, 1, 2, 3, 4, hasta la última edad.

Edad, verdadera edad, o intervalo de edad, o promedio de edad de la población. Corresponde a la primera columna de una tabla de vida, la cual fue obtenida del campo por medio de métodos específicos.

l_x , supervivencia de la edad o intervalo de edad " x ". Corresponde a la segunda columna de una tabla de vida y su cálculo es de la misma forma.

m_x , fertilidad. Número de hijas nacidas por cada hembra que vive en cada grupo de edad. Este parámetro es obtenido del campo y de laboratorio por medio de estudios biológicos y métodos específicos.

$l_x m_x$, fracción de las hembras que llegan a sobrevivir hasta una edad dada (l_x) multiplicadas por el número promedio de prole hembra que producen hembras a esa misma edad (m_x).

$x l_x m_x$, fracción como producto de la supervivencia y de la fecundidad específica por edades multiplicada por la propia edad o intervalo de edad (segunda columna).

Parámetros derivados a través de una tabla de vida y fertilidad

Los parámetros poblacionales utilizando las tablas de vida y fertilidad que se obtengan, se refieren exclusivamente a las hembras de una población.

Tasa neta de reproducción (R_0)

Conocida también como tasa de reemplazo y ya definida anteriormente, se refiere al número promedio de hijas hembra que son capaces de ser producidas por cada hembra de la población durante toda su vida (Rabinovich, 1978, 1980; Pianka, 1994; Krebs, 1994, 2014) y se calcula realizando la sumatoria de la penúltima columna de una tabla de fertilidad:

$$R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$$

Smith y Smith (2007) la definen como la cantidad promedio de hembras que quedarán durante una vida de una hembra recién nacida Si el valor de R_0 es inferior a 1, las hembras no se están reemplazando. Si el valor es superior a 1, las hembras se están reemplazando así mismas en cantidades mayores (Figura 3.55).

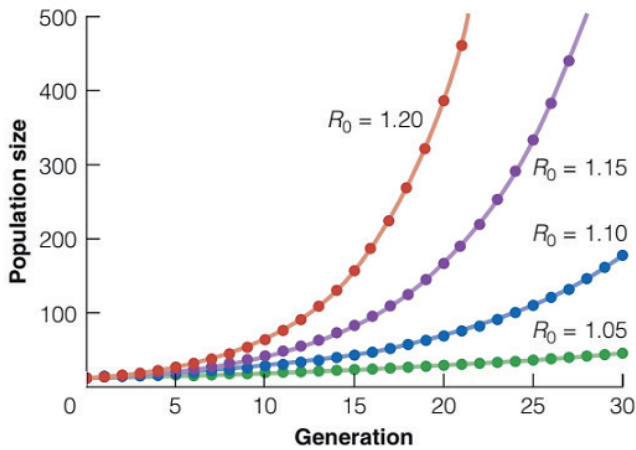


Figura 3.55. Crecimiento poblacional exponencial de acuerdo a la tasa neta de reproducción (R_0) constante (Tomado de Krebs, 2014).

Tiempo generacional (T)

Tiempo promedio entre dos generaciones sucesivas, también se le ha definido como la duración promedio de una *generación* (*período de tiempo promedio que transcurre desde que un huevo hembra es depositado hasta que es hembra capaz de ovoponer nuevos huevos*). Se calcula utilizando las sumatorias de las dos últimas columnas de una Tabla de fertilidad en cociente (Rabinovich, 1978, 1980):

$$T = \frac{\sum x l_x m_x}{\sum l_x m_x}$$

Tasa intrínseca de crecimiento per capita (r)

Capacidad de multiplicación de una población en el lapso de una generación y se calcula con la ecuación ya descrita (Rabinovich, 1978, 1980; Pianka, 1994):

$$r = \frac{\ln Ro}{T}$$

El resultado obtenido de la expresión anterior, se considera una estimación aproximada, a la verdadera tasa intrínseca de crecimiento per capita obtenida por el modelo exponencial de crecimiento, ya que hay que recordar, que las tablas de vida y fertilidad son producto de un solo muestreo o un tiempo, pero se puede realizar un cálculo más aproximativo a partir de la ecuación de Lotka desarrollada durante 1907 y 1913, la cual permite calcular el valor de la tasa intrínseca de crecimiento per capita que en este caso se denominará *máxima* (r_m) y se obtendrá por la resolución de:

$$\sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x e^{-rx} = 1$$

Donde:

l_x = supervivencia de la edad o intervalo "x"

m_x = fertilidad a la edad o intervalo de edad "x"

e = base de los logaritmos naturales

r = tasa intrínseca de crecimiento per cápita a probar o aproximada

x = edad o intervalo de edad verdadero (segunda columna de la tabla de fertilidad)

Como esta ecuación es una igualdad, no se debe despejar la tasa intrínseca de crecimiento per cápita de manera directa; por lo que para obtenerla se necesita resolver la ecuación por medio de iteración o sustitución de diferentes valores de "r" hasta que la ecuación sea igual a 1 (Rabinovich, 1978, 1980; Southwood, 1991; Krebs, 1994; Pianka, 1994).

Existen dos formas de resolución de la ecuación de Lotka:

1) El método más laborioso y tardado consiste en encontrar a la tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima (r_m) por medio de prueba de ensayo y error, es decir, probar varios valores de la tasa escogiendo un valor más alto y/o uno más bajo al obtenido de la tabla de fertilidad, resolver por cada uno de ellos la ecuación de Lotka con la utilización de la misma tabla. y el verdadero valor será aquel en donde la sumatoria sea igual a 1.0 exactamente; sino se tendrá que escoger nuevos valores y realizar la operación tantas veces sea necesario (Rabinovich, 1980).

2) Este método calcula la tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima también como método iterativo, pero no tan aleatorio como el anterior, reduciendo al 50% el proceso (Rabinovich, 1980). Para ello se tiene que obtener lo siguiente a partir de la tabla de fertilidad:

n = número de clases de edad

A = suma de todas las edades (segunda columna)

$B = A / n$

$S = \sum_x m_x e^{-rx}$

$\Delta = \ln(S) / B$

$r_i = r_{i-1} + \Delta$

donde r_{i-1} es el valor de la tasa intrínseca que se está probando y r_i es la nueva tasa intrínseca de crecimiento a probar que propone el método.

Con este valor se resuelve la ecuación de Lotka para determinar si es igual a 1.0 exactamente; sino es así, se repite el proceso obteniendo los nuevos valores de S , incremento (Δ), y la r_i , (donde ahora el valor de r_{i-1} es la tasa intrínseca que en el primer paso era r_i) y posteriormente calcular la ecuación de Lotka, hasta que la igualdad no difiera de 1.0 (Rabinovich, 1978, 1980).

Tasa finita de crecimiento (λ)

Es la capacidad innata de crecimiento de la población y por definición representa el número de individuos producidos por generación por cada individuo presente en la población por unidad de tiempo (Rabinovich, 1978, 1980).

$$\lambda = e^{r_m}$$

Donde:

e = base de los logaritmos naturales

r_m = tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima

Esta tasa como su nombre lo indica, es una tasa finita no instantánea como lo es la tasa intrínseca de crecimiento per capita, que representa la aportación de cada individuo de la población sin importar edad y sexo al crecimiento de esta en cualquier tiempo de desarrollo, en cambio la finita, representa el número de organismos producidos por cada generación, es decir en unidades discretas (Rabinovich, 1980). Los valores de λ superiores a 1.0 indican que se trata de una población en crecimiento, mientras que los valores inferiores a 1.0 indican que es una población que va disminuyendo. Un valor = 1.0 indica que el tamaño de población es estable, es decir que no aumenta ni disminuye con el tiempo (Smith y Smith, 2007).

Tasa finita de natalidad (β)

Representa el *número de nacimientos hembras producidas por cada generación o durante el intervalo t a $t+1$* (Rabinovich, 1980). Se calcula mediante la siguiente expresión:

$$\beta = \frac{1}{\sum_{x=0}^{\infty} L_x e^{-r(x+1)}}$$

Donde:

L_x = número promedio de individuos que sobreviven (tomado de la tabla de vida)

e = base de los logaritmos naturales

r = tasa intrínseca de crecimiento per capita máxima

x = edad 0, 1, 2, etc. (primera columna de la tabla de fertilidad)

1 = constante

Tasa instantánea de natalidad (b)

Definida anteriormente como el *número de individuos producidos por unidad de tiempo* (Rabinovich, 1980) y calculada por:

$$b = \frac{r\beta}{e^r - 1}$$

Donde:

r = tasa intrínseca de crecimiento per capita máxima

β = tasa finita de natalidad

e = base de logaritmos naturales

1 = constante

$e^r = \lambda$ = tasa finita de crecimiento

Tasa instantánea de mortalidad (D)

Definida anteriormente como el *número de muertos por unidad de tiempo* (Rabinovich, 1980) y como ya se cuenta con la tasa intrínseca de crecimiento máxima y la tasa instantánea de natalidad solo se despeja de la ecuación:

$$r = b - d$$

$$d = b - r$$

Donde:

b = tasa instantánea de natalidad

r = tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima

Tasa finita de mortalidad (δ)

Representa el *número de muertos durante cada generación o durante el intervalo de tiempo t a t+1* (Rabinovich, 1980), y se calcula:

$$\delta = \frac{(\lambda - 1)d}{r}$$

Donde:

λ = tasa finita de crecimiento per cápita máxima

d = tasa instantánea de mortalidad

r = tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima

1 = constante

Para comprobar que están bien calculadas, la tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima deberá ser igual a la resta de la tasa instantánea de natalidad menos la mortalidad:

$$r = b - d$$

Distribución estable por edades

La distribución por edades se define como la cantidad de individuos de una población por cada edad presente en ella y puede expresarse como porcentaje o proporción de individuos. Si esta población alcanza su equilibrio con el ambiente

a través del tiempo y por procesos evolutivos lo mantiene, siempre y cuando no cambien drásticamente las condiciones que la rodean, alcanzará una *distribución estable por edades*, que significa un equilibrio entre el tamaño poblacional (por ende, una tasa de crecimiento estable a lo largo del tiempo) y el ambiente. Es decir, es una *proporción o porcentaje de individuos de cada edad presente en la población y que se mantiene entre cada generación a lo largo del tiempo* (Figura 3.56.) (Rabinovich, 1980).

La distribución estable por edades se calcula mediante la siguiente expresión, siendo la primera cuando se quiera expresar dicha estructura en porcentaje, (es lo más indicado) y la segunda, cuando se desea en proporción:

$$D.E.P.E = L_x \ell^{-r(x+1)} (\beta)(100)$$

$$D.E.P.E = L_x \ell^{-r(x+1)} (\beta)$$

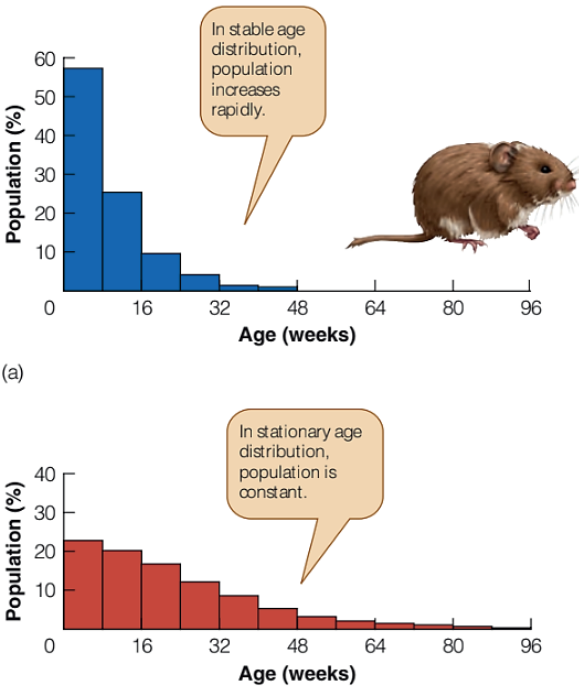


Figura 3.56. Distribución de edades. (a) Distribución de edades estable y (b) distribución de edades estacionaria para el topillo *Microtus agrestis* en el laboratorio. La distribución de edades estable debe observarse cuando las poblaciones crecen rápidamente, y la distribución de edades estacionaria cuando las poblaciones mantienen un tamaño constante. (Según Leslie y Ranson, 1940 tomado de Krebs, 2014).

Ejemplo del desarrollo del modelo de tablas de vida y fertilidad:

Para una ejemplificación del modelo anterior se presenta el desarrollo de los modelos con datos reales (Tabla 3. 4 y 5, Figura 3.57). Recomendamos realices los cálculos necesarios y se discuta en clase:

Los siguientes datos, fueron obtenidos del campo al realizar un muestreo utilizando la técnica de marcado y recaptura para determinar el número de individuos por cada clase de edad. Las seis clases de edad fueron determinadas por medio de la técnica de anillos de crecimiento y están dadas en años, asignándole por lo tanto número progresivo de 0 a 5 a cada una de ellas. La fertilidad se calculó realizando conteo total de huevecillos y su viabilidad.

Tabla 3. 4. tabla de vida vertical. Construcción de la tabla de vida de una especie a partir de censos por estadio. La edad está dada en años.

X	Edad	n_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x
0	4.5	1000	1.0000	0.0600	0.0600	0.9700	3.3190	3.3190
1	5.5	940	0.9400	0.0790	0.0840	0.9005	2.3490	2.4989
2	6.5	861	0.8610	0.3480	0.4042	0.6870	1.4485	1.6823
3	7.5	513	0.5130	0.1370	0.2671	0.4445	0.7615	1.4844
4	8.5	376	0.3760	0.2470	0.6569	0.2525	0.3170	0.8431
5	9.5	129	0.1290	0.1290	1.0000	0.0645	0.0645	0.5000

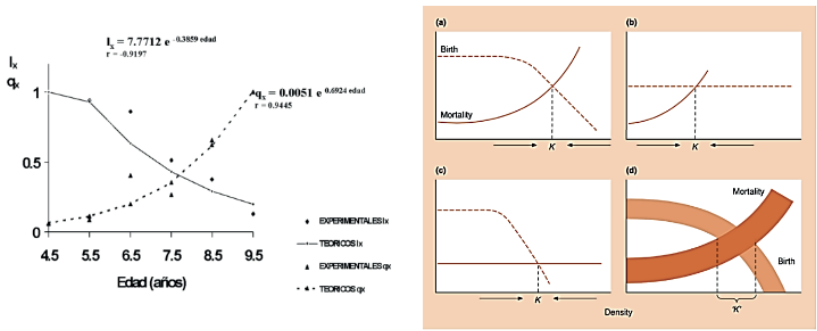


Figura 3.57. Curvas y modelos de supervivencia y mortalidad. Datos experimentales y teóricos de ambas tasas contra la edad y sus modelos específicos (Tomado de Begon et al. 2006).

Tabla 3. 5. tabla de fertilidad o función m_x . Construcción de la tabla de fertilidad a partir de censos por estadio y la supervivencia tomada de la tabla de vida.

X	<i>Edad</i>	l_x	m_x	$l_x m_x$	<i>edad $l_x m_x$</i>
0	4.5	1.0000	20.00	20.0000	90.0000
1	5.5	0.9400	12.50	11.7500	64.6250
2	6.5	0.8610	14.50	12.4845	81.1493
3	7.5	0.5130	9.50	4.8735	36.5513
4	8.5	0.3760	2.50	0.9400	7.9900
5	9.5	0.1290	1.00	0.1290	1.2255
Σ				50.1770	281.5410

Tasa neta de reproducción (Ro): 50.1770 individuos totales producidos por cada hembra por generación.

Tiempo generacional (T): 5.610957211 años, que es el tiempo promedio que transcurre entre el nacimiento de los padres y la producción de su descendencia o de nuevos hijos.

Tasa intrínseca de crecimiento per capita (r): 0.697841136, contribución aproximada de cada individuo integrante sin importar sexo o edad al crecimiento total de la población.

Como este valor es una aproximación, se tiene que encontrar el más real por medio del método de Lotka y Volterra:

Por medio de la resolución aleatoria (método 1) y que depende de cada investigador para su resolución, así como para obtener 1.0 exactamente en la igualdad de la ecuación, en este ejemplo se llevó 50 iteraciones para encontrar la tasa intrínseca de crecimiento máxima, por el segundo método descrito, sólo se llevó 18 iteraciones para llegar al mismo resultado, donde las constantes usadas para la primera iteración fueron:

$$\begin{aligned}
 n &= 6 & r_{i-1} &= 0.697841136 \\
 A &= 42 & S &= 1.280879714 \\
 B &= 7 & \Delta &= 0.035363874 \\
 r_i &= 0.73320501
 \end{aligned}$$

el último vector donde la sumatoria es igual 1.0 es

0.691357305

0.19229633

0.096730816

0.017877025

0.001632461

0.000106063

$\Sigma = 1.000000$

Tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima ($r_{\max}$): 0.747740173, que representa la contribución de cada individuo de la población al crecimiento global de la misma.

Tasa finita de crecimiento (λ): 2.112221364 nuevas hembras en la siguiente generación por cada hembra existente en la población.

Tasa finita de natalidad (β): 1.310553783 hembras nacidas durante el tiempo t a $t+1$, donde el vector $L_x e^{-r(x+1)}$ es:

0.45923217

0.201838893

0.072901832

0.022331302

0.006005708

0.000726312

$\Sigma = 0.763036217$

Tasa instantánea de natalidad (b): 0.881077943, que es el número de individuos que nacen por unidad de tiempo (velocidad de nacimientos).

Tasa instantánea de mortalidad (d): 0.13333777, que es el número de individuos que mueren por unidad de tiempo (velocidad de muertes).

Comprobación: $r = b - d$

$0.747740173 = 0.881077943 - 0.13333777$

Tasa finita de mortalidad (δ): 0.198332418, número de hembras muertas durante el tiempo t a $t+1$.

Tabla 3. 6. Distribución estable por edades. Los resultados corresponden a cada estadio en proporción o porcentaje que es lo más indicado (redondeado a dos decimales).

EDAD	PROPORCION	PORCENTAJE
4.5	0.601848457	60.18484571
5.5	0.264520724	26.45207244
6.5	0.095541772	9.554177209
7.5	0.029266372	2.926637206
8.5	0.007870804	0.78708036
9.5	0.000951871	0.095187074
Σ	1.0	100

Para propósitos del ejercicio, se presentaron las operaciones como los resultados con todos los decimales.

Modelos matriciales en poblaciones estructuradas: matrices de Leslie y de Lefkovitch

El estudio de la dinámica poblacional ha evolucionado desde modelos simples que consideran a la población como un conjunto homogéneo de individuos, hacia enfoques más realistas que reconocen la **heterogeneidad demográfica interna**. En este contexto, los **modelos poblacionales estructurados** representan un avance fundamental en la ecología de poblaciones, al incorporar explícitamente diferencias en supervivencia y fecundidad asociadas a la edad, etapa o tamaño de los organismos.

Una forma realista de estimar el crecimiento poblacional fue iniciada por **Patrick Leslie (1945)**, quien calculó los cambios poblacionales a partir de las tasas de natalidad y supervivencia específicas por edad. Este planteamiento dio origen a lo que hoy se conoce como **modelo matricial estructurado por edad** o **matriz de Leslie** (Krebs, 2014). Leslie, quien colaboró estrechamente con los ecólogos del grupo de **Charles Elton** en la Oficina de Población Animal de Oxford, fue responsable de numerosas aplicaciones de las matemáticas a cuestiones ecológicas, sentando las bases de la demografía ecológica moderna (Crowcroft, 1991).

Posteriormente, **Lefkovitch (1965)** reconoció que la matriz de Leslie constituía un caso particular dentro de una clase más amplia de modelos matriciales, y propuso una generalización basada en **etapas del ciclo de vida** en lugar de edades estrictas. Este desarrollo dio origen a la **matriz de Lefkovitch**, también conocida como **matriz de proyección poblacional basada en etapas**, ampliando considerablemente el campo de aplicación de los modelos matriciales (Krebs, 2014).

Recordatorio: nociones básicas de álgebra matricial aplicadas a la ecología de poblaciones

El uso de modelos matriciales en ecología de poblaciones requiere un conocimiento básico del **álgebra de matrices**, ya que este formalismo matemático permite representar de manera compacta y eficiente los procesos demográficos que gobiernan la dinámica poblacional. En este apartado se presentan los conceptos esenciales necesarios para comprender los modelos poblacionales estructurados, con énfasis en su **interpretación biológica**.

¿Qué es una matriz?

Por definición una matriz es *un arreglo rectangular de números ordenados en filas y columnas*. No es más que un arreglo de números de forma de tabla, simbolizada con una letra mayúscula, sus elementos con la misma letra, pero en minúsculas, la posición de cada uno de ellos con dos subíndices, el primero indicando la posición del renglón y el segundo la de la columna y todos ellos encerrados en corchetes (Swokowski, s.a.; Emlen, 1973; Williams, 1976; Jeffers, 1978; Begon y Mortimer, 1981; Vandermeer, 1981; Southwood, 1991).

Desde el punto de vista biológico, una matriz permite **organizar información demográfica**, como fecundidades, probabilidades de supervivencia o transiciones entre clases, de manera sistemática y coherente.

Una matriz con (m) filas y (n) columnas se denomina matriz de dimensión (m x n).

Estructura de una matriz

En ecología de poblaciones, las matrices que se utilizan con mayor frecuencia son **matrices cuadradas**, es decir, aquellas que tienen el mismo número de filas y columnas ((k x k)). Esto se debe a que el número de clases poblacionales en el tiempo (t) es el mismo que en el tiempo (t+1).

Cada fila y cada columna tienen un significado biológico específico:

- **Columnas:** representan la contribución de cada clase poblacional en el tiempo (t).
- **Filas:** representan el destino de los individuos o descendientes en el tiempo (t+1).

De esta forma, cada elemento de la matriz describe un proceso demográfico concreto, como la producción de nuevos individuos o la supervivencia entre clases.

Tipos de matrices relevantes en ecología de poblaciones

En el contexto de los modelos poblacionales estructurados, se emplean principalmente los siguientes tipos de matrices:

- **Matriz cuadrada:** matriz con igual número de filas y columnas; es la forma típica de las matrices de Leslie y Lefkovitch.

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix}$$

Esta matriz se simboliza de la siguiente forma:

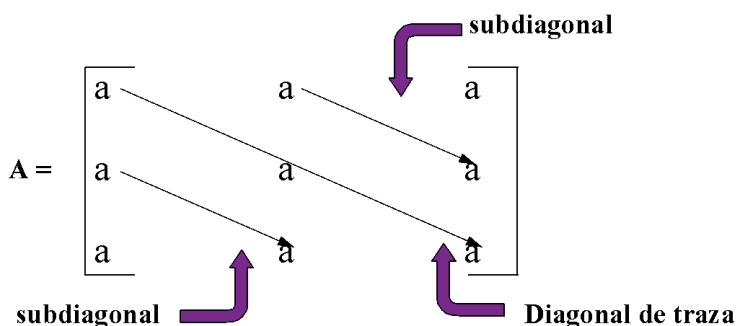
$$A = \{a_{i,j}\}$$

Donde:

i = indica el número de renglón de la matriz

j = indica el número de columna de la matriz

El eje principal en diagonal de izquierda a derecha se denomina *diagonal de traza*, el resto se llama *diagonal (es) secundaria (s)* o *subdiagonal (es)* (Figura 3.58).



solo existe una diagonal de traza y dependiendo del tamaño de la matriz, será el número de subdiagonales

Figura 3.58. Representación de un arreglo matricial hipotético. Posición y localización de la diagonal de traza y subdiagonales.

Las matrices varían en tamaño, por lo que se debe especificar éste indicando el número de renglones et alumnas de las que consta la matriz de la siguiente forma: $(i \times j)$, siendo el primer número la cantidad de renglones y el segundo columnas, que en su conjunto se denomina *orden de la matriz* (Swokowski, s.a.; Vandermeer, 1981).

Si coincide el número de renglones y columnas se denominan *matrices cuadradas* y se dividen en simétricas (las que utilizan para hacer correlaciones múltiples) y asimétricas (las utilizadas en las covarianzas). Si no son iguales los renglones ey columnas en cuanto a número, se denominan *matrices rectangulares* (Williams, 1976; Jeffers, 1978; Vandermeer, 1981).

- **Matriz triangular:** matriz donde los elementos distintos de cero se concentran en la diagonal principal y una de sus regiones (superior o inferior), reflejando la direccionalidad de las transiciones demográficas.
- **Matriz diagonal:** matriz donde solo los elementos de la diagonal principal son distintos de cero; aunque poco común en demografía, es útil como referencia conceptual.
- **Matriz de proyección poblacional:** matriz que contiene las tasas de fecundidad y las probabilidades de supervivencia o transición, y que permite proyectar el tamaño y la estructura de la población a través del tiempo.
- **Matriz de identidad:** denominada así porque cualquier matriz multiplicada por ésta, proporciona como resultado la misma matriz. Se abrevia con la letra I y como característica principal es que en la diagonal de traza los únicos elementos que presenta son números 1.0 (Swokowski, s.a.; Williams, 1976; Jeffers, 1978; Vandermeer, 1981).

$$I = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

- **Vector columna:** aquella matriz que consta de más de dos renglones, pero una sola columna (Swokowski, s.a.; Williams, 1976; Jeffers, 1978; Vandermeer, 1981).

$$B = \begin{bmatrix} 5 \\ 8 \\ 9 \\ 13 \end{bmatrix}$$

- I **Vector renglón:** aquella matriz que consta de un solo renglón y más de dos columnas (Swokowski, s.a.; Williams, 1976; Jeffers, 1978; Vandermeer, 1981).

$$X = [6 \quad 9 \quad 34]$$

- I **Escalar:** la matriz consta de un solo elemento, una columna y un renglón (Swokowski, s.a.; Williams, 1976; Jeffers, 1978; Vandermeer, 1981).

$$Z = [5]$$

Producto matriz–vector: significado biológico

El **producto entre una matriz y un vector** es una operación fundamental en los modelos poblacionales estructurados. En términos ecológicos, esta operación describe cómo la población cambia de un tiempo al siguiente:

$$n_{t+1} = A n_t$$

Donde:

A es la matriz de proyección poblacional,

n_t es la estructura poblacional actual,

n_{t+1} es la estructura poblacional proyectada.

El producto por una matriz y un vector columna, da como resultado de esta operación, otro vector columna, con orden matricial igual al número de renglones de la primera matriz y al número de columnas de la segunda. Así mismo, la única regla que se debe recordar para poder realizar correctamente la operación es que el número de renglones de la segunda matriz sea igual al número de columnas de la primera matriz, sino se cumple esta condición, no se podrá llevarla a cabo.

Una vez cubriendo estos requisitos se procede a realizar la operación multiplicando todos los elementos del vector columna por los elementos del primer renglón de la matriz, elemento a elemento y sumándolos para formar el primer elemento del vector resultante; posteriormente, se realizará el mismo procedimiento pero utilizando el segundo renglón de la matriz para formar el segundo elemento y así sucesivamente según el número de renglones de la matriz (Swokowski, s.a.; Emlen, 1973; Williams, 1976; Jeffers, 1978; Begon y Mortimer, 1981; Vandermeer, 1981):

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 2 & 4 \\ 2 & 6 & 0 \\ 3 & 4 & 0 \end{bmatrix} B = \begin{bmatrix} 1 \\ 5 \\ 3 \end{bmatrix} Ax B = \begin{bmatrix} 23 \\ 32 \\ 23 \end{bmatrix} \begin{aligned} (1x1) + (5x2) + (3x4) &= 1 + 10 + 12 = 23 \\ (1x2) + (5x6) + (3x0) &= 2 + 30 + 0 = 32 \\ (1x3) + (5x4) + (3x0) &= 3 + 20 + 0 = 23 \end{aligned}$$

Biológicamente, esta ecuación integra en un solo paso los procesos de **reproducción, supervivencia y transición** entre clases, mostrando cómo cada clase contribuye a la población futura.

Interpretación general de los elementos de una matriz poblacional

Cada elemento (a_{ij}) de una matriz poblacional tiene una interpretación ecológica precisa:

- Indica la contribución de los individuos de la clase (j) en el tiempo (t) a la clase (i) en el tiempo (t+1).
- Puede representar fecundidad (producción de nuevos individuos) o supervivencia/transición entre clases.

Así, el formalismo matricial no es un ejercicio abstracto, sino una **traducción matemática directa del ciclo de vida del organismo**.

Importancia del enfoque matricial en ecología

El uso del álgebra de matrices permite:

- Integrar múltiples procesos demográficos en un solo modelo.
- Analizar poblaciones estructuradas de manera explícita.
- Derivar propiedades globales como la tasa de crecimiento poblacional y la estructura estable.
- Comparar estrategias de vida entre especies o poblaciones.

Este enfoque constituye la base matemática sobre la cual se construyen los **modelos de Leslie y de Lefkovich**, que se desarrollan en las secciones siguientes.

Modelos poblacionales estructurados

Los **modelos matriciales** describen la dinámica de poblaciones en **tiempo discreto**, incorporando explícitamente la **estructura interna** de la población. A diferencia de los modelos no estructurados, como el exponencial o el logístico, estos enfoques reconocen que:

- Los individuos **no son demográficamente equivalentes**.
- La **supervivencia** y la **fecundidad** dependen de la edad, la etapa o el tamaño.

- La población puede representarse mediante un **vector de estado** que resume su estructura.

En términos generales, la dinámica de una población estructurada puede expresarse como:

$$n_{t+1} = A n_t$$

donde n_t es el vector de abundancias por clases en el tiempo t , y A es la **matriz de proyección poblacional**, que contiene las probabilidades de supervivencia, transición y fecundidad.

El modelo simple estructurado por edad puede escribirse como una matriz, comúnmente conocida como **matriz de Leslie**, en honor al ecólogo británico P. H. Leslie. Expresar esta formulación en forma matricial implica colocar las probabilidades de supervivencia (p_x) y las fecundidades (f_x) en posiciones específicas dentro de la matriz (Rees y Ellner, 2009).

MODELO MATRICIAL DE LESLIE (ESTRUCTURADO POR EDAD)

Fundamentos conceptuales

El modelo matricial de Leslie es un modelo poblacional estructurado por edad, en el cual el ciclo de vida del organismo se descompone en una serie de etapas secuenciales, de modo que cada clase de edad representa una etapa del ciclo de vida (Figura 3.59). En este enfoque, los individuos sobreviven de una etapa a la siguiente con una probabilidad P_x y producen un número promedio de descendientes F_x específico para cada edad, lo que permite incorporar explícitamente la variación demográfica asociada a la edad (Leslie, 1945, 1948; Krebs, 2014).

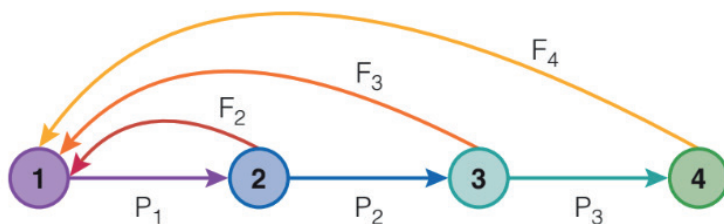


Figura 3.59. Matrices de proyección poblacional. La matriz de Leslie, o ciclo de vida clasificado por edad. En este ejemplo se muestran cuatro clases de edad, con diferentes fecundidades (F_x) para cada clase y diferentes probabilidades (P_x) de supervivencia de una clase a la siguiente. (b) Un ciclo de vida basado en el tamaño o la etapa, en el que la única complicación adicional es que un individuo tiene una probabilidad P_x de permanecer en la misma etapa del ciclo de vida durante un período y una probabilidad G_x de sobrevivir y avanzar a la siguiente etapa del ciclo de vida. (Según Caswell, 2001 tomado de Krebs, 2014).

Este modelo es apropiado bajo los siguientes supuestos:

1. La población se divide en clases de edad discretas.
2. La reproducción ocurre en pulsos regulares (tiempo discreto).
3. Todos los individuos avanzan obligatoriamente de la edad x a la edad $x+1$ en cada intervalo de tiempo.
4. La supervivencia y la fecundidad dependen exclusivamente de la edad.
5. La población es cerrada, es decir, no presenta migración.

Estos fundamentos fueron propuestos por Leslie con el objetivo de superar las limitaciones de los modelos de crecimiento exponencial, que describen únicamente patrones globales sin considerar los estadios de vida, y de las tablas de vida y fertilidad, que, si bien incorporan la estructura por edades, no integran explícitamente la dinámica poblacional a lo largo del tiempo (Emlen, 1973; Begon y Mortimer, 1981). En este sentido, la matriz de Leslie puede considerarse una síntesis metodológica que rescata las ventajas de ambos enfoques, al permitir analizar simultáneamente el crecimiento global de la población y la contribución demográfica de cada estadio de vida. Entre sus principales ventajas se encuentra que refleja la participación de cada estadio en la reproducción y en la supervivencia global de la población, describe la supervivencia específica de cada clase de edad, proporciona una distribución estable por edades, predice una tasa de crecimiento poblacional tanto per cápita como por estadio, y permite modelar poblaciones sometidas a explotación, evidenciando cómo el impacto depende del estadio afectado; todo ello se logra mediante la construcción de una matriz poblacional cuadrada y un vector poblacional columna, que constituyen el núcleo del modelo de crecimiento matricial (Leslie, 1945, 1948; Begon y Mortimer, 1981).

Estructura de la matriz de Leslie

En honor a su creador (Leslie), la matriz poblacional se *simboliza* con la letra mayúscula "**L**" y se construye poniendo los estadios de la población al tiempo " t " en las columnas y en los renglones los mismos estadios, pero al tiempo " $t + 1$ ", que significará cómo se incrementa y afecta lo que le sucede a cada estadio del tiempo " t " a los mismos estadios, pero al tiempo siguiente " $t + 1$ " o generación.

Dentro de los corchetes de la matriz, se colocarán en el *primer renglón* y correspondiendo a su estadio respectivo la *fecundidad*; la *subdiagonal* localizada por debajo de la diagonal de traza, se llenará con los datos de la *supervivencia* de cada estadio y *todas las casillas restantes* se llenarán de ceros (Leslie, 1948; Emlen, 1973; Begon y Mortimer, 1981).

Para ejemplificar lo anterior, suponga que se tiene una población natural de tres estadios crías, jóvenes y adultos, su matriz poblacional estará representada de la siguiente forma (Krebs, 1994):

		TIEMPO" t"		
		crías	juveniles	adultos
TIEMPO" t + 1" L =	crías	f_c	f_j	f_a
	juveniles	S_c	0	0
	adultos	0	S_j	0

Esta construcción significa lo siguiente para cada estadio:

Crías: Las crías del tiempo "t" afectan a las crías de la siguiente generación o del tiempo "t+1" por medio de su fecundidad (número de organismos que se producen) y que se simboliza como f_c . Las crías del tiempo "t" afectan a los juveniles de la siguiente generación o tiempo "t+1" por la cantidad de crías que lleguen a sobrevivir y alcancen el estado juvenil, es decir, por la supervivencia de las crías, y se representará como S_c . Las crías del tiempo "t" no afectan para nada a los adultos del tiempo "t+1" porque las crías que sobrevivan pasarán primero por el estado juvenil y no se incorporan inmediatamente al estado adulto y por lo tanto su influencia es *cero*.

Juveniles: Los juveniles del tiempo "t" afectan a las crías de la siguiente generación o tiempo "t+1" por medio de su fecundidad para producir nuevas crías y se abrevia como f_j . Los juveniles del tiempo "t" no afectan a los juveniles del tiempo "t+1" porque todos o pasan a ser adultos o se mueren y ninguno se queda como juvenil por lo tanto es *cero* la influencia. Los juveniles del tiempo "t" afectan a los adultos al tiempo "t+1" por la supervivencia de aquellos juveniles que pasan al estado adulto y se abrevia como S_j .

Adultos: Los adultos del tiempo "t" afectan a las crías del tiempo "t+1" por la fecundidad que éstos posean para producir nuevas crías a la siguiente generación y se abrevia como f_a . Los adultos del tiempo "t" no afectan a los juveniles del tiempo "t+1" porque no existen adultos que regresen a ser juveniles en la siguiente generación, por lo que será *cero*. Los adultos del tiempo "t" no afectan a los adultos del tiempo "t+1" de la siguiente generación porque no se pueden quedar en ese mismo estadio pasado algún tiempo, sino que se mueren y por lo tanto es *cero*.

Como se observa en la matriz, *no todos* los individuos sin importar sexo y edad contribuyen al crecimiento de la población, como lo supone el modelo de crecimiento exponencial, sino que intervendrán a éste, según la edad y las características que posean

Como en la tabla de vida y fertilidad, los datos de supervivencia y fecundidad serán obtenidos del campo por muestreos poblacionales para determinar la densidad para el primer caso y en el segundo caso por estudios biológicos, así como para determinar las clases de edad existentes en la población.

Lo más difícil en la construcción de este modelo es la obtención de la fecundidad por estadio, porque son datos únicamente extraídos del campo, lo que implica capturar a las hembras en diferentes estadios de madurez, si estuvieran en etapa reproductora, realizar el conteo de huevecillos y determinar su estadio de maduración, así como cortes histológicos de todos ellos para ser más confiables los datos, y existen muy pocas poblaciones que tengan este tipo de información biológica para generar información ecológica. Si esto no se lleva a cabo, por lo menos se debe contar con indicios de la fecundidad y supervivencia. Observa este ejemplo:

Se tiene una población que pasados un año sobreviven el 80% y al otro año el 40%. La fecundidad de la edad 3 es 2 y es el doble que el de la edad 2 y la edad 1 no presentan. La matriz poblacional resultante es:

$$\begin{array}{cc}
 & t \\
 & \begin{array}{ccc} 1 & 2 & 3 \end{array} \\
 t+1 \begin{array}{c} 1 \\ 2 \\ 3 \end{array} & \begin{bmatrix} 0 & 1 & 2 \\ 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4 & 0 \end{bmatrix}
 \end{array}$$

El vector poblacional

La estructura de la población en un tiempo determinado se representa mediante un **vector poblacional**, denotado generalmente como (n_t) . La segunda matriz que involucra el modelo se denomina *vector poblacional* que no es más que un vector columna (una sola columna con más de dos renglones) y se simboliza con la letra minúscula “ n ” y contendrá entre los corchetes, el número total de individuos por cada estadio, clase de edad o etapa de la población las cuales se colocarán en cada renglón (Leslie, 1948; Krebs, 1994):

$$n = \begin{bmatrix} n_c \\ n_j \\ n_a \end{bmatrix}$$

Cada elemento del vector tiene un significado biológico claro: el tamaño de una clase poblacional específica en el tiempo (t). Los datos de este vector poblacional son obtenidos del campo al realizar un muestreo al tiempo "t" para obtener la densidad poblacional por cada estadio identificado en la población, es decir, el número de crías (n_c) se colocarán en el primer renglón, el número de juveniles (n_j) en el segundo, el número de adultos (n_a) en el tercero y así sucesivamente según el número total de estadios identificados. Si se realizara la sumatoria de todos los individuos cuantificados por estadio, se obtiene el número total de la población (**N**) al tiempo "t" debido a lo cual y para evitar confusión, el vector poblacional se simboliza con letra minúscula (n) porque sus componentes son partes del total.

Para construir el **modelo de Leslie**, es decir, tanto la **matriz de proyección poblacional** como el **vector poblacional**, es necesario contar, además de la información biológica previamente descrita, con datos empíricos obtenidos a partir de **dos muestreos de campo realizados en tiempos distintos**, usualmente denotados como t y t+1. Estos muestreos permiten cuantificar los cambios en la abundancia de cada clase de edad a lo largo del tiempo y estimar las probabilidades de supervivencia y las tasas de fecundidad específicas por edad que alimentan la matriz. En este contexto, la comparación entre la estructura poblacional observada en t y la registrada en t+1 constituye la base empírica para la formulación del modelo, ya que vincula directamente los procesos demográficos con la dinámica temporal de la población, como se ilustra a continuación.

En una población natural se realizaron dos muestreos en diferentes tiempos y se identificaron tres estadios y de cada uno se cuantificó el número total de individuos en las dos visitas. Así también, se determinó que las crías no tienen fecundidad y las de los juveniles es la mitad de los adultos ($\frac{1}{2} fa$). En el primer muestreo (t) se recolectaron 10 crías, 8 juveniles y 6 adultos. En el segundo fueron 15 crías, 8 juveniles y 6 adultos.

Para construir la matriz poblacional y su vector se procederá a obtener las supervivencias, determinando cuantos pasaron de un estadio al otro.

Crías a juveniles = De 10 crías cuantificadas al tiempo t sólo pasaron 8 al tiempo t+1, por lo tanto:

$$S_c = 8/10 = 0.8$$

Juveniles a adultos: De 8 jóvenes cuantificados en el tiempo t sólo pasaron 6 al tiempo t+1 por lo tanto:

$$S_j = 6/8 = 0.75$$

Estos datos se colocan en la subdiagonal por abajo de la diagonal de traza y el resto de los casilleros se llenará con ceros.

Para obtener el renglón de las fecundidades y según nuestros datos obtenidos del campo, los únicos estadios que contribuyen a la producción de crías son los 8 adultos y los 6 juveniles del tiempo "t", ellos producen a la siguiente generación las 15 crías del tiempo t+1, si estos datos se escriben en una ecuación se obtiene:

$$8 f_j + 6 f_a = 15 \text{ crías}$$

Esta es una ecuación con dos incógnitas y no se puede despejar alguna de ellas, pero se sabe que la fecundidad de los juveniles es $\frac{1}{2}$ de la de adultos, por lo que se substituye:

$$8 \left(\frac{1}{2} f_a \right) + 6 f_a = 15 \text{ crías}$$

$$4 f_a + 6 f_a = 15$$

$$10 f_a = 15$$

$$f_a = 15 / 10$$

$$f_a = 1.5$$

Los juveniles presentan la mitad de la fecundidad de los adultos y el dato ya fue calculado, sólo se substituye:

$$f_j = \frac{1}{2} f_a$$

$$f_j = \frac{1}{2} (1.5)$$

$$f_j = 0.75$$

Finalmente, el vector poblacional será representado por el número de organismos cuantificados en el campo al tiempo "t" y el modelo será el siguiente:

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 0.75 & 1.5 \\ 0.8 & 0 & 0 \\ 0 & 0.75 & 0 \end{bmatrix} n = \begin{bmatrix} 10 \\ 8 \\ 6 \end{bmatrix}$$

Como se observa en la matriz, no todos los individuos contribuyen en la población para que crezca, sino que solo algunos y en diversas formas, debido a que ciertos estadios no son fértiles como las crías, otros son medio reproductivos como los jóvenes y otros totalmente reproductivos como los adultos. Esta influencia sólo se podría observar en tablas de vida y fertilidad, pero no se determinaba el crecimiento a lo largo del tiempo como si lo puede realizar el modelo matricial.

Si esta matriz poblacional se multiplica por el vector poblacional como resultado de la multiplicación se obtendrá otro vector poblacional, pero los datos corresponderán a la siguiente generación o tiempo t+1. Esta situación se puede representar algebraicamente, dando como resultado la *ecuación general de crecimiento poblacional matricial* (Leslie, 1948):

$$Ln_t = n_{t+1}$$

Donde:

L = matriz poblacional de Leslie

n_t = vector poblacional al tiempo t

n_{t+1} = vector poblacional al tiempo t+1

t = tiempo

Si se continúa multiplicando el vector poblacional del tiempo t+1 (t=1) por la matriz poblacional, se obtendrá un segundo vector poblacional del tiempo t+1 (t=2) y así sucesivamente. Lo que se estará obteniendo es el crecimiento poblacional a diferentes tiempos, tanto global de la población, como de cada estadio y es lo que se denomina el *Método de Proyección* (existe el método analítico, para obtener los parámetros poblacionales, sin llegar a desarrollar el método descrito).

Una vez realizada la operación y obtenido los valores de crecimiento poblacional (en este caso exponencial), se pueden obtener los parámetros poblacionales necesarios en todo estudio ecológico y ya descritos.

Interpretación demográfica

A partir de la matriz de Leslie se derivan propiedades demográficas fundamentales, como la **tasa finita de crecimiento poblacional** (λ lambda), que corresponde al valor propio dominante de la matriz. Asimismo, es posible obtener la **distribución estable de edades**, asociada al vector propio derecho, y el **valor reproductivo**, asociado al vector propio izquierdo. Estas propiedades emergen independientemente de la estructura inicial de la población, siempre que la matriz sea **primitiva**.

Tasa neta de reproducción (R_0)

Definida como *el número promedio de progenie que es capaz de producir la población por generación* se calcula mediante la expresión:

$$R_0 = \frac{N_{t+1}}{N_t}$$

Donde:

N_{t+1} = Sumatoria del vector poblacional del tiempo t+1

N_t = Sumatoria del vector poblacional del tiempo t

Como se tienen numerosas sumatorias de todos los vectores poblacionales (N) de diferentes tiempos, se tienen tantas tasas netas de reproducción como vectores poblacionales existan, que dejarán de ser tasas netas cuando exista un valor que permanezca constante a través de todos los vectores subsecuentes y ese valor constante se conocerá como tasa finita de crecimiento

Tasa finita de crecimiento (λ)

Esta tasa como su nombre lo indica, es una tasa finita y no instantánea de crecimiento poblacional (r). Se define como *el número de individuos que se agrega a la población por individuo y por unidad de tiempo* y se calcula como (Southwood, 1991):

$$\lambda = e^{r_m}$$

Donde:

e = base de los logaritmos naturales

r_m = tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima

La tasa finita también se puede calcular también como:

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

pero sólo cuando λ es un valor cercano a 1 y ya no fluctúa a través del tiempo se dice que la población alcanzó la tasa finita de crecimiento, no antes porque serán tasas netas de reproducción.

Como se observa, es la misma forma como se calculó la tasa neta de reproducción, por lo que *sólo se puede aplicar esta igualdad en el modelo matricial y siempre y cuando la tasa neta de reproducción a lo largo del tiempo permanezca constante*. Así mismo, y como la tasa finita también es igual a la exponencial de la tasa intrínseca de crecimiento per cápita, se puede establecer la siguiente relación:

$$Ro = \lambda = e^{r_m}$$

Para poder establecer esta igualdad, se tendrá que hacer sólo si la tasa neta de reproducción permanece constante y la única diferencia radica en que λ está dada en lapsos de 1.0 tiempo y Ro es una tasa de acuerdo con un promedio generacional (T).

Tasa intrínseca de crecimiento per cápita máxima (r_m)

Por medio de una matriz poblacional se obtiene por tres vías la tasa intrínseca de crecimiento per cápita.

1) La primera y más sencilla es que si ya se conoce el valor de λ y sabiendo que ésta es igual a la exponencial de la tasa intrínseca de crecimiento, sólo se despeja:

$$r_m = \ln \lambda$$

2) Se puede obtener por el método ya conocido utilizando la tasa neta de reproducción, si y sólo si es la constante a lo largo de los vectores subsecuentes:

$$r = \frac{\ln Ro}{T}$$

Donde:

Ro = tasa neta de reproducción cuando es constante

$\ln$ = logaritmo natural

T = tiempo generacional igual a 1.0

3) Se obtiene por medio de un análisis de regresión usando el modelo de crecimiento exponencial, ya conocido:

$$Nt = Noe^{rt}$$

utilizando el tamaño total de la población (sumatoria de cada vector poblacional) y los diferentes tiempos; con ello se obtiene la ordenada al origen, que será el tamaño de la población con que se inició el crecimiento, la pendiente (tasa intrínseca de crecimiento per cápita) y las curvas teórica y experimental de dicho crecimiento.

El modelo de crecimiento exponencial se aplica también utilizando como variables dependientes a los diferentes tamaños poblacionales y sus tiempos por cada estadio, para obtener las curvas de crecimiento representativas de cada uno de ellos y sus modelos respectivos, todos ellos mostrando diferentes valores, según la tendencia y comportamiento de cada estadio en el contexto de global de la población.

Estructura estable por edades

La estructura estable por edades se alcanza cuando una población se *reproduce en un ambiente constante*. Esto quiere decir que la estructura estable por edades es una *proporción o porcentaje que se mantiene constante entre las diferentes edades y a través del tiempo* que presenta una población cuando esta alcanza una tasa finita de crecimiento.

Alcanzada la estructura estable por edades, todas van a mantener una proporción constante de crecimiento de generación tras generación, es decir el tamaño poblacional aumentará pero de forma constante y en las mismas proporciones numéricas.

Para calcular la estructura estable por edades, se dividirá el tamaño poblacional de cada estadio, entre el tamaño del estadio inicial (generalmente crías) que se tenga en la población, y sólo de aquellos vectores en los que se alcanzó la tasa finita de crecimiento (λ). Se puede expresar como porcentaje al multiplicar el resultado por 100 que es lo más adecuado o simplemente como una proporción.

El modelo de crecimiento matricial antes descrito construye un crecimiento de tipo exponencial, y como ya se había mencionado es un crecimiento que presentarán las poblaciones naturales en ciertos momentos (cuando el espacio y alimento son ilimitados), pero como existe una heterogeneidad ambiental, esto no se da frecuentemente, y se presenta un crecimiento logístico.

El modelo de crecimiento matricial también puede describir un crecimiento logístico, sólo que la única diferencia estriba en conocer la capacidad de carga del ambiente (K) que se resta a cada vector resultante, esto mostrará la influencia densodependiente en el crecimiento poblacional.

A manera de ejemplificar el modelo antes descrito, se presentan los datos de una población que presenta 4 estadios: crías, juveniles, adultos y viejos; La fecundidad del primero y último es cero, la de jóvenes es 1/3 de la fecundidad de adultos. En el primer muestreo se cuantificaron por estadios: 200, 160, 100, 25, respectivamente y en el segundo muestreo fueron: 300, 150, 90, 30. (Figura 3.60).

Después de haber realizado los cálculos necesarios para obtener la fecundidad y sobrevivencia por estadios se obtuvo el modelo de Leslie:

$$\begin{bmatrix} 0 & 0.65 & 1.96 & 0 \\ 0.75 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.56 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.3 & 0 \end{bmatrix} x \begin{bmatrix} 200 \\ 160 \\ 100 \\ 25 \end{bmatrix}$$

Los vectores resultantes, tiempo, número de organismos totales y tasa neta de reproducción son los siguientes:

300	274	311	381	377	441	498	525	606
150	225	206	233	286	283	331	374	394
90	84	126	115	130	160	158	185	209
30	27	25	38	35	39	48	47	56

t= 1 2 3 4 5 6 7 8 9

N= 570 610 668 767 828 923 1035 1131 1265

666	729	825	904	1002	1121	1234	1372	1525
455	500	547	619	678	752	841	926	1029
221	255	280	306	347	380	421	471	519
63	66	77	84	92	104	114	126	141

t= 10 11 12 13 14 15 16 17 18

N=1405 1550 1729 1913 2119 2357 2610 2895 3214

1686	1873	2079	2301	2556	2833	3141	3486
1144	1265	1405	1559	1726	1917	2125	2356
576	641	708	787	873	967	1074	1190
156	173	192	212	236	262	290	322

t= 19 20 21 22 23 24 25 26

N= 3562 3952 4384 4859 5391 5979 6630 7354

3864	4285	4753	5270	5845
2615	2898	3214	3565	3953
1319	1464	1623	1800	1996
357	396	439	487	540

t= 27 28 29 30 31

N= 8155 9043 10029 11122 12334

Ro= 1.1089 1.1090 1.1090 1.1090 1.1090

$$R_0 = 1.1090$$

$$\lambda = 1.1090$$

$$e^r = 1.1090$$

$$r = \ln(1.1090) = 0.1035$$

Modelo de crecimiento exponencial de la población:

$$N_t = 497.3630t^{0.1036t}$$

$$r = 0.9999$$

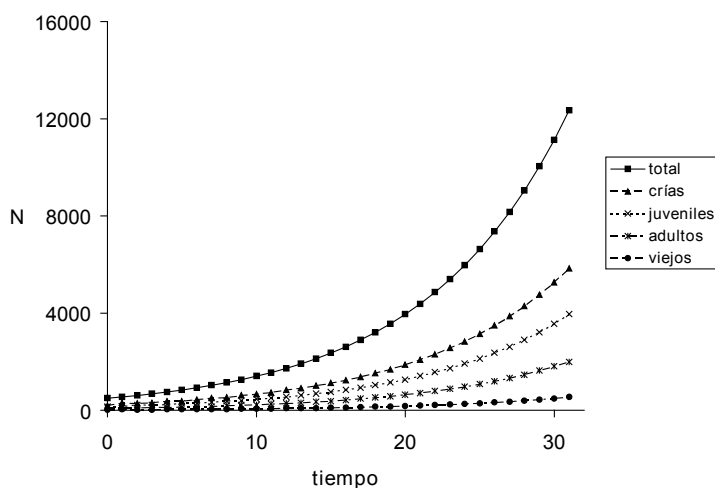


Figura 3.60. Curvas de crecimiento de la población total y sus diferentes estadios contra el tiempo a partir del modelo matricial.

La estructura estable por edades se alcanza en la 28ª generación (cuando se alcanza la tasa finita de crecimiento) y es en porcentaje o proporción:

$$\begin{bmatrix} 100 \\ 68 \\ 34 \\ 9 \end{bmatrix} \text{ o } \begin{bmatrix} 1 \\ 0.68 \\ 0.34 \\ 0.09 \end{bmatrix}$$

3. MODELO MATRICIAL DE LEFKOVITCH (ESTRUCTURADO POR ETAPAS)

Modelos basados en etapas del ciclo de vida

En muchos organismos, particularmente **plantas, invertebrados y numerosos organismos acuáticos**, la edad cronológica no describe de manera adecuada el desempeño demográfico de los individuos. En estos casos, la población se divide en **categorías discretas denominadas etapas o clases de etapa**, las cuales pueden corresponder a estados claramente definidos del ciclo de vida como huevo, larva, juvenil y adulto, o bien a **clases de tamaño** impuestas sobre un rasgo que varía de forma continua, como la longitud, el peso o el área foliar (Rees y Ellner, 2009).

Por ejemplo, una población vegetal puede caracterizarse mediante individuos pequeños, medianos y grandes, permitiendo múltiples transiciones entre etapas como resultado tanto del crecimiento como de la contracción. A pesar de esta flexibilidad en la definición de las clases, muchas de las ideas desarrolladas originalmente para poblaciones estructuradas por edad continúan siendo aplicables en los modelos basados en etapas, particularmente aquellas relacionadas con la proyección poblacional y la estabilidad demográfica (Rees y Ellner, 2009).

En este contexto, la reproducción y los movimientos de los individuos supervivientes entre etapas ya no se describen mediante una matriz de Leslie, sino a través de una **matriz de proyección poblacional basada en etapas**, conocida como **matriz de Lefkovitch (L)** o matriz (M) (Rees y Ellner, 2009). La necesidad de este enfoque alternativo surge de los supuestos inherentes al modelo de Leslie, el cual asume que toda la variabilidad en fecundidad y supervivencia se debe exclusivamente a diferencias de edad, que los individuos son idénticos entre sí dentro de cada clase, que la edad es el factor determinante de la mortalidad y la fecundidad, que únicamente se consideran hembras y que no existen retrasos temporales, es decir, que los individuos avanzan obligatoriamente de un estadio a otro sin posibilidad de permanecer estacionarios.

Estas suposiciones resultan particularmente problemáticas en organismos de **larga vida**, para los cuales la aproximación por edad puede ser poco realista o incluso impracticable. Por ejemplo, un árbol de roble puede requerir al menos **300 años** para alcanzar la etapa adulta, durante los cuales se presenta una mortalidad elevada en las primeras edades, como la fase de semilla, seguida de patrones de supervivencia muy distintos en etapas posteriores. Para capturar adecuadamente esta biología mediante un modelo de Leslie, sería necesario definir categorías de edad de un año de duración, lo que implicaría construir una matriz poblacional de **300 × 300**, un arreglo excesivamente grande y carente de sentido práctico (Bosh,

1971; Vandermeer, 1975). Además, el uso de categorías amplias como semilla, plántula, arbusto y árbol en un modelo estrictamente por edad conduciría a una pérdida considerable de información demográfica relevante.

Cuando los individuos de una población **no pueden organizarse de manera natural por edades**, la aproximación de Leslie no debe ser utilizada. Para resolver este problema, **Lefkovitch (1965)** propuso un modelo alternativo, analíticamente similar al modelo de Leslie–Lewis, pero aplicable a un espectro mucho más amplio de situaciones biológicas. En lugar de categorizar a los individuos por edad, esta aproximación los clasifica de acuerdo con **características morfológicas o fisiológicas**, como el tamaño o el peso. Por ejemplo, puede definirse un estado 0 que incluya a todos los individuos entre 0 y 5 cm de longitud, un estado 1 que agrupe a larvas o semillas entre 5 y 20 cm, y así sucesivamente (Vandermeer, 1975).

La aproximación de Lefkovitch constituye, por tanto, una **matriz de proyección por estados**, utilizada particularmente en poblaciones con individuos muy longevos, como muchas especies de plantas perennes, en las cuales los organismos pueden permanecer largos periodos en una misma etapa antes de transitar a la siguiente; incluso es común que algunas semillas permanezcan en estado latente durante tiempos prolongados. Debido a estas características biológicas y a que la categorización de etapas suele ser en parte **arbitraria**, el modelo asume que toda la variabilidad en supervivencia y fecundidad se atribuye exclusivamente a la variable utilizada para definir las clases, lo que constituye un supuesto central del enfoque de Lefkovitch (Lefkovitch, 1965).

Complejidad adicional del modelo por etapas

Lefkovitch (1965) reconoció que, a diferencia del modelo por edad, donde todos los individuos de edad x avanzan necesariamente a la edad $x+1$, en los modelos basados en etapas algunos individuos **pueden permanecer en la misma etapa** durante más de una unidad de tiempo (Figura 3.61) (Krebs, 2014). Esta característica añade una nueva complejidad biológica al modelo.

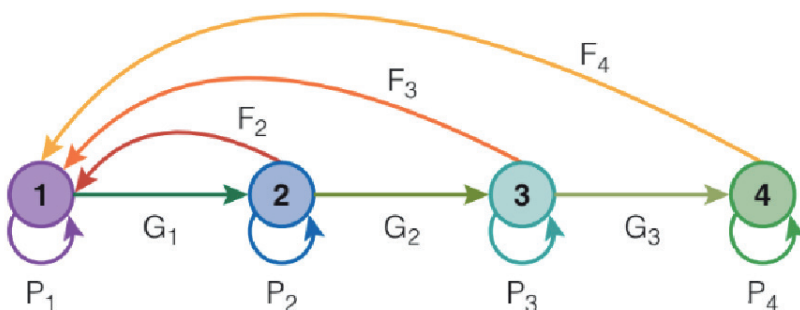


Figura 3.61. Matrices de proyección poblacional. La matriz de Lefkovitch o un ciclo de vida basado en el tamaño o la etapa, en el que la única complicación adicional es que un individuo tiene una probabilidad P_x de permanecer en la misma etapa del ciclo de vida durante un período y una probabilidad G_x de sobrevivir y avanzar a la siguiente etapa del ciclo de vida. (Según Caswell, 2001 tomado de Krebs, 2014).

Por ello, en cada etapa se definen dos probabilidades fundamentales:

- P_x : probabilidad de que un individuo sobreviva y **permanezca** en la misma etapa o clase de tamaño x en la siguiente unidad de tiempo.
- G_x : probabilidad de que un individuo sobreviva y **transite** a la siguiente etapa o clase de tamaño $x+1$ en la siguiente unidad de tiempo.

Es importante destacar que, en las matrices basadas en etapas, la unidad de tiempo se define de tal manera que es imposible que un organismo salte dos o más etapas en un solo paso temporal (Krebs, 2014).

Estructura de la matriz de Lefkovitch

La construcción de la matriz es muy parecida a la de Leslie, se simboliza con la letra mayúscula “ L ” en letra italizada para diferenciarlo de la de Leslie o M , en la *primera fila o renglón* se colocarán las *fecundidades de cada estadio* y *todas las demás casillas se llenan con una probabilidad de ocurrencia*, es decir, son la probabilidad por unidad de tiempo a que se presente un evento o de pasar de un estado a otro (Lefkovitch, 1965):

$$L = \begin{bmatrix} f_0 & f_1 & f_2 & f_n \\ P_{01} & P_{11} & P_{21} & P_{n1} \\ P_{02} & P_{12} & P_{22} & P_{n2} \\ P_{03} & P_{13} & P_{23} & P_{n3} \end{bmatrix}$$

Donde:

f_n = número de recién nacidos y producidos en promedio por un individuo de la categoría "x" por unidad de tiempo

P_n = probabilidad de pasar de un estado a otro durante un intervalo de tiempo

Existen casos en los que no se dispone de los valores de fecundidad, entonces toda la matriz se completa con los valores de las probabilidades.

Construcción del vector poblacional

En este caso se simboliza de la misma manera (n) y representa la *cantidad de individuos por cada categoría*:

$$n = \begin{bmatrix} n_0 \\ n_1 \\ n_2 \\ n_n \end{bmatrix}$$

La ecuación general de crecimiento poblacional de Lekkovich es la siguiente:

$$Ln_t = n_{t+1}$$

Los cálculos para realizar la proyección matricial del crecimiento en estas poblaciones y la obtención de los parámetros poblacionales, se realiza de igual manera que la de Leslie, sólo que la diferencia radicaré en que la multiplicación matricial tendrá más valores.

Por ejemplo, se realizó un estudio poblacional a un pino y se cuantificó un tamaño de 2,000 semillas, de las cuales 20 germinaron y el resto murió. De 100 retoños, 20 murieron, 5 fueron arbolillos y el resto permaneció como retoño de 50 arbolillos, 2 se hicieron árboles, 5 murieron y el resto permaneció como arbolillo. De 11 árboles, uno murió y el resto siguió como árbol y no se pudo calcular la fecundidad de cada árbol.

Ejemplos como este, se presentan muy frecuentemente en la naturaleza y para poder obtener el crecimiento por uno de los mejores modelos para evaluarlo como el de Leslie, no se puede realizar debido a que existen estadios que permanecen en ese mismo estadio, por lo cual se aplica el modelo de Lefkovitch, quedando la matriz de la siguiente manera:

$$\begin{array}{c}
 S_0 \\
 R_1 \\
 Ar_2 \\
 A_3
 \end{array}
 \begin{bmatrix}
 S_0 & R_1 & Ar_2 & A_3 \\
 P_{SS} & P_{RS} & P_{ArS} & P_{AS} \\
 P_{SR} & P_{RR} & P_{ArR} & P_{AR} \\
 P_{SAr} & P_{RAr} & P_{AAr} & P_{AAr} \\
 P_{SA} & P_{RA} & P_{AAr} & P_{AA}
 \end{bmatrix}$$

S= semilla R= retoño Ar= arbolillo A= árbol

Matemáticamente se expresa el modelo como:

$$\begin{bmatrix}
 0 & 0 & 0 & 0 \\
 0.01 & 0.75 & 0 & 0 \\
 0 & 0.05 & 0.86 & 0 \\
 0 & 0 & 0.04 & 0.91
 \end{bmatrix} x = \begin{bmatrix} 2000 \\ 100 \\ 50 \\ 11 \end{bmatrix}$$

La diferencia entre este modelo y el de Leslie, evidentemente radica en que no sólo la subdiagonal por abajo de la diagonal de traza puede tener valores, sino que cualquier casillero podrá contener información, un ejemplo del crecimiento exponencial obtenido via la resolución del modelo de Lefkovitch se presenta en la (Figura 3.62).

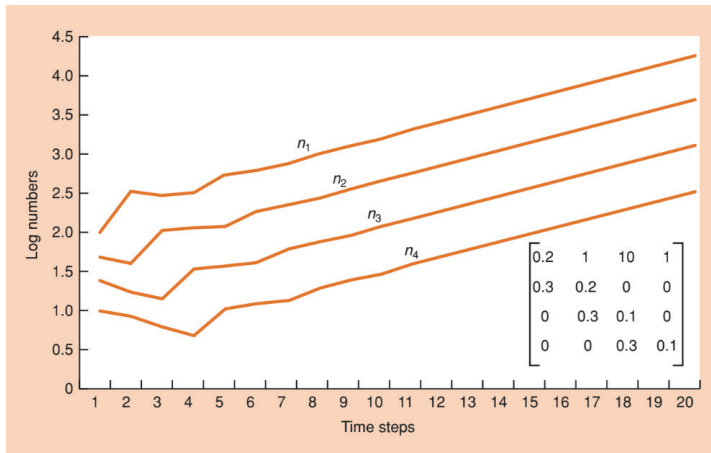


Figura 3.62. Una población crece según el gráfico del ciclo de vida mostrado en la Figura, con los valores de los parámetros que se muestran en el recuadro. En una escala logarítmica (vertical), el crecimiento exponencial se presenta como una línea recta Tomado de Begon et al., 2006.

4. COMPARACIÓN CONCEPTUAL ENTRE LOS MODELOS LESLIE Y LEFKOVITCH

En la Tabla 3. 7 se presenta una comparación entre los modelos Leslie y Lefkovitch.

Tabla 3. 7. Aspectos conceptuales entre los modelos de Leslie y Lefkovitch.

Aspecto	Leslie	Lefkovitch
Tipo de estructura	Edad	Etapas
Avance entre clases	Obligatorio	Opcional
Permanencia en clase	No	Sí
Aplicación típica	Vertebrados, humanos	Plantas, peces, invertebrados
Realismo biológico	Alto para edades fijas	Alto para desarrollo flexible

5. IMPORTANCIA ECOLÓGICA Y APLICACIONES

Los modelos matriciales de Leslie y Lefkovitch son **modelos centrales en la demografía de poblaciones y la ecología teórica**, particularmente cuando se analizan poblaciones estructuradas. Permiten evaluar sensibilidades y elasticidades demográficas, identificar etapas críticas para la conservación o el manejo, y simular escenarios de perturbación ambiental.

En sistemas acuáticos y organismos con desarrollo flexible, el modelo de Lefkovitch suele ofrecer un mayor realismo biológico, aunque el modelo de Leslie sigue siendo fundamental como marco teórico y didáctico para comprender la dinámica de poblaciones estructuradas.

Extensiones de los modelos matriciales: heterogeneidad en las historias de vida

Los modelos matriciales clásicos de demografía estructurada, como los propuestos por **Leslie (1948)**, asumen que una población puede describirse mediante clases de edad estructuradas en las que los individuos se comportan de forma homogénea con respecto a sus tasas de nacimiento y mortalidad. Bajo este enfoque se supone que todos los individuos de una misma clase de edad siguen **una única ruta o historia de vida** desde el nacimiento hasta la muerte. Este supuesto de homogeneidad facilita la construcción de matrices de proyección poblacional y la interpretación de parámetros demográficos, pero es también una simplificación que puede no reflejar la verdadera variabilidad biológica observada en muchas poblaciones naturales (Leslie, 1948; modelos por edad y etapa ya discutidos anteriormente).

En la práctica, individuos de la misma edad pueden diferir sustancialmente en rasgos ecológicos relevantes como crecimiento, supervivencia y fecundidad, debido a **variación genética inherente, condiciones ambientales heterogéneas o la interacción entre ambos factores**. Estas diferencias producen **heterogeneidad en las historias de vida** de los individuos, de modo que no puede suponerse que existe una única trayectoria demográfica representativa dentro de cada clase de edad o etapa (por ejemplo, edad de madurez, probabilidad de reproducción, riesgo de muerte, etc). Esta heterogeneidad biológica tiene consecuencias importantes para las propiedades demográficas de las poblaciones, como la estimación de la tasa de crecimiento intrínseca y la respuesta a perturbaciones ambientales.

Para abordar esta limitación, **Hubbell y Werner (1979)** desarrollaron un enfoque explícito para poblaciones que no son homogéneas, sino que presentan **múltiples historias de vida posibles** y donde no se asume una estructura estable por edades ni por etapas clásicas. En este marco, una población se describe como compuesta por un **conjunto finito de rutas de vida diferenciadas**, en las cuales cada individuo puede seguir una trayectoria particular de supervivencia y reproducción a través del tiempo. Cada ruta de vida representa una secuencia alternativa de estados demográficos, y las diferencias entre rutas capturan directamente la heterogeneidad individual en los procesos vitales.

El método propuesto por Hubbell y Werner se basa en la identificación de todas las rutas reproductivas posibles en la población, el cálculo de la **contribución reproductiva neta** de cada una de estas historias de vida, la **ponderación de dichas contribuciones** de acuerdo con su frecuencia o importancia relativa, y finalmente la **suma de todas las contribuciones** para obtener los valores demográficos agregados, como la **tasa finita de crecimiento (λ)** y la **tasa intrínseca de crecimiento per cápita (r)**. Conceptualmente, este enfoque cuantifica cómo cada trayectoria individual de reproducción y supervivencia contribuye al crecimiento global de la población y permite integrar formalmente la heterogeneidad biológica en el análisis demográfico sin la necesidad de imponer una estructura matricial única homogénea.

Metodológicamente, la representación de historias de vida heterogéneas suele hacerse mediante **gráficos o diagramas de rutas demográficas**, donde flechas indican los movimientos de individuos entre estados, puntos representan grupos de individuos homogéneos dentro de cada ruta, e información adicional resume los parámetros demográficos específicos de cada trayectoria (Figura 3.63) (Hubbell y Werner, 1979). Este tipo de representación no solo facilita la visualización de las diferentes posibilidades de vida dentro de una población, sino que también hace explícita la variabilidad demográfica subyacente entre individuos, integrando así en un mismo esquema los efectos de la heterogeneidad ecológica y la estructura poblacional.

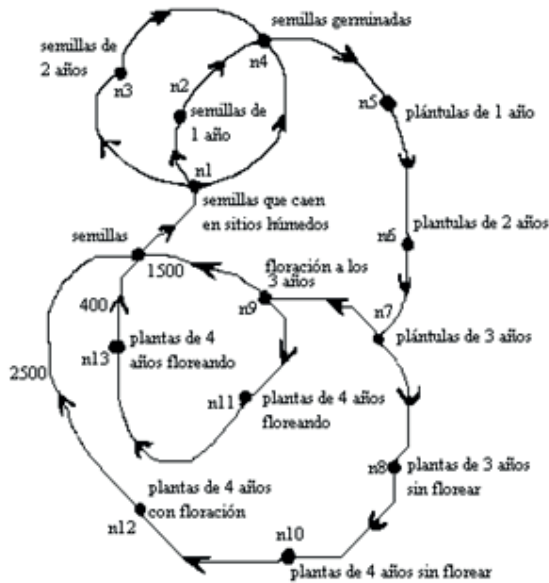


Figura 3.63. Historia de vida. Diagrama de las rutas reproductivas de una planta (Tomado de Hubbel y Werner, 1979).

Este diagrama representa sólo cuando las semillas caen a sitios húmedos para germinar, no se siguen las posibles rutas ni el tiempo que se lleva cuando éstas son dispersadas en zonas no óptimas para germinación o por lo menos que no son húmedos.

Las semillas a pesar de caer en sitios húmedos permanecen en latencia 1 y 2 años, después de los cuales, pasarán a la reproducción (floración) a los 3 y 4 años, produciendo diferente cantidad de semillas en cada ruta reproductiva. La anterior estrategia, hace suponer la hipótesis que los retrasos en el tiempo, es una estrategia que sigue la especie para asegurar la germinación por varias rutas diferentes, así como su floración y producción de semillas. Para detallar más sobre este tipo de historias de vida, su representación y el análisis matemático para evaluar los parámetros de crecimiento, se deberá consultar la fuente original.

Comparación conceptual: Leslie, Lefkovitch e historias de vida heterogéneas

En la Tabla 3. 8 se presenta una comparación estructural y biológica entre los modelos Leslie y Lefkovitch e historia de vida heterogéneas.

Tabla 3. 8. Comparación estructural y biológica entre los modelos de Leslie, Lefkovitch e historias de vida heterogéneas.

Aspecto	Leslie	Lefkovitch	Historias de vida heterogéneas
Tipo de estructura	Edad	Etapa / tamaño	Rutas de vida múltiples
Supuesto clave	Individuos homogéneos	Individuos homogéneos por etapa	Individuos heterogéneos
Trayectoria de vida	Única	Única	Múltiples
Permanencia en clases	No	Sí	Variable según la ruta
Estructura estable	Sí	Sí	No necesariamente
Representación	Matriz edad–edad	Matriz estado–estado	Diagrama de rutas
Parámetro central	(λ), distribución estable	(λ), elasticidades	(λ) y (r) por suma de rutas
Realismo biológico	Moderado	Alto	Muy alto

Mientras que los modelos de **Leslie** y **Lefkovitch** representan poblaciones estructuradas en las que se asume una **historia de vida promedio y homogénea**, el enfoque de **historias de vida heterogéneas** reconoce explícitamente que los individuos pueden seguir **trayectorias demográficas alternativas** dentro de una misma población. En el modelo de Leslie, la variabilidad se atribuye exclusivamente a la edad; en el de Lefkovitch, a la etapa o estado definido por una característica morfológica o fisiológica; sin embargo, en ambos casos se presupone que todos los individuos recorren esencialmente la misma ruta de vida. Por el contrario, el enfoque propuesto por Hubbell y Werner (1979) abandona este supuesto y considera que el crecimiento poblacional emerge de la **suma ponderada de múltiples historias de vida**, lo que resulta particularmente relevante en poblaciones con alta variabilidad individual, plasticidad fenotípica o respuestas divergentes a condiciones ambientales heterogéneas.

Historias de Vida

El análisis de las poblaciones biológicas ha permitido describir y modelar los cambios en su tamaño, estructura y crecimiento a partir de parámetros demográficos fundamentales como la sobrevivencia, la fecundidad y la tasa finita o intrínseca de crecimiento. Los modelos estructurados por edad y por etapas, como los de Leslie y Lefkovitch, han demostrado que la dinámica poblacional no depende únicamente del número de individuos, sino de la forma en que estos se distribuyen a lo largo del ciclo de vida y de cómo contribuyen diferencialmente a la reproducción y a la persistencia de la población.

Sin embargo, estos parámetros demográficos no son propiedades aisladas ni constantes, sino la expresión cuantitativa de decisiones biológicas que los organismos enfrentan a lo largo de su vida. Cada individuo debe asignar recursos limitados entre crecimiento, mantenimiento, reproducción y supervivencia, y dicha asignación se encuentra condicionada por restricciones fisiológicas, ambientales y evolutivas. El conjunto de estas decisiones, y sus consecuencias a lo largo del ciclo vital, constituye lo que en ecología se denomina **historia de vida**.

El estudio de las historias de vida proporciona el marco conceptual que permite interpretar los patrones demográficos observados en las poblaciones. Rasgos como la edad a la madurez, el número y tamaño de los descendientes, la duración de las etapas juveniles, la longevidad y la frecuencia reproductiva determinan las probabilidades de supervivencia y fecundidad que alimentan los modelos poblacionales. En este sentido, las historias de vida representan el vínculo directo entre los procesos que ocurren a nivel individual y las propiedades emergentes de las poblaciones.

Asimismo, las estrategias de historia de vida influyen de manera decisiva en la forma en que las poblaciones responden a su entorno biótico y abiótico. La competencia por recursos, la depredación, el parasitismo y las perturbaciones ambientales ejercen presiones selectivas que moldean las rutas de vida posibles y favorecen determinadas combinaciones de rasgos frente a otras. Por ello, comprender las historias de vida resulta esencial para interpretar la variabilidad demográfica entre poblaciones, especies y ambientes.

En este tema se abordan los fundamentos teóricos del concepto de historias de vida, su relación con los modelos poblacionales estructurados y su relevancia para la comprensión de los procesos ecológicos. Este enfoque permite avanzar desde una descripción matemática de la dinámica poblacional hacia una interpretación biológica integrada, que sienta las bases para el análisis de las interacciones poblacionales y de la estructura de las comunidades.

INTRODUCCIÓN

Las historias de vida representan el conjunto de eventos y decisiones que un organismo experimenta a lo largo de su existencia, desde su concepción hasta su muerte. Estos eventos incluyen el crecimiento, el desarrollo, la reproducción y la supervivencia, y su estudio es fundamental para comprender cómo las especies interactúan con su entorno y cómo evolucionan las poblaciones y comunidades (Brown y West, 2000; Smith et al., 2015). La asignación de tiempo y energía a estas actividades vitales es un aspecto central de la ecología de historias de vida (Freeman y Herron, 2002). Ridley (2004) enfatiza que la historia de vida de un ser vivo implica una serie de decisiones cruciales, como el momento óptimo para la reproducción, ya sea temprana o tardía.

Lincoln et al. (1998) la definen como los eventos significativos en el ciclo de vida de un organismo, especialmente aquellos relacionados con estrategias que influyen en su supervivencia y capacidad reproductiva. Begon et al. (2006) sugieren que las historias de vida individuales dentro de un grupo pueden verse como variaciones de un ciclo de vida básico, mientras que Smith y Smith (2012) ofrecen una definición más concisa: el patrón de crecimiento, desarrollo y reproducción a lo largo de la vida de un organismo.

Desde una perspectiva ecológico-evolutiva, Molles (2008) describe la historia de vida como el conjunto de adaptaciones que influyen en aspectos biológicos clave, como la cantidad de descendencia producida, la supervivencia y la edad y tamaño al alcanzar la madurez reproductiva (Figura 3.64).

La Historia de Vida como Resultado de la Evolución



Figura 3.64. Esquema de la dinámica poblacional mostrando los factores que influyen en el crecimiento y regulación de las poblaciones, incluyendo natalidad, mortalidad, inmigración y emigración. (Tomado de ABC Color, 2024).

Las historias de vida no son meras descripciones de los eventos que ocurren en la vida de un organismo; son el resultado de millones de años de evolución, donde la selección natural ha moldeado los rasgos que maximizan la aptitud (fitness) de los individuos en un ambiente dado (Stearns, 1992). La aptitud se define como la contribución genética de un individuo a la siguiente generación, y se mide por el número de descendientes viables que produce. Por lo tanto, cada aspecto de la historia de vida de una especie, desde el tamaño del huevo o la semilla hasta la edad de la primera reproducción y la longevidad, es una adaptación que ha sido seleccionada para optimizar la supervivencia y la reproducción en un contexto ecológico específico (Roff, 1992).

La diversidad de historias de vida observada en la naturaleza es asombrosa y refleja la multiplicidad de soluciones evolutivas a los desafíos ambientales. Por ejemplo, algunas especies invierten en una gran cantidad de descendientes pequeños y poco desarrollados, esperando que al menos algunos sobrevivan en un ambiente impredecible. Otras, en contraste, producen pocos descendientes grandes y bien desarrollados, invirtiendo considerablemente en su cuidado para asegurar su supervivencia en un ambiente más estable y competitivo. Estas estrategias contrastantes, a menudo categorizadas como *r* y *K*, ilustran el principio fundamental de los *trade-offs* en la evolución de las historias de vida (Pianka, 1970).

Los *trade-offs* surgen porque los organismos tienen recursos limitados (energía, tiempo, nutrientes) que deben asignar entre diferentes funciones vitales. Invertir más en una función (por ejemplo, crecimiento rápido) a menudo significa invertir menos en otra (por ejemplo, reproducción temprana o defensa contra depredadores). La selección natural favorece la combinación de rasgos de historia de vida que resulta en la mayor aptitud a lo largo de la vida del organismo. Por ejemplo, un organismo que se reproduce muy temprano puede tener una menor longevidad o producir descendientes de menor calidad, mientras que uno que retrasa la reproducción puede crecer más y producir descendientes más robustos, pero corre el riesgo de morir antes de reproducirse (Stearns, 1992).

Además de los factores genéticos, las historias de vida también pueden ser influenciadas por la plasticidad fenotípica, que es la capacidad de un organismo para cambiar su fenotipo (rasgos observables) en respuesta a las condiciones ambientales. Esto permite a los individuos ajustar sus estrategias de vida a las variaciones en el ambiente, como la disponibilidad de alimentos, la presencia de depredadores o la densidad poblacional. Por ejemplo, algunas especies de peces pueden madurar a un tamaño más pequeño si la densidad poblacional es alta, lo que les permite reproducirse antes de que la competencia por los recursos se vuelva demasiado intensa (Reznick et al., 1990).

El estudio de las historias de vida es, por lo tanto, un campo dinámico que integra la ecología, la evolución, la genética y la fisiología para comprender cómo los organismos viven, se reproducen y persisten en un mundo en constante cambio. Es una disciplina esencial para abordar los desafíos de la conservación de la biodiversidad y el manejo de los recursos naturales en el Antropoceno.

Estrategias de Historia de Vida: Modelos de Selección r y K

En ecología, la diversidad de estrategias de vida se ha conceptualizado a menudo a través de los modelos de selección r y K , propuestos por MacArthur y Wilson (1967). Estos modelos describen dos extremos de un continuo de estrategias reproductivas y de supervivencia que las especies adoptan en respuesta a las condiciones ambientales y la densidad poblacional. La teoría de la selección r/K postula que las fuerzas evolutivas operan en dos direcciones principales, favoreciendo la maximización de la tasa de crecimiento poblacional (selección r) o la eficiencia en el uso de recursos en ambientes estables (selección K) (Pianka, 1970).

Modelo de Selección r (r -estrategas)

Los r -estrategas son especies que maximizan su tasa de crecimiento intrínseca (r) y están adaptadas a ambientes inestables, impredecibles o perturbados. Sus características principales incluyen (Figura 3.65):

- Alta tasa de reproducción: Producen un gran número de descendientes en un corto período de tiempo. La energía se invierte en la cantidad de crías más que en su calidad individual (Pianka, 1970).
- Pequeño tamaño corporal: Generalmente son organismos pequeños con ciclos de vida cortos.
- Madurez temprana: Alcanzan la madurez sexual rápidamente, lo que les permite reproducirse antes de que las condiciones ambientales desfavorables o las perturbaciones ocurran.
- Baja inversión parental: La inversión en el cuidado de la descendencia es mínima o nula. Las crías son a menudo independientes al nacer o eclosionar.
- Alta dispersión: Sus descendientes tienen una alta capacidad de dispersión, lo que les permite colonizar rápidamente nuevos hábitats o áreas perturbadas.
- Poblaciones fluctuantes: Sus poblaciones tienden a fluctuar drásticamente en tamaño, con periodos de crecimiento exponencial seguidos de caídas abruptas debido a la limitación de recursos o perturbaciones.

- Ejemplos: Bacterias, insectos (como pulgones), malezas, roedores pequeños y muchos peces. Estos organismos son pioneros en la colonización de nuevos hábitats y son capaces de explotar rápidamente recursos transitorios (MacArthur y Wilson, 1967).



Figura 3.65. Las especies selección r se caracterizan por ambientes inestables, alta fecundidad y menor tamaño corporal. (Tomado de Khan Academy en Español, 2024).

La selección r es favorecida en ambientes donde la mortalidad es alta e impredecible, y donde la competencia intraespecífica es baja. En estas condiciones, la capacidad de reproducirse rápidamente y colonizar nuevos espacios es una ventaja evolutiva clave.

Modelo de Selección K (K-estrategas)

Los K-estrategas son especies que están adaptadas a vivir cerca de la capacidad de carga (K) de su ambiente, es decir, en ambientes estables y predecibles donde la competencia por los recursos es intensa. Sus características distintivas son:

- Baja tasa de reproducción: Producen un número reducido de descendientes, pero con una alta inversión en cada uno de ellos. La energía se enfoca en la calidad y supervivencia individual de la descendencia (Pianka, 1970).
- Gran tamaño corporal: Generalmente son organismos grandes con ciclos de vida largos.

- **Madurez tardía:** Alcanzan la madurez sexual a una edad más avanzada, lo que les permite invertir más tiempo en el crecimiento y desarrollo antes de la reproducción.
- **Alta inversión parental:** Existe un considerable cuidado parental, lo que aumenta las probabilidades de supervivencia de la descendencia. Esto puede incluir protección, alimentación y enseñanza de habilidades.
- **Baja dispersión:** La dispersión de sus descendientes es limitada, ya que están adaptados a un hábitat específico y estable.
- **Poblaciones estables:** Sus poblaciones tienden a mantenerse cerca de la capacidad de carga del ambiente, con fluctuaciones menos drásticas en tamaño (Figura 3.66).

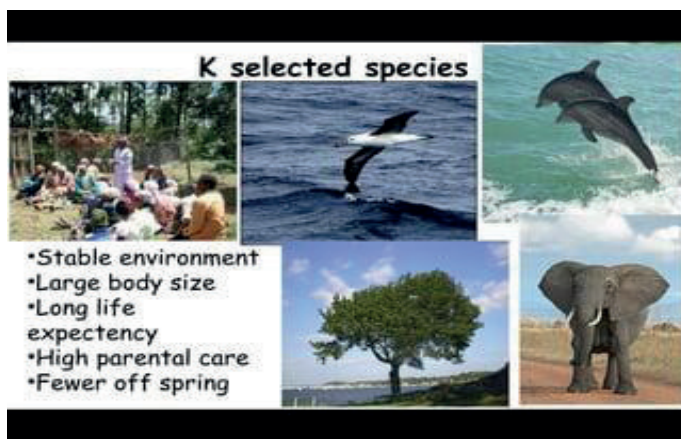


Figura 3.66. Las especies selección K, se adaptan a ambientes estables con baja fecundidad y mayor tamaño corporal (Tomado de Khan Academy en Español, 2024).

Ejemplos: Mamíferos grandes (como elefantes, ballenas, humanos), aves de gran tamaño, árboles de larga vida y algunos reptiles. Estos organismos son competidores fuertes y eficientes en el uso de recursos en ambientes saturados (MacArthur y Wilson, 1967).

La selección K es favorecida en ambientes estables donde la competencia intraespecífica es alta y la mortalidad es predecible y dependiente de la densidad. En estas condiciones, la eficiencia en el uso de recursos y la capacidad de competir son cruciales para la supervivencia y el éxito reproductivo.

Tabla 3. 9. tabla comparativa detallada entre las estrategias r y K, mostrando las diferencias en tamaño de población, duración de vida, tamaño corporal, crecimiento, maduración, número de crías, cuidado parental y número de camadas anuales. (Tomado de Apuntes de Ecología, 2024).

	“r”	“K”
Tamaño de población	Fluctuante	Constante
Vida	Corta	Larga
Cuerpo	Pequeño	Grande
Crecimiento	Rápido	Lento
Maduración	Temprana	Tardía
Número de Crías	Elevado	Reducido
Tamaño de crías	Pequeñas	Grandes
Cuidado de las Crías	Corto	Extenso
N° de Camadas al año	Muchas	Pocas

El Continuo r-K

Es importante destacar que los modelos r y K representan los extremos de un continuo. La mayoría de las especies exhiben una combinación de rasgos r y K, y su posición en este continuo puede variar dependiendo de las condiciones ambientales y las presiones selectivas a las que se enfrentan. La teoría r/K ha sido una herramienta conceptual útil para entender la diversidad de estrategias de vida, aunque ha sido objeto de críticas y refinamientos a lo largo del tiempo (Stearns, 1992). No obstante, sigue siendo un marco valioso para analizar cómo los organismos asignan sus recursos a la reproducción y la supervivencia en diferentes contextos ecológicos (Figura 3.67).

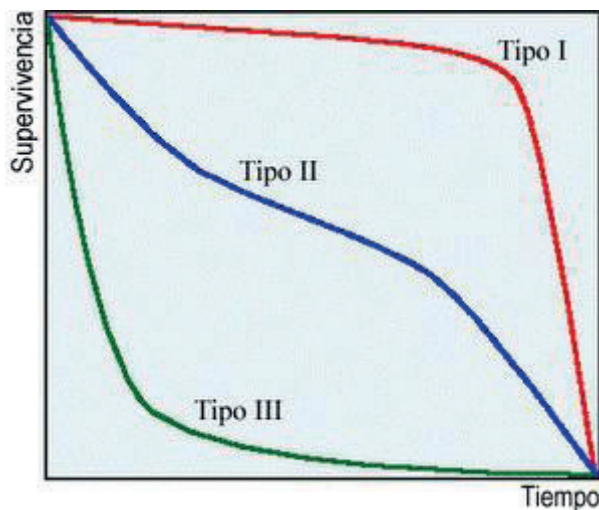


Figura 3.67. Curvas de crecimiento poblacional mostrando los patrones típicos de las estrategias r y K. Las especies r muestran crecimiento exponencial seguido de colapsos abruptos, mientras que las especies K muestran crecimiento logístico que se estabiliza cerca de la capacidad de carga (Tomado de: Apuntes de Ecología, 2024).

Metapoblaciones

Una metapoblación se define como un conjunto de poblaciones locales (o subpoblaciones) de una misma especie que están espacialmente separadas, pero que interactúan entre sí a través de la dispersión de individuos (Levins, 1969; Hanski y Gilpin, 1991). Este concepto es fundamental en ecología del paisaje y biología de la conservación, ya que reconoce que las poblaciones no existen como entidades aisladas, sino como parte de una red dinámica de parches de hábitat. La dinámica de una metapoblación se caracteriza por un equilibrio entre la extinción de poblaciones locales y la colonización de nuevos parches de hábitat por individuos dispersantes (Figura 3.68. y 3.69) (Hanski, 1999).

Modelos que no toman en cuenta el espacio

Modelo de Metapoblaciones

Metapoblación es un conjunto de subpoblaciones conectadas por procesos de migración

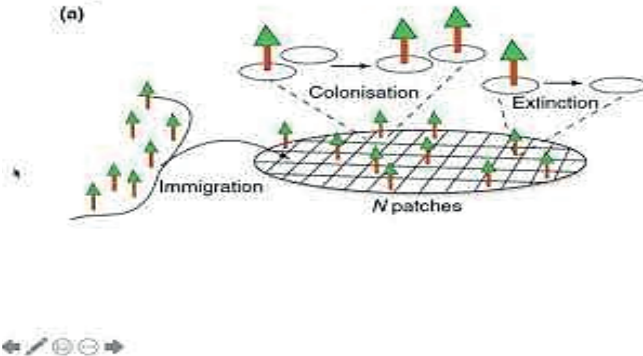


Figura 3.68. Modelo conceptual de metapoblaciones mostrando la estructura espacial de poblaciones locales conectadas por procesos de migración. El diagrama ilustra cómo las poblaciones se distribuyen en parches de hábitat separados pero conectados funcionalmente. (Tomado de Recursos Educativos de Biología, 2024).

Componentes de una Metapoblación

Una metapoblación típica consta de varios elementos clave:

- Parches de hábitat: Áreas discretas de hábitat adecuado donde las poblaciones pueden persistir. Estos parches pueden variar en tamaño, calidad y grado de aislamiento.
- Matriz: El hábitat no adecuado que rodea los parches. La matriz puede ser más o menos permeable al movimiento de los individuos, afectando la conectividad entre los parches.
- Poblaciones locales (subpoblaciones): Grupos de individuos que residen dentro de un parche de hábitat específico. Estas poblaciones pueden experimentar dinámicas de crecimiento y declive, e incluso extinción local.
- Dispersión (migración): El movimiento de individuos entre parches de hábitat. La dispersión es crucial para la persistencia de la metapoblación, ya que permite la recolonización de parches vacíos y el rescate de poblaciones en declive (Brown y Kodric-Brown, 1977).

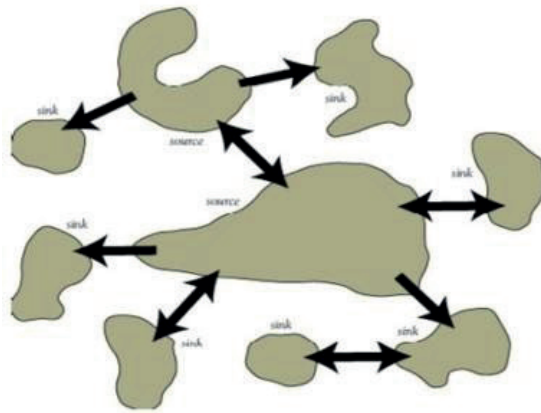


Figura 3.69. Representación teórica de las metapoblaciones en biología, mostrando la conectividad entre diferentes parches de hábitat y los procesos de extinción local y recolonización que caracterizan la dinámica metapoblacional. (Tomado de Biología en Teoría, 2024).

Tipos de Metapoblaciones

Existen diferentes modelos de metapoblaciones que describen variaciones en la conectividad y la dinámica entre las subpoblaciones (Hanski y Simberloff, 1997):

- **Modelo clásico de Levins:** Este es el modelo más simple, donde todos los parches de hábitat son idénticos y la probabilidad de extinción y colonización es la misma para todos. Se asume que las poblaciones locales se extinguen periódicamente y que los parches vacíos pueden ser recolonizados. La persistencia de la metapoblación depende de que la tasa de colonización supere la tasa de extinción (Levins, 1969).
- **Modelo fuente-sumidero (Source-Sink):** En este modelo, algunos parches de hábitat son de alta calidad (fuentes) y producen un excedente de individuos que emigran a otros parches. Otros parches son de baja calidad (sumideros) y no pueden mantener poblaciones por sí mismos sin la inmigración de individuos de las fuentes. Las poblaciones en los sumideros persisten gracias a la constante llegada de individuos de las fuentes (Pulliam, 1988).
- **Modelo de metapoblación de parches (Patchy Metapopulation):** En este caso, la dispersión entre parches es tan alta que las poblaciones locales no son realmente independientes, y la metapoblación se comporta más como una sola población grande. La extinción local es rara y la recolonización es casi instantánea.

Modelo de no equilibrio (Nonequilibrium Metapopulation): Aquí, la conectividad entre parches es muy baja o inexistente, y las extinciones locales no son compensadas por la colonización. Esto puede llevar a la extinción de toda la metapoblación si no hay nuevas colonizaciones (Figura 3.70).

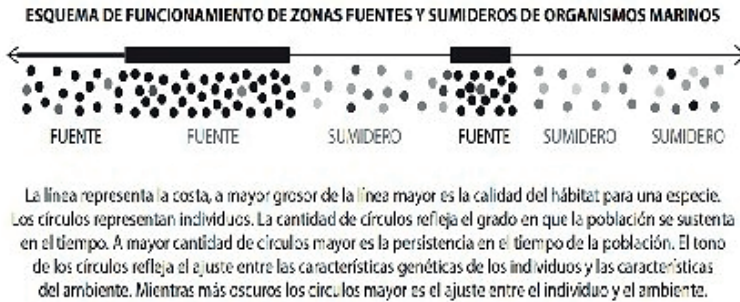


Figura 3.70. Esquema de funcionamiento de zonas fuente y sumidero en organismos marinos, mostrando cómo las poblaciones fuente (alta productividad) mantienen a las poblaciones sumidero (baja productividad) a través de la dispersión larval y migración de adultos. (Tomado de Explora CONICYT, 2024).

Importancia en Biología de la Conservación

El concepto de metapoblación es de vital importancia en la biología de la conservación por varias razones:

Fragmentación del hábitat: La pérdida y fragmentación del hábitat son las principales amenazas para la biodiversidad. La teoría de metapoblaciones ayuda a entender cómo la fragmentación afecta la persistencia de las especies al reducir el tamaño de los parches, aumentar el aislamiento y disminuir la conectividad (Fahrig, 2003).

Diseño de reservas: Permite diseñar redes de reservas naturales que maximicen la conectividad y la persistencia de las poblaciones. La creación de corredores biológicos o la restauración de hábitats degradados pueden mejorar la dispersión y reducir el riesgo de extinción local (Soule y Terborgh, 1999).

- **Manejo de especies en peligro:** Proporciona un marco para el manejo de especies en peligro de extinción, especialmente aquellas que existen en poblaciones pequeñas y aisladas. El manejo puede incluir la reintroducción de individuos, la mejora de la conectividad o la reducción de las tasas de extinción local (Frankham et al., 2002).

- Respuesta al cambio climático: Las metapoblaciones pueden ser más resilientes al cambio climático si los individuos pueden dispersarse a nuevos parches de hábitat adecuados a medida que las condiciones cambian (Opdam y Wascher, 2004).

En resumen, el estudio de las metapoblaciones nos permite comprender la dinámica espacial de las poblaciones y cómo la conectividad del paisaje influye en su persistencia a largo plazo. Es una herramienta esencial para la planificación de la conservación y el manejo de la biodiversidad en un mundo cada vez más fragmentado.

Modelos Matemáticos de Metapoblaciones

Los modelos matemáticos han sido herramientas esenciales para entender la dinámica de las metapoblaciones y predecir su persistencia. El modelo clásico de Levins (1969) es el punto de partida, pero se han desarrollado modelos más complejos para incorporar la heterogeneidad del paisaje y las características de la especie.

El Modelo de Levins (1969)

El modelo original de Levins es un modelo de ocupación de parches que describe la proporción de parches ocupados (P) a lo largo del tiempo. Asume que todos los parches son idénticos, que la extinción local ocurre a una tasa constante (e) y que la colonización de parches vacíos ocurre a una tasa constante (c) proporcional a la proporción de parches ocupados y vacíos. La ecuación diferencial que describe la dinámica de la metapoblación es:

$$dP/dt = cP(1 - P) - eP$$

$$P^* = 1 - e/c$$

Este modelo predice que la metapoblación persistirá si la tasa de colonización es mayor que la tasa de extinción.

Aunque simple, este modelo resalta la importancia del equilibrio entre extinción y colonización para la persistencia de la metapoblación (Levins, 1969).

Modelos Más Complejos

Los modelos más recientes han incorporado la heterogeneidad espacial, la variación en el tamaño de los parches, las distancias entre parches y las características específicas de las especies. Estos modelos espacialmente explícitos permiten predicciones más precisas sobre la persistencia de las metapoblaciones y son fundamentales para la planificación de la conservación.

Algunos ejemplos incluyen:

- **Modelos de incidencia de ocupación (Incidence Function Models - IFM):** Desarrollados por Hanski (1999), estos modelos predicen la probabilidad de ocupación de un parche en función de su tamaño, aislamiento y la conectividad con otros parches ocupados. Son útiles para evaluar la viabilidad de metapoblaciones en paisajes reales y para identificar parches críticos para la conservación.
- **Modelos espacialmente explícitos:** Estos modelos representan el paisaje como una cuadrícula de celdas, donde cada celda puede ser hábitat o matriz. Permiten simular el movimiento de individuos y la dinámica de poblaciones en un paisaje detallado, considerando la distancia y la permeabilidad de la matriz. Son computacionalmente intensivos, pero proporcionan una visión más precisa de la dinámica metapoblacional (Hanski, 1999).

Aplicaciones Prácticas de los Modelos de Metapoblaciones

Los modelos de metapoblaciones tienen numerosas aplicaciones prácticas en ecología aplicada y conservación:

- **Evaluación de la viabilidad poblacional (PVA):** Permiten estimar la probabilidad de persistencia de una especie en un paisaje fragmentado a lo largo del tiempo, considerando diferentes escenarios de manejo o cambio ambiental. Esto es crucial para la toma de decisiones en conservación (Frankham et al., 2002).
- **Diseño de redes de conservación:** Ayudan a diseñar redes de áreas protegidas que maximicen la conectividad y la persistencia de las especies. Esto puede implicar la identificación de parches clave, la creación de corredores biológicos o la restauración de hábitats degradados para mejorar la dispersión (Soule y Terborgh, 1999).
- **Manejo de especies invasoras:** Los modelos pueden usarse para predecir la propagación de especies invasoras y diseñar estrategias para limitar su colonización o erradicarlas de parches específicos (Hanski, 1999).

- **Impacto del cambio climático:** Permiten evaluar cómo el cambio climático puede afectar la distribución de las especies y la dinámica de las metapoblaciones, por ejemplo, al alterar la idoneidad de los parches de hábitat o la conectividad del paisaje (Opdam y Wascher, 2004).
- **Manejo de enfermedades:** En epidemiología, los modelos de metapoblaciones se utilizan para entender la propagación de enfermedades infecciosas en poblaciones fragmentadas y para diseñar estrategias de control (Anderson y May,).

La complejidad de los modelos ha evolucionado desde el simple modelo de Levins hasta simulaciones espacialmente explícitas que incorporan una gran cantidad de detalles ecológicos. Sin embargo, el principio subyacente sigue siendo el mismo: la persistencia de una especie en un paisaje fragmentado depende de un equilibrio dinámico entre la extinción local y la recolonización. La teoría de metapoblaciones sigue siendo un campo de investigación activo y una herramienta indispensable para la ecología y la conservación en el siglo XXI.

Factores Reguladores del Tamaño Poblacional

El tamaño de las poblaciones naturales no crece indefinidamente, sino que está regulado por una variedad de factores que actúan de manera dependiente o independiente de la densidad poblacional. Comprender estos mecanismos reguladores es fundamental para predecir la dinámica poblacional, evaluar el riesgo de extinción y desarrollar estrategias de manejo y conservación efectivas (Begon et al., 2006; Krebs, 2009).

Factores Dependientes de la Densidad

Los factores dependientes de la densidad son aquellos cuya intensidad de efecto varía con la densidad poblacional. Estos factores tienden a ser más intensos cuando la densidad es alta y menos intensos cuando la densidad es baja, proporcionando un mecanismo de retroalimentación negativa que regula el tamaño poblacional (Sinclair, 1989).

Competencia Intraespecífica.

La competencia intraespecífica ocurre cuando los individuos de la misma especie compiten por recursos limitados como alimento, espacio, refugio o parejas reproductivas. A medida que la densidad poblacional aumenta, la competencia se intensifica, lo que puede resultar en:

- Reducción en la tasa de crecimiento individual: Los individuos pueden crecer más lentamente debido a la menor disponibilidad de recursos per cápita.
- Disminución en la supervivencia: La competencia intensa puede llevar a una mayor mortalidad, especialmente entre los individuos más jóvenes o débiles.
- Reducción en la reproducción: La escasez de recursos puede resultar en una menor fecundidad, retraso en la madurez sexual o reducción en el éxito reproductivo.
- Estrés fisiológico: La competencia puede causar estrés crónico, que afecta negativamente la salud y la supervivencia de los individuos.

Un ejemplo clásico de competencia intraespecífica es el efecto de la densidad en el crecimiento de las plantas. En cultivos densos, las plantas compiten por luz, agua y nutrientes, resultando en individuos más pequeños y menor producción de semillas por planta (Harper, 1977).

Depredación

La depredación puede actuar como un factor dependiente de la densidad cuando los depredadores responden numéricamente o funcionalmente a los cambios en la densidad de sus presas. Esto puede ocurrir de varias maneras:

- Respuesta funcional: Los depredadores pueden aumentar su tasa de consumo cuando la densidad de presas es alta, debido a la mayor facilidad para encontrar y capturar presas.
- Respuesta numérica: Las poblaciones de depredadores pueden aumentar en respuesta a una mayor disponibilidad de presas, ya sea a través de la inmigración, el aumento en la supervivencia o el incremento en la reproducción.
- Cambio en el comportamiento de búsqueda: Los depredadores pueden concentrar sus esfuerzos de búsqueda en áreas con alta densidad de presas.

El efecto regulador de la depredación es más pronunciado cuando los depredadores son especialistas o cuando la presa constituye una parte importante de su dieta. Por ejemplo, los lemmings en el Ártico experimentan ciclos poblacionales regulares que están fuertemente influenciados por la depredación de zorros árticos, búhos y otros carnívoros (Krebs et al., 1995).

Enfermedades y Parasitismo

Las enfermedades y el parasitismo pueden tener efectos dependientes de la densidad porque la transmisión de patógenos y parásitos a menudo aumenta con la densidad del hospedador. En poblaciones densas:

- Mayor tasa de transmisión: El contacto más frecuente entre individuos facilita la propagación de enfermedades infecciosas.
- Estrés inmunológico: La competencia y el estrés asociados con altas densidades pueden debilitar el sistema inmunológico, haciendo a los individuos más susceptibles a infecciones.
- Condiciones ambientales deterioradas: Las altas densidades pueden llevar a la acumulación de desechos y la degradación de la calidad del hábitat, creando condiciones favorables para patógenos.

Un ejemplo notable es la regulación de las poblaciones de conejos en Australia por el virus de la mixomatosis, que se propaga más eficientemente en poblaciones densas (Fenner y Ratcliffe, 1965).

Territorialidad y Comportamiento Agresivo

Muchas especies exhiben comportamientos territoriales que pueden limitar la densidad poblacional al excluir individuos de áreas de alta calidad. La territorialidad puede resultar en:

- Limitación del acceso a recursos: Los individuos dominantes pueden monopolizar los mejores territorios, forzando a otros a ocupar hábitats de menor calidad.
- Estrés social: Los individuos subordinados pueden experimentar estrés crónico debido a la agresión y la exclusión social.
- Dispersión forzada: Los individuos que no pueden establecer territorios pueden ser forzados a dispersarse a hábitats subóptimos o a áreas con mayor riesgo de depredación.

Las aves territoriales, como los petirrojos, proporcionan ejemplos clásicos de cómo la territorialidad puede regular la densidad poblacional al limitar el número de parejas reproductivas que pueden establecerse en un área determinada (Krebs, 1971).

Factores Independientes de la Densidad

Los factores independientes de la densidad afectan a las poblaciones independientemente de su densidad. Estos factores pueden causar fluctuaciones poblacionales dramáticas y, en casos extremos, pueden llevar a la extinción local o global de las poblaciones (Andrewartha y Birch, 1954).

Factores Climáticos

El clima es uno de los factores independientes de la densidad más importantes que afectan las poblaciones naturales. Los eventos climáticos extremos pueden tener efectos devastadores:

- Sequías: Pueden reducir la disponibilidad de agua y alimento, afectando la supervivencia y la reproducción.
- Inundaciones: Pueden destruir hábitats y causar mortalidad directa, especialmente en especies terrestres.
- Temperaturas extremas: Las heladas tardías pueden matar las crías o destruir las fuentes de alimento, mientras que las olas de calor pueden causar estrés térmico y mortalidad.
- Tormentas: Los huracanes, tornados y otras tormentas severas pueden causar mortalidad directa y destruir hábitats.

El cambio climático está alterando los patrones climáticos globales, aumentando la frecuencia e intensidad de eventos extremos, lo que representa una amenaza creciente para muchas poblaciones (Parmesan y Yohe, 2003).

Catástrofes Naturales

Las catástrofes naturales, como erupciones volcánicas, terremotos, incendios forestales y deslizamientos de tierra, pueden causar mortalidad masiva y destrucción del hábitat independientemente de la densidad poblacional. Estos eventos pueden:

Causar mortalidad directa: La lava, los gases tóxicos, los incendios y otros peligros pueden matar directamente a los organismos.

Destruir hábitats: La destrucción física del hábitat puede eliminar las condiciones necesarias para la supervivencia de las especies.

Fragmentar poblaciones: Las catástrofes pueden dividir poblaciones continuas en fragmentos aislados, reduciendo la viabilidad a largo plazo.

La erupción del Monte Santa Helena en 1980 proporcionó un ejemplo dramático de cómo las catástrofes naturales pueden afectar las poblaciones de vida silvestre, causando la muerte de miles de animales y la destrucción de vastas áreas de hábitat (Dale et al., 2005).

Actividades Humanas

Las actividades humanas representan una fuente creciente de factores independientes de la densidad que afectan las poblaciones de vida silvestre:

- **Destrucción del hábitat:** La conversión de hábitats naturales para la agricultura, urbanización e infraestructura puede eliminar poblaciones enteras independientemente de su densidad.
- **Contaminación:** Los contaminantes químicos, la contaminación acústica y lumínica pueden afectar la supervivencia y reproducción de las especies.
- **Introducción de especies invasoras:** Las especies exóticas pueden alterar drásticamente los ecosistemas nativos, afectando las poblaciones locales a través de la competencia, depredación o transmisión de enfermedades.
- **Sobreexplotación:** La caza, pesca y recolección excesivas pueden reducir las poblaciones por debajo de niveles sostenibles.

Interacciones entre Factores Dependientes e Independientes de la Densidad

En la naturaleza, los factores dependientes e independientes de la densidad a menudo interactúan de maneras complejas. Por ejemplo, una población que ha sido reducida por un factor independiente de la densidad (como una sequía) puede ser más vulnerable a factores dependientes de la densidad (como la depredación) debido a su menor tamaño y posible debilitamiento. Alternativamente, una población que está cerca de su capacidad de carga puede ser más susceptible a los efectos de factores independientes de la densidad debido al estrés y la competencia intensos.

Implicaciones para la Conservación

Comprender los factores que regulan el tamaño poblacional es crucial para la conservación de especies. Las estrategias de manejo deben considerar tanto los factores dependientes como independientes de la densidad:

- **Manejo de hábitats:** Mantener la calidad y conectividad del hábitat puede reducir la intensidad de la competencia intraespecífica y proporcionar refugios durante eventos catastróficos.

- Control de especies invasoras: La eliminación o control de especies invasoras puede reducir la competencia y depredación no naturales.
- Mitigación del cambio climático: Las acciones para reducir las emisiones de gases de efecto invernadero pueden ayudar a minimizar los efectos de factores climáticos independientes de la densidad.
- Establecimiento de poblaciones múltiples: Mantener múltiples poblaciones en diferentes ubicaciones puede reducir el riesgo de extinción debido a catástrofes locales.

El manejo efectivo de las poblaciones requiere un enfoque adaptativo que considere la variabilidad natural en los factores reguladores y la capacidad de respuesta de las especies a los cambios ambientales.

El estudio de las historias de vida, las estrategias reproductivas, las metapoblaciones y los factores reguladores del tamaño poblacional proporciona un marco integral para comprender la dinámica de las poblaciones en la naturaleza. Estos conceptos están intrínsecamente interconectados y son fundamentales para abordar los desafíos contemporáneos en ecología y conservación.

Las estrategias de historia de vida, conceptualizadas a través de los modelos r y K , nos ayudan a entender cómo las especies han evolucionado diferentes enfoques para maximizar su aptitud en diversos ambientes. Los r -estrategas, con su énfasis en la reproducción rápida y la colonización de nuevos hábitats, están bien adaptados a ambientes inestables y perturbados. Por el contrario, los K -estrategas, con su inversión en pocos descendientes de alta calidad y su eficiencia competitiva, prosperan en ambientes estables y saturados. Esta dicotomía, aunque simplificada, proporciona una base valiosa para predecir cómo las especies pueden responder a los cambios ambientales y las perturbaciones antropogénicas.

El concepto de metapoblaciones ha revolucionado nuestra comprensión de la dinámica poblacional al reconocer que muchas especies existen como redes de poblaciones locales conectadas por la dispersión. Esta perspectiva espacial es particularmente relevante en el contexto actual de fragmentación del hábitat, donde la conectividad del paisaje se ha convertido en un factor crítico para la persistencia de las especies. Los modelos de metapoblaciones, desde el modelo clásico de Levins hasta los enfoques fuente-sumidero más complejos, proporcionan herramientas esenciales para el diseño de estrategias de conservación y el manejo de paisajes fragmentados.

Los factores reguladores del tamaño poblacional, tanto dependientes como independientes de la densidad, determinan la dinámica a corto y largo plazo de las poblaciones. La comprensión de estos mecanismos es crucial para predecir las

respuestas poblacionales a las perturbaciones y para desarrollar estrategias de manejo efectivas. En un mundo cada vez más dominado por las actividades humanas, los factores independientes de la densidad, como el cambio climático y la destrucción del hábitat, están adquiriendo una importancia creciente en la determinación del destino de muchas especies.

La integración de estos conceptos es esencial para abordar los desafíos de conservación del siglo XXI. El cambio climático, la pérdida de biodiversidad y la fragmentación del hábitat requieren enfoques de manejo que consideren las historias de vida de las especies, la conectividad del paisaje y los múltiples factores que regulan las poblaciones. Solo a través de una comprensión profunda de estos procesos ecológicos fundamentales podremos desarrollar estrategias efectivas para conservar la biodiversidad y mantener los servicios ecosistémicos de los que depende la humanidad.

El futuro de la ecología poblacional y la biología de la conservación dependerá de nuestra capacidad para integrar estos conceptos teóricos con las realidades prácticas del manejo de especies y ecosistemas en un mundo en rápido cambio. La investigación continua en estos campos, apoyada por avances en tecnología y métodos analíticos, será fundamental para enfrentar los desafíos ambientales emergentes y asegurar la persistencia de la vida en la Tierra.

REFERENCIAS

Andrewartha, H. G., y Birch, L. C. (1954). *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press.

Aparicio-Sanchis, R. (2014). *Nuevas funciones de GCN2p en respuesta a estrés ácido y genotóxico*. Polytechnic University of Valencia. https://www.researchgate.net/publication/261702225_Nuevas_funciones_de_Gcn2p_en_respuesta_a_estres_acido_y_genotoxico

Atilio-De la Orden, E. (2020). *Conceptos de ecología*. Población. Universidad Nacional de Catamarca. <https://editorial.unca.edu.ar/Publicacione%20on%20line/Ecologia/imagenes/pdf/ecologia%202/Poblacion.pdf>

Audesirk, T., Audesirk, G. y Byers, B. E. (2013). *Biología, la vida en la tierra con fisiología*. Pearson. https://biologiainsebas.wordpress.com/wp-content/uploads/2013/08/biologc3ada_la_vida_en_la_tierra_con_fisiologc3ada_9c2ba_edicic3b3n_.pdf

Begon, M. y M. Mortimer. (1981). *Population ecology: a unified study of animals and plants*. Blackwell Scientific Publications.

Begon, M., Harper, J. L. y Townsend, C. R. (1990). *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications.

Begon, M., Townsend, C. R. y Harper, J. L. (2006). *Ecology: From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing.

Bell, G. (1982). *The masterpiece of nature: The evolution and genetics of sexuality*. University of California Press.

Bosch, A. C. (1971). A population model. *Science*, 172, 345-349.

Boughey, S. A. (1973). *Ecology of populations*. MacMillan Pub. Co. Inc.

Brower, J. E. y Zar, J. H. (1984). *Field and laboratory methods for general ecology*. Brown Company Publishers.

Brown, J. H. y West, G. B. (2000). *Scaling in biology*. Oxford University Press

Brown, J. H., y Kodric-Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58(2), 445-449.

Brown, J. H., y West, G. B. (2000). *Scaling in biology*. Oxford University Press.

Carabias, J., Meave, J. A., Valverde, T., Cano-Santana, Z. (2009). *Ecología y medio ambiente en el siglo XXI*. Pearson Educación.

Clutton-Brock, T. H. (1991). *The evolution of parental care*. Princeton University Press.

Cox, G. W. (1976). *Laboratory manual of general ecology*. Wm. C. Brown Company Publishers.

Csirke, J. (1980). *Introducción a la dinámica de poblaciones de peces*. FAO, Doc. Tec. Pesca, (192), 82 p.

Dale, V. H., Swanson, F. J., y Crisafulli, C. M. (2005). Disturbance, survival, and succession: Understanding ecological responses to the 1980 eruption of Mount St. Helens. En *Ecological responses to the 1980 eruption of Mount St. Helens* (pp. 3-11). Springer.

Duellman, W. E., y Trueb, L. (1994). *Biology of amphibians*. Johns Hopkins University Press.

Emlen, J. M. (1973). *Ecology: an evolutionary approach*. Addison-Wesley Publishing Company.

Emmel, T. C. (1975). *Ecología y biología de poblaciones*. Interamericana.

Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487-515.

- Fenner, F., y Ratcliffe, F. N. (1965). *Myxomatosis*. Cambridge University Press.
- Frankham, R., Ballou, J. D., y Briscoe, D. A. (2002). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press.
- Freeman, S., y Herron, J. C. (2002). *Evolutionary analysis*. Prentice Hall.
- Freeman, S., y Herron, J. C. (2007). *Evolutionary análisis*. Pearson Prentice Hall.
- Gotelli, N. J. (2008). *A primer of ecology*. Sinauer Associates.
- Groot, C., y Margolis, L. (1991). *Pacific salmon life histories*. UBC Press.
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation ecology*. Oxford University Press.
- Hanski, I., y Gilpin, M. E. (1991). Metapopulation dynamics: Brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42(1-2), 3-16.
- Hanski, I., y Simberloff, D. (1997). The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. En *Metapopulation biology* (pp. 5-26). Academic Press.
- Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press.
- Hubbell, P. D. y Werner, P. A. (1979). On measuring the intrinsic rate of increase of populations with heterogeneous life histories. *Am. Nat.*, 113(2), 277-293.
- Hutchinson, G. E. (1980). *An introduction to population ecology*. New Haven and London Yale University Press.
- Jeffers, J. N. R. (1978). *An introduction to systems analysis: with ecological applications*. University Park Press.
- Krebs, J. R. (1971). Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L.
- Krebs, C. J. (1994). *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper Collins College Publishers.
- Krebs, C. J. (2014). *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Pearson Inc.
- Krebs, C. J., Boutin, S., Boonstra, R., Sinclair, A. R. E., Smith, J. N. M., Dale, M. R. T., Martin, K., y Turkington, R. (1995). Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science*, 269(5227), 1112-1115.

Lefkovitch, L. P. (1965). An extension of the use of matrices in population mathematics. *Biometrics*, 22, 1-18

Leslie, P. H. (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33, 183-212.

Leslie, P. H. (1948). Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 35, 213-245.

Levin, S. A. (Ed). (2009). *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press.

Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15(3), 237-240.

Lewis, E. R. (1972). Delay-line models of population growth. *Ecology*, 53, 797-807.

Lincoln, R., Boxshall, G., Clark, P. (1998). A dictionary of ecology, evolution and systematics. Cambridge University Press.

Lincoln, R., Boxshall, G., y Clark, P. (1998). *A dictionary of ecology, evolution and systematics*. Cambridge University Press.

MacArthur, R. H., y Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

MacArthur, R. H., y Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

Miller, J. D. (1997). *Reproduction in sea turtles*. CRC Press.

Molles, M. C. (2008). *Ecology: Concepts and applications*. McGraw-Hill.

Odum, E. P. (1972). *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders Co.

Opdam, P., y Wascher, D. (2004). Climate change meets habitat fragmentation: Linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation*, 117(3), 285-297.

Parmesan, C., y Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37-42.

Parra E., Gordillo, W. y Pinzón, W. J. (2019) *Modelos de crecimiento poblacional: Enseñanza de las ecuaciones recursivas*. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. https://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0718-50062019000100025

- Pianka, E. R. (1970). On r- and K-selection. *The American Naturalist*, 104(940), 592-597.
- Pianka, E. R. (1994). *Evolutionary ecology*. Harper-Collins College Publishers.
- Pielou, E. C. (1969). *An introduction to mathematical ecology*. Wiley Interscience, New York.
- Primack, R. B. (2010). *Essentials of conservation biology*. Sinauer Associates.
- Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132(5), 652-661.
- Rabinovich, J. E. (1978). *Ecología de las poblaciones animales*. Organización de Estados Americanos, Serie Biología, Monografía No. 21.
- Rabinovich, J. E. (1980). *Introducción a la ecología de las poblaciones animales*. Compañía Editorial Continental.
- Rees, M. y Ellner, S. P. (2009). Age-structured and stage-structured population dynamics. En Levin, S. A. (Ed). *The Princeton Guide to Ecology*. (pp. 155-165). Princeton University Press.
- Reznick, D., Bryga, H., y Endler, J. A. (1990). Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature*, 346(6282), 357-359.
- Ricker, W.E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, (191), 382 p.
- Ricklefs, R. E. y Miller, G. L. (2000). *Ecology*. W.H. Freeman and Company.
- Ridley, M. (2004). *Evolution*. Blackwell Publishing.
- Roff, D. A. (1992). *The evolution of life histories: Theory and analysis*. Chapman y Hall.
- Rosenbaum, B., & Fronhofer, E. A. (2023). Confronting population models with experimental microcosm data: from trajectory matching to state-space models. *Ecosphere*, 14(3), e4503.
- Sinclair, A. R. E. (1989). Population regulation in animals. En *Ecological concepts* (pp. 197-241). Blackwell Scientific Publications.
- Smith, T. M., y Smith, R. L. (2007). *Ecología*. Pearson.
- Smith, R. L., y Smith, T. M. (2012). *Elements of ecology*. Pearson.
- Smith, R. L., Smith, T. M., y Waters, A. C. (2015). *Elements of ecology*. Pearson.
- Southwood, T. R. E. (1991). *Ecological methods*. Chapman and Hall.

- Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford University Press.
- Swokowski, E. W. s.a. *Matrices and determinants*. Prindle, Weber & Schmidt.
- Turchin, P. (2003). *Complex population dynamics: A Theoretical/Empirical synthesis*. Princeton University Press.
- Vandermeer, J. H. (1975). On the construction of the population projection matrix for a population grouped in unequal stages. *Biometrics*, 31, 239-242.
- Vandermeer, J. H. (1981). *Elementary mathematical ecology*. John Wiley & Sons.
- Villers-Gomez,S.,Vásquez-Guerra,C.F.,Ramirez-Teodoro,L.A.(2020). Modelos de supervivencia. https://carlosfernandovg.github.io/supervivencia_y_series_FC2021-1/_main.pdf
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., y Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth 's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494-499.
- von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.*, 10, 181-213.
- Wilbur, H. M. (1980). Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 67-93.
- Williams, W. T. (1976). *Pattern analysis in agricultural science*. CSIRO - Elsevier.
- Smith, T. M., Smith, R. L., y Waters, C. N. (2015). *Elements of ecology*. Pearson.
- Soule, M. E., y Terborgh, J. (1999). *Continental conservation: Scientific foundations of regional reserve networks*. Island Press.
- Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford University Press.