

Ecología de poblaciones

MIGUEL FRANCO*

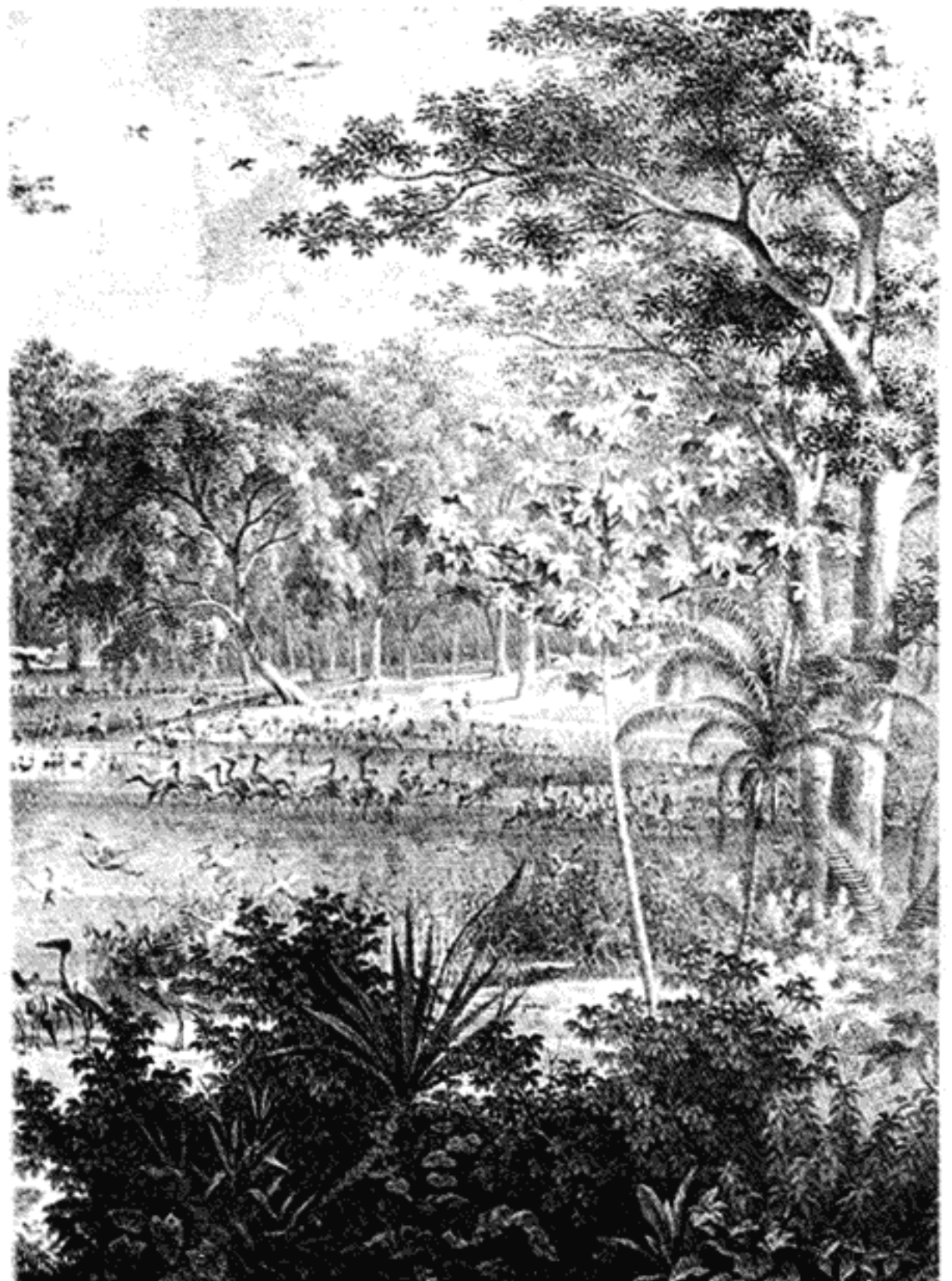
INTRODUCCIÓN

La ecología de poblaciones se encarga del estudio de las causas que determinan la abundancia de una o varias especies en una localidad. Esto implica conocer, no solamente el número de individuos que componen una población, sino cómo y por qué este número cambia con el tiempo. El propósito no es simplemente describir esta dinámica, sino fundamentalmente lograr hacer tres tipos de inferencias. En primer lugar, poder decir algo sobre el estado actual de nacimientos, muertes, inmigración y emigración de la población, lo que da como consecuencia una tasa de crecimiento particular. En segundo lugar, es posible hacer inferencias sobre los factores de la evolución que han moldeado características poblacionales, tales como la edad a la primera reproducción, el número de veces que un organismo se reproduce, el número de descendientes en cada evento reproductivo, la longevidad máxima, etc. Finalmente, es posible predecir, con la información recabada en un tiempo relativamente corto, el futuro de la población.

Son muchos los factores, tanto internos como externos a la población, que deben tomarse en cuenta para realizar esta tarea. Entre los factores extrínsecos se incluyen las variaciones climáticas, cuyo efecto puede modificar los números poblacionales de especies cuya resistencia a valores extremos del clima es limitada. Entre los factores intrínsecos se encuentran la estructura de la población y la densodependencia. En cuanto a la primera, es claro que dos poblaciones, con el mismo número de individuos y con fecundidades individuales idénticas, pero una con una mayor proporción de individuos en etapa reproducti-

va que la otra, crecerán a tasas distintas. En cuanto a la densodependencia, este término denota la relación entre la den-

sidad poblacional (es decir, el número de individuos por unidad de área) y los parámetros de mortalidad y fecundidad



* Centro de Ecología, UNAM.

de una población. Dependiendo de la intensidad de esta relación, la densidad poblacional puede comportarse de tres diferentes maneras: tender hacia un equilibrio estable, mostrar oscilaciones periódicas o manifestar un comportamiento caótico. El análisis de estos comportamientos es todo un campo de estudio teórico dentro de la ecología de poblaciones (e.g. May, 1981, o el capítulo "Life's ups and downs" en Gleick, 1987).

Otro tipo de factores, en principio extrínsecos, pero sobre los cuales la población tiene un efecto de retroalimentación, lo constituye todo tipo de interacciones entre poblaciones. Estas interacciones pueden resultar, en términos de su efecto sobre la sobrevivencia y la reproducción de los individuos de la población en estudio, benéficas, neutras o perjudiciales. Las interacciones poblacionales mejor estudiadas, y posiblemente las más ampliamente difundidas en la naturaleza, son la competencia, la depredación (incluyendo casos particulares como herbivoría y parasitismo) y el mutualismo.

Con lo dicho hasta aquí, puede vislumbrarse, tanto la complejidad inherente a todo estudio de ecología de poblaciones, como la imposibilidad de cubrir todos sus aspectos en el espacio de este artículo. Por ello, mi propósito será introducir el tema de la ecología de poblaciones a través de la exposición del método básico para la cuantificación de los cambios numéricos de una población y de la discusión de algunos factores que complican la dinámica de una población y hacen su estudio más difícil pero, al mismo tiempo, más interesante.

DEMOGRAFÍA Y ECOLOGÍA DE POBLACIONES

El método, o mejor dicho, la familia de métodos que un investigador utiliza para estudiar la dinámica de una población, se conoce como demografía. Ésta tuvo su origen en la necesidad, percibida desde la antigüedad, de conocer el número de habitantes de un pueblo o nación, en función de la conveniencia de prever la demanda de servicios que ésta requeriría (Hutchinson, 1978). Posteriormente, los demógrafos, o especialistas en estudios de poblaciones, desarrollaron métodos de análisis de la información que les permitieron, no solamente conocer el estado presente de una población, sino realizar predicciones sobre su tamaño futuro (Keyfitz, 1968). Durante el presente siglo, los ecólogos han adoptado los métodos demográficos desarrollados original-

mente para poblaciones humanas y los han aplicado al estudio de poblaciones animales y vegetales. En muchos casos, los ecólogos han ido más allá de la simple adopción de métodos ya existentes y han contribuido a desarrollar nuevos métodos demográficos y teoría sobre la evolución de los ciclos de vida de los organismos, basada en estos modelos.

El método demográfico específico para cada estudio depende del ciclo de vida de la especie en cuestión. Entre toda la gama de ciclos de vida conocidos, se pueden identificar dos extremos: los ciclos de vida en los cuales las generaciones están claramente separadas y aquellos en los que en un mismo instante coexisten individuos con características demográficas muy distintas.

En los primeros, un grupo de individuos nace, crece y se reproduce, virtualmente de manera sincronizada y sus descendientes repiten este ciclo, una vez

que los adultos que los produjeron han dejado de reproducirse y por lo tanto su contribución al crecimiento de la población es igual a cero. Esto ocurre de manera característica en organismos cuyo ciclo de vida está determinado por ciclos del medio ambiente físico, de los cuales el ejemplo más claro es la estacionalidad que ocurre en un ciclo anual. Las plantas anuales, y los insectos con ciclos de vida infranuales son ejemplos de este tipo de organismos.

En segundo lugar, en las poblaciones con generaciones superpuestas, los individuos infantiles, juveniles y adultos coexisten en todo momento y la reproducción ocurre de una manera prácticamente continua. El ejemplo más frecuente es precisamente el de la población humana, aunque las poblaciones de prácticamente cualquier organismo perenne (*i.e.* que vive más de un año) e iteróparo (*i.e.* que se reproduce más de una vez en su vida), cumplen con esta característica.



CONCEPTO DE COHORTE

El primer paso en todo estudio demográfico es la identificación de una cohorte. Una cohorte es un grupo de individuos nacidos "simultáneamente". Esta "simultaneidad" se define en función de la longitud máxima de vida de la especie y del grado de similitud biológica de los organismos. Por ejemplo, para el caso de la población humana, una cohorte puede estar constituida por aquellos individuos nacidos en un mismo año o aun en un lustro o una década. Mientras más pequeño sea el intervalo más similares serán los organismos entre sí. Sin embargo, ya que ello incrementa el número de categorías en las que se divide a la población, el número de individuos en cada categoría será menor. En consecuencia, la probabilidad de que las estimaciones de los parámetros demográficos estén sesgadas, se ve aumentada por un error de muestreo, al no captar una buena parte de la variación natural. Contrariamente, cuando el intervalo es muy grande, se están incluyendo en la misma categoría individuos cuyos comportamientos demográficos pueden ser muy distintos. Es necesario tomar en cuenta que aun en organismos con generaciones separadas, la existencia de pulsos de reclutamiento puede dar origen a grupos de individuos cuyos comportamientos demográficos en una misma fecha son muy distintos. Por ejemplo, en plantas anuales de zonas áridas, es común que las semillas producidas sean de dos o más tipos, y que éstas tengan latencias y requerimientos de germinación muy distintos (Venable & Levin, 1985a, 1985b, 1985c). Esto provoca que algunas semillas germinen temprano, con las primeras lluvias, mientras que otras, más conservadoras, esperen a bien entrada la época de lluvias para germinar. El resultado es que en años en que las primeras lluvias son interrumpidas por un periodo seco, las plántulas producidas por semillas que podríamos calificar de precoces o "audaces" mueren, y las "conservadoras" resultan exitosas. Contrariamente, en años en los que las primeras lluvias se continúan hasta que las plantas completan su desarrollo, las plantas audaces acaparan los recursos de espacio, suelo y agua antes que las conservadoras germinen. Cualquiera que sea la situación, ésta tiene resultados muy marcados en el comportamiento de estos dos grupos extremos de plantas de la misma especie. Es obvio entonces que un conocimiento preciso de la biología de la especie es esencial para poder definir grupos cuyos individuos poseen características demográficas similares.

En organismos muy longevos es difícil, si no imposible, seguir el destino de cada uno de los individuos de una cohorte desde su nacimiento hasta su muerte. En ese caso se identifican individuos pertenecientes a cohortes que se originaron en distintos tiempos en el pasado y, mediante un seguimiento de uno a unos cuantos años, se estiman los parámetros de la tabla de vida.



LA TABLA DE VIDA

La tabla de vida es una forma de registro de la información básica que se requiere para un análisis demográfico. Esta información está constituida por las llamadas cédulas de sobrevivencia y fecundidad. En el caso de las poblaciones humanas, el demógrafo puede tocar de puerta en puerta y solicitar a los padres de familia la siguiente información básica: edad, fecha de matrimonio, fecha de nacimiento y sexo de cada uno de los hijos y fecha de muerte de aquellos

miembros de la familia ya fallecidos. En el caso de organismos en la naturaleza, el investigador tendrá que ingeniárselas para identificar inequívocamente individuos en el campo, marcándolos quizá con una etiqueta permanente, y, a través de visitas periódicas, registrar el número de descendientes en cada intervalo entre visitas, hasta la muerte del último individuo de la(s) cohorte(s).

Aunque, generalmente, en especies con dimorfismo sexual no puede ocurrir reproducción sin la participación de ambos sexos, la información se divide en dos grupos, como si éstos se autorreprodujeran: individuos del sexo masculino e individuos del sexo femenino.

Una vez reunida toda la información, los individuos se agrupan en cohortes y se obtienen los parámetros de sobrevivencia y reproducción a través del tiempo. En el cuadro 1 se ilustra la forma en que esto se hace.

Cuadro 1. Tabla de vida hipotética de una especie con una vida máxima de 8 meses y la cual comienza a reproducirse a los 5 meses de vida.

Los valores de n_x (número de sobrevivientes de la cohorte a cada edad x) y m_x (fecundidad: número promedio de descendientes de un individuo de edad x), son obtenidos directamente de la información de campo o experimental. El resto de los valores de la tabla de vida se calculan de la siguiente manera (nótese que $x=0$ representa el momento del nacimiento de los individuos y por lo tanto n_0 es el número de recién nacidos):

l_x : proporción de sobrevivientes de la cohorte a la edad x

$$l_x = n_x / n_0$$

d_x : proporción de mortalidad en el intervalo x a $x+1$

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

q_x : tasa de mortalidad en el intervalo x a $x+1$

$$q_x = d_x / l_x$$

R_0 : tasa neta de incremento de la población

$$R_0 = \sum l_x m_x$$

Este último valor, la tasa neta de incremento poblacional, es una medida de la tasa multiplicativa de los individuos y, por ende, de la población. Si es igual a uno, la población permanece con un tamaño constante; si es mayor que uno, la población crece; si es menor que uno la población disminuye. Es decir, que para una población ($N = n_x$) en dos tiempos sucesivos (t y $t+1$):

$$N_t = R_0 N_{t+1}$$

o, de manera general:

$$N_t = R_0^t N_0$$

x meses	n_x	Tabla de vida				l_x	m_x
		l_x	d_x	q_x	m_x		
0	1000	1.000	0.200	0.200	0	0	
1	800	0.800	0.200	0.250	0	0	
2	600	0.600	0.100	0.167	0	0	
3	500	0.500	0.250	0.500	0	0	
4	250	0.250	0.125	0.500	0	0	
5	125	0.125	0.063	0.504	2	0.250	
6	62	0.062	0.031	0.500	8	0.496	
7	31	0.031	0.016	0.516	10	0.310	
8	15	0.015	0.015	1.000	5	0.075	

$$R_0 = 1.131$$

Existen otros valores de la tabla de vida (como la esperanza de vida y el valor reproductivo), cuyas fórmulas de cálculo pueden consultarse en Wilson & Bossert (1971), Poole (1974), Pielou (1977) y textos de Ecología como Pianka (1983) y Krebs (1983).

COMPLICACIONES DE LA TABLA DE VIDA

Afortunadamente para el ecólogo de poblaciones, la vida no se limita a reunir información para llenar las columnas n_x y m_x de la tabla de vida. Si así fuera, su vida sería muy aburrida. Son muchas las complicaciones del ciclo de vida de las especies, del medio ambiente en el cual viven y de las diversas interacciones con otros organismos, lo que mantiene al ecólogo de poblaciones enfrascado en un reto continuo por mejorar los modelos utilizados en el estudio de las poblaciones y por entender, a través del estudio experimental, la importancia relativa de estos factores.

En la introducción se hizo mención al efecto que la estructura de edades y la

densodependencia tienen sobre la dinámica de la población. Es un hecho conocido que cuando los individuos de una población muestran una respuesta muy fuerte al apilamiento (tasas de mortalidad altas, fecundidad pobre), quizá como consecuencia de una disminución súbita de la disponibilidad de recursos por los cuales compiten, la población tiende a oscilar entre valores de densidad extremos. El que en muchos casos estos ciclos poblacionales hayan sido identificados como posible consecuencia de la depredación, y no como una respuesta intrínseca de la población, nos indica el grado de desconocimiento que existe sobre la importancia relativa de los factores que determinan la dinámica de las poblaciones naturales.

Por otro lado, estamos acostumbra-

dos a pensar en organismos, como nosotros mismos, cuya vida puede medirse en una escala lineal y en la cual no se vale "descumplir" años. Sin embargo, en muchos organismos, la edad no es un buen indicador del comportamiento demográfico del individuo. Un árbol puede comenzar a reproducirse a los 5 años de vida, si su crecimiento ha sido acelerado, o a los 50, si le ha tocado la mala fortuna de germinar en un pedazo de suelo pobre, y/o con muchos vecinos que acaparan los recursos del medio. En otras palabras, el comportamiento demográfico de muchos organismos, especialmente aquellos que crecen de manera indeterminada a través de la repetición de unidades de construcción equivalentes (llamados organismos modulares, ver Harper, Rosen & White, 1986), está correlacionado, más con su tamaño que con su edad. Este hábito de crecimiento les permite perder partes sin que el individuo perezca, por lo que incluso es posible que estos organismos regresen a etapas consideradas tempranas, complicando así la trayectoria que un organismo puede seguir en su paso por el ciclo de vida de la especie.

Como si esto no bastara para complicar el ciclo de vida, muchos de estos organismos modulares tienen la capacidad de propagarse de manera vegetativa, además del proceso de reproducción sexual que implica la participación de un gameto masculino y un gameto femenino (ambos haploides) para la producción de un individuo diploide. Uso el término propagación, en lugar del más usado "reproducción vegetativa", simplemente para diferenciar el proceso de reproducción (sexual), del método de crecimiento vegetativo que tiene la potencialidad de pro-



ducir individuos genéticamente idénticos (salvo mutaciones somáticas) y fisiológicamente independientes. Esta potencialidad es explotada por los horticultores para producir individuos completos, con raíz, tallo, hojas, flores y frutos, a partir de una rama de enredadera, hiedra, nochebuena, etc. Ya que los individuos así producidos, no pasan por las etapas de semilla y plántula, sino que comienzan directamente a partir de categorías juveniles o aun adultas (*i.e.* reproductivas), la contribución de estas categorías no es necesariamente a la categoría más "infantil". Este tipo de ciclo de vida, es más fácilmente analizable utilizando métodos de matrices (Lefkovich, 1965) o de análisis de rutas ("path analysis", Hubbell & Werner, 1979).

Si a todo lo anterior le añadimos la posibilidad de cambiar de sexo que muchos organismos poseen (Policansky, 1982), se hace necesario manejar la información de los dos sexos, que anteriormente habíamos acordado se tratarían de manera independiente, dentro de un mismo modelo, con probabilidades de transición de uno a otro sexo conocidas.

Finalmente, y para mostrar que hasta aquí solamente hemos observado la punta del iceberg, todo organismo vivo se ve afectado por las condiciones (cambiantes) del medio físico, la competencia por recursos (tanto entre miembros de la misma especie como entre especies diferentes), la presencia de depredadores, parásitos y enfermedades, etc. Debido a esta complejidad, intentar describir la dinámica de una población en función de todos estos factores, es algo que nunca se hace, ya que simplemente resultaría inútil, dada la imposibilidad de tener toda la información necesaria para predecir el estado de la población en un momento dado (ver el artículo de Jorge Soberón en este mismo número). La importancia de la ecología de poblaciones reside en poder hacer afirmaciones sobre el efecto que uno de estos factores ejerce sobre la dinámica de la población, cuando todos los demás factores son relativamente constantes, o cuando su efecto es mínimo.

IMPORTANCIA PRÁCTICA DE LA ECOLOGÍA DE POBLACIONES

Aparte de su interés intrínseco y su relación con otras áreas de la biología, como la teoría de la evolución, la ecología de poblaciones es una herramienta útil en el control de plagas (*e.g.* agrícolas y forestales), así como en la predicción de la cosecha óptima (*e.g.* en prácticas pes-

queras, forestales o agrícolas). Después de lo aquí expuesto, debería ser obvio que un conocimiento de los factores que determinan la natalidad y la mortalidad de los individuos puede utilizarse para reducir las poblaciones perjudiciales y favorecer aquellas poblaciones útiles al hombre.

A manera de ejemplo, consideremos el caso más simple de cosecha sostenida. Si una población crece a una tasa R_0 , todo lo que requerimos extraer de ella es una proporción de individuos igual a:

$$\frac{R_0 - 1}{R_0}$$

y, siempre y cuando se conserve la estructura de la población, la densidad poblacional se mantendrá constante. Getz & Haight (1989) discuten ampliamente situaciones más complejas, por ejemplo, aquellas en que la disminución de la densidad tiene un efecto sobre las tasas de natalidad y mortalidad de los individuos sobrevivientes, o donde la estructura de edad o tamaños se modifica de diversas formas, con casos particulares de pesquerías, manejo forestal, control de plagas y conservación y manejo de fauna silvestre. Las implicaciones biológicas y éticas de estas prácticas requieren de un análisis detallado, el cual, desafortunadamente, queda fuera del objetivo de este artículo.

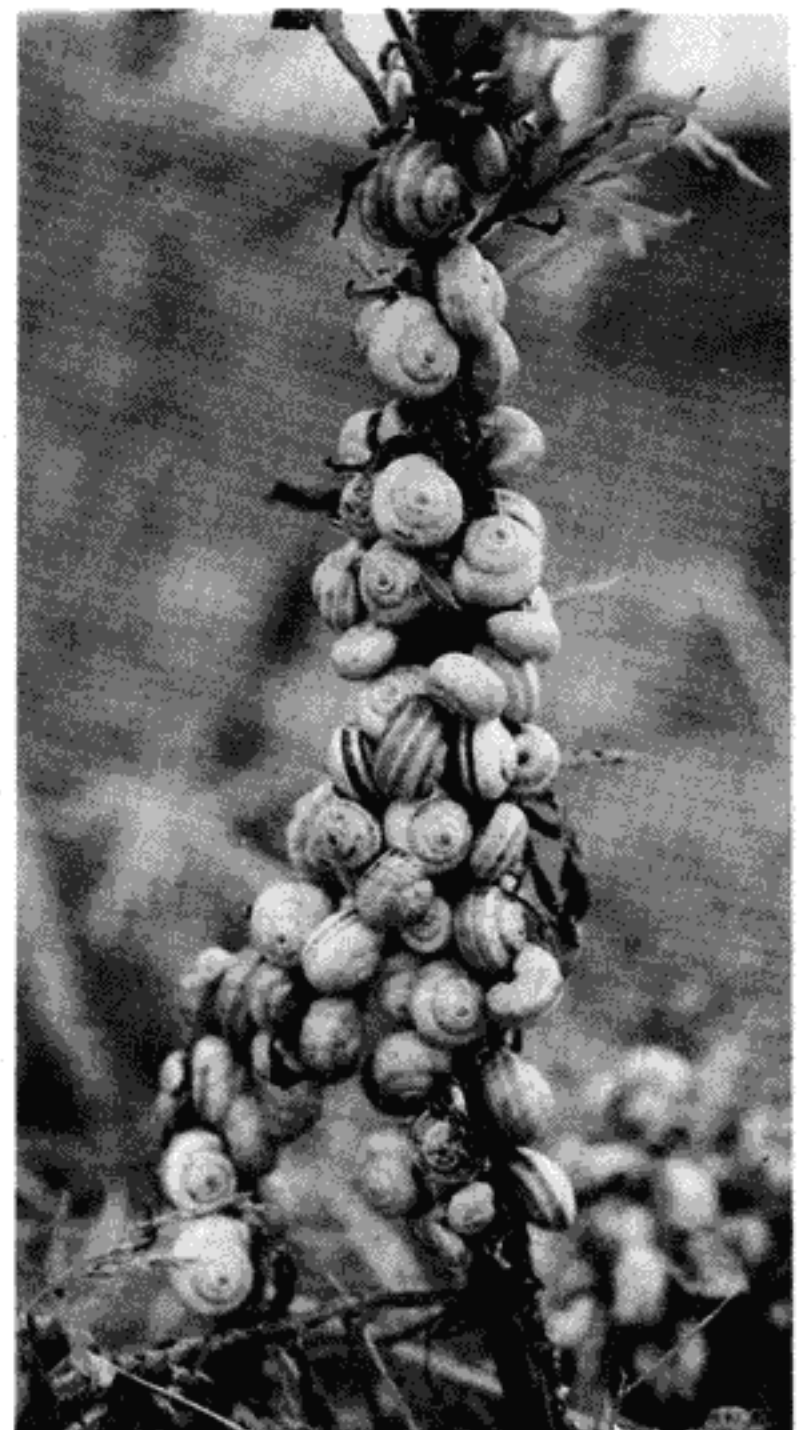
LA ECOLOGÍA DE POBLACIONES EN MÉXICO

México es uno de los países con mayor riqueza biológica del planeta (Toledo, 1988). En virtud de que tal riqueza ofrece un gran potencial científico, cultural, e incluso, de manera preponderante, económico, es urgente la necesidad de contar con estudios detallados de la mayor cantidad posible de especies animales y vegetales. Sin negar la importancia de otros tipos de estudios, es necesario el conocimiento preciso

de la dinámica de las poblaciones para proponer, sobre bases cuantitativas, métodos de manejo adecuados para su conservación y utilización.

En nuestro país, los estudios de ecología de poblaciones de plantas fueron iniciados en los años setenta, por el grupo de investigación dirigido por José Sarukhán, dentro del Instituto de Biología de la UNAM. Este grupo fue pionero en el estudio de ecología de poblaciones de plantas de las zonas tropicales (*e.g.* Piñero, Sarukhán & González, 1977; Sarukhán, 1978; Piñero, Martínez-Ramos & Sarukhán, 1984; Mendoza, Piñero & Sarukhán, 1987), con resultados que han obtenido reconocimiento mundial. Este mismo grupo trabajó en bosques de pinos de alta montaña, para los cuales se propuso un modelo de simulación del rendimiento forestal (Franco & Sarukhán, 1981).

En 1988 fue formado el Centro de Ecología de la UNAM y, en la actualidad,





varios grupos de investigación de este Centro realizan investigación en ecología de poblaciones, tanto de plantas como de animales. En estos últimos, el trabajo se ha concentrado en aspectos teóricos de interacciones poblacionales (e.g. Soberón & Martínez del Río, 1981; 1985, Soberón, 1986; Soberón & Shapiro, 1989). Anteriormente, en 1985, cuando parte de este personal aún laboraba en el Instituto de Biología, dio inicio un programa de doctorado, que tiene como objetivo la formación de investigadores en todas las grandes divisiones de la ecología (ver también el artículo de Moreno-Casasola y Sánchez, en este mismo número). Dado que este Centro tiene una tradición mayor en el campo de la ecología de poblaciones, esta rama tiene un lugar preponderante. En la medida en que los egresados de este doctorado se distribuyan en distintas universidades y centros de investigación del país, esperamos incrementar el conocimiento de la dinámica poblacional de especies de importancia biológica y comercial y, de esta forma, contribuir al desarrollo de este importante campo de la ecología. □

BIBLIOGRAFÍA

- Franco, M. & J. Sarukhán. 1981. *Un modelo de simulación de la productividad forestal de un bosque de pino*. Serie Premio Nacional Forestal 1, 71 pp. Subsecretaría Forestal y de la Fauna, SARH, México.
- Getz, W.M. & R.G. Haight. 1989. Population harvesting: demographic models of fish, forest, and animal resources. *Monographs in Population Biology* 27. Princeton University Press, Princeton.
- Gleick, J. 1987. *Chaos: making a new science*. Sphere Books, London.
- Harper, J.L., B.R. Rosen & J. White. 1986. *The growth and form of modular organisms*. The Royal Society, London.
- Hubbell, S.P. & P.A. Werner, 1979. On measuring the intrinsic rate of increase of populations with heterogeneous life histories. *American Naturalist* 113: 277-293.
- Hutchinson, G.E. 1978. *An introduction to population ecology*. Yale University Press, New Haven, Conn.
- Keyfitz, N. 1968. *An introduction to the mathematics of populations*. Addison-Wesley, Reading, Mass.
- Krebs, C.J. 1983. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance* (3rd ed.). Harper & Row, New York.
- Lefkovich, L.P. 1965. The study of popula-

- tion growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18.
- May, R.M. 1981. Models for single populations. In: R.M. May (ed.), *Theoretical ecology: principles and applications*, pp. 5-29. Blackwell, Oxford.
- Mendoza, A., D. Piñero & J. Sarukhán. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 75: 545-554.
- Pianka, E.R. 1983. *Evolutionary ecology* (3rd ed.). Harper & Row, New York.
- Pielou, E.C. 1977. *Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Piñero, D., J. Sarukhán, & E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. 1. Estructura de las poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 37: 69-118.
- Piñero, D., M. Martínez-Ramos & J. Sarukhán. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991.
- Policanski, D. 1982. Sex change in plants and animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 471-495.
- Poole, R.W. 1974. *An introduction to quantitative ecology*. McGraw-Hill, New York.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (Eds.), *Tropical trees as living systems*, pp. 163-184. Cambridge University Press, London.
- Sarukhán, J. 1980. Demographic problems in tropical systems. In: O. Solbrig (Ed.), *Demography and evolution in plant populations*, pp. 161-188. Blackwell, Oxford.
- Soberón, J. 1986. The relationship between use and suitability of resources and its consequences to insect population size. *American Naturalist* 127: 338-357.
- Soberón, J. & C. Martínez del Río, 1981. The dynamics of a plant-pollinator interaction. *Journal of Theoretical Biology* 91, 363-378.
- Soberón, J. & C. Martínez del Río. 1985. Cheating and taking advantage in mutualistic associations. In: D.H. Boucher (ed.), *The biology of mutualism*, pp. 192-216. Oxford University Press, New York.
- Soberón, J. & Shapiro, E. 1989. Population dynamics of a *Rhizobium*-legume interaction: a mathematical model. *Journal of Theoretical Biology* 140, 305-316.
- Toledo, V.M. 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo* 81: 17-30.
- Venable, D.L. & Levin, D.A. 1985. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*. I. Achene structure, germination and dispersal. *Journal of Ecology* 73: 133-145.
- Venable, D.L. & Levin, D.A. 1985. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*. II. Demographic variation within populations. *Journal of Ecology* 73: 743-755.
- Venable, D.L. & Levin, D.A. 1985. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*. III. Consequences of varied water availability. *Journal of Ecology* 73: 757-763.
- Wilson, E.O. & Bossert, W.H. 1971. *A primer of population biology*. Sinauer, Sunderland, Mass.