Dinámica de las Poblaciones

W.B. Batista

Cátedra de Ecología, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires

Para los ecólogos, una población es un conjunto de individuos de la misma especie que viven suficientemente cerca unos de otros como para poder cruzarse. Algunas poblaciones tienen un número de individuos muy estable en el tiempo mientras en otras el numero de individuos aumenta, disminuye o fluctúa. Los ecólogos de poblaciones se ocupan de explicar y predecir estos diferentes comportamientos.

Un buen punto de partida para estudiar los fundamentos de la dinámica de las poblaciones es considerar las llamadas explosiones demográficas, episodios en los que una población crece aceleradamente. Estas explosiones toman a veces unos pocos días o semanas y otras veces toman años y hasta siglos, pero siempre se distinguen por el crecimiento acelerado en el número de individuos de la población. Los ejemplos son muy numerosos. Todos los veranos podemos notar que, a continuación de una serie de días cálidos y húmedos aumenta mucho la cantidad de mosquitos. En la provincia de Misiones, es conocido que en los años en que florecen las cañas tacuara aumenta notoriamente la cantidad de ratas; estos episodios son conocidos como ratadas. Cuando el ganado pastorea excesivamente los pastizales de las regiones semiáridas de La Pampa y San Luis es común que, a lo largo de los años, aumente la cantidad de árboles como el chañar. En el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, el número de paraísos, un árbol originario del Himalaya que se cultiva en las calles y los parques, aumentó tanto en los últimos 30 años que ahora amenaza con desplazar a muchas especies nativas.

El fenómeno inverso de las explosiones demográficas es el colapso poblacional que a veces conduce a la extinción local o desaparición de poblaciones. El venado de las pampas, por ejemplo, una especie de mamífero nativo, desapareció de la Mesopotamia Argentina después de la introducción del ganado ovino y vacuno. Numerosas poblaciones de pájaros nativos de la región pampeana han desaparecido de los partidos de la provincia de Buenos Aires donde el pastizal natural fue reemplazado por cultivos agrícolas.

¿Cómo ocurren estos fenómenos? ¿Qué conexión causal tienen con las situaciones como los días cálidos y húmedos en el caso de los mosquitos, la floración de las cañas tacuara en el caso de las ratas, o la presencia de ganado en el caso del chañar, o la eliminación del ganado en el caso del paraíso, con las que aparecen asociadas? Los principios básicos para explicar todos estos fenómenos son los mismos y para comprenderlos resulta útil considerar primero el ciclo de vida de la especie en cuestión (Figura 1).

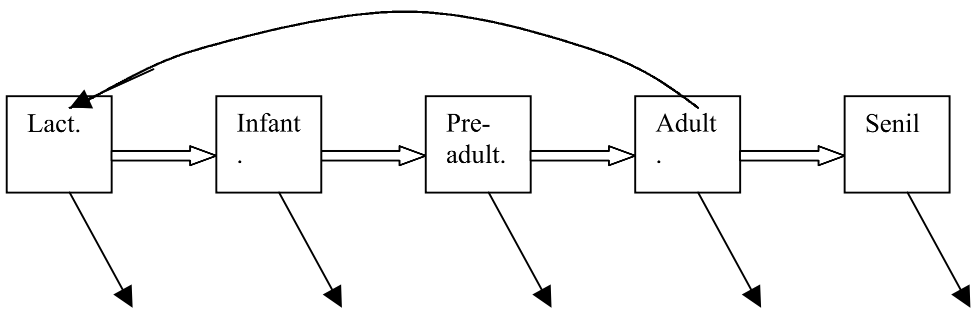

Figura 1. Modelo de la estructura y dinámica de una población de ratas basado en el ciclo de vida.

En el modelo de la Figura 1 las cajas representan diferentes estadíos del ciclo de vida de la rata y las flechas representan los cambios posibles a partir de cada uno de estos estadíos. Por ejemplo, un lactante puede pasar al estadío infantil o puede morir, un adulto puede morir, pasar al estadío senil y puede producir nuevos individuos del estadío lactante. Este modelo puede usarse para representar la variedad de estadíos y cambios posibles para un individuo. Sin embargo, este modelo sirve también para representar la estructura y la dinámica de la población de ratas. En este caso, las cajas estarán asociadas con números que indiquen cuántos individuos se encuentran en cada estadío en un momento dado y las flechas con los porcentajes de individuos de cada estadío que pasan por el cambio correspondiente en un período dado. A partir de este gráfico podemos razonar que una población de ratas que aumenta explosivamente probablemente tenga una alta tasa de reproducción, altas tasas de pasaje a través de los estadíos iniciales hasta el estadío adulto, baja tasa de pasaje al estadío senil, y bajas mortalidades. Como resultado esta población tendría muchos adultos que se reproducirían mucho; en consecuencia, tendría muchos lactantes, entre los cuales muchos pasarían pronto por los estadíos infantil y pre-adulto para alcanzar el estadío adulto y reproducirse durante mucho tiempo. La explicación ecológica de esta dinámica requiere determinar cuáles son las principales tasas vitales que producen el crecimiento acelerado y cómo actúan los factores que las controlan. En nuestro ejemplo de las ratas, esto significa determinar qué conexión hay entre la floración de las cañas tacuara y la alteración observada en la dinámica de la población.

Propiedades de las poblaciones.

Si bien pertenecen a la misma especie, y por lo tanto pueden cruzarse y dejar descendencia fértil, los individuos que componen una población particular se diferencian entre si en diversos aspectos. Un primer aspecto, discutido en el capítulo titulado La evolución de las poblaciones es que cada individuo tiene una combinación particular de alelos o versiones de los diferentes genes denominada genotipo. Como consecuencia la población tiene una composición genética determinada por las proporciones de individuos con cada genotipo. El cambio en la composición genética de las poblaciones que ocurre a través de las generaciones es el proceso conocido como evolución.

Además de sus diferencias genéticas, los individuos que componen una población tienen entre si diferencias más o menos obvias en características tales como tamaño, edad, estado ontogénico y sexo. Las proporciones de la población que corresponden a cada clase de edad, estadío de desarrollo, tamaño o sexo constituyen la estructura de la población. En la figura 1 la estructura de la población está representada por las cajas y por los números de individuos correspondientes a cada caja. La importancia de tomar en cuenta la estructura de una población reside en que los individuos de los diferentes grupos en que se estructura tienen diferente comportamiento demográfico, es decir diferentes tasas de mortalidad, fecundidad y pasaje a otro estadío (las flechas de la figura 1). Estas diferentes tasas de mortalidad, desarrollo y fecundidad y su resultado en forma de estabilidad o cambio en la estructura y en el número total de individuos de una población constituyen la dinámica de dicha población. El estudio de la estructura y dinámica de las poblaciones es lo que llamamos demografía.

Estructura de la población. Tasas vitales.

Dijimos que la estructura de una población está dada por las proporciones de individuos que corresponden a cada clase de edad, estadío de desarrollo, tamaño o sexo. En algunas poblaciones, el estado de desarrollo, tamaño, edad y hasta sexo de los individuos están asociados entre si. El tamaño y la edad o el estado de desarrollo están claramente asociados en las poblaciones humanas. Las asociaciones entre sexo y tamaño son a veces bien conocidas (en promedio las mujeres son más pequeñas que los varones) pero a veces pueden ser sorprendentes como en los casos de animales o plantas que cambian de sexo cuando crecen; hay peces que son hembras cuando son pequeños y cambian a machos cuando se ponen grandes; una hierba llamada *Aristema triphyllum*, en cambio, produce flores masculinas cuando es pequeña y flores femeninas y frutos cuando es más grande. A pesar de estos ejemplos, muchas veces no hay asociación entre el estado de desarrollo, tamaño, edad o sexo de los individuos. Por ejemplo, en las poblaciones de árboles que viven en los bosques dos individuos de la misma edad pueden estar uno en el estadío de plántula, en general con alta mortalidad, crecimiento escaso o nulo y sin reproducción, y el segundo en el estadío de árbol adulto del canopeo, con baja mortalidad, rápido crecimiento y abundante reproducción. La dinámica de una población depende fuertemente de su estructura. ¿Cuantos individuos están en categorías reproductivas? ¿Cuántos están en categorías pre-reproductivas? ¿Cuál es la esperanza de vida?

En muchas poblaciones naturales la mortalidad es alta entre los individuos jóvenes pero es baja entre los adultos. En un estudio sobre la dinámica de una población de *Fagus grandifolia*, un árbol nativo de América del Norte, se encontró que la mortalidad anual de los arbolitos con un tronco de 3 cm de diámetro era del 3%, mientras la mortalidad anual de árboles adultos con un tronco de más de 40 cm de diámetro era de 1%. Esto parece ser una ley de la naturaleza que se aplica a poblaciones de individuos que no cuidan a sus crías (típicamente las plantas) porque no sólo se trata de una observación muy frecuente sino que está justificada por los modelos de evolución de formas de vida. En cambio, las poblaciones como la humana, cuyos individuos cuidan a sus crías, tienen alta mortalidad en los estadíos post-reproductivos (Figura 2).

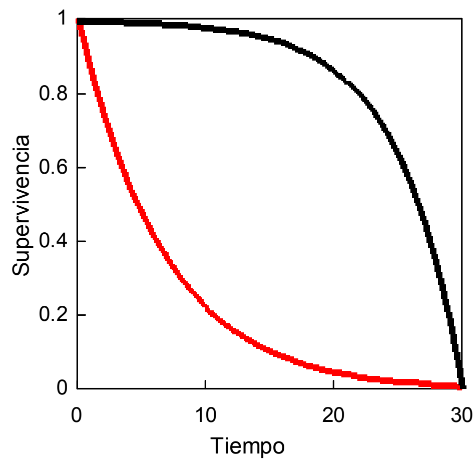

Figura 2. Curvas de supervivencia correspondientes a poblaciones con mortalidad juvenil alta (línea roja) y baja (línea negra).

Las tasas de reproducción, desarrollo y supervivencia en una población dependen de características genéticas de los individuos y de las condiciones ambientales. Por ejemplo, la edad de madurez sexual o la frecuencia de la reproducción varían con la disponibilidad de alimentos pero su variación tiene límites genéticamente determinados. Estos límites genéticos pueden ser reconocidos porque responden a la selección. Por ejemplo, en un estudio sobre poblaciones de *Tribolium castaneum*, una especie de insecto que come granos almacenados, se demostró que existen controles genéticos de la longevidad. Cuando durante 40 generaciones, se retiraron de las poblaciones todos los adultos jóvenes poco despues de su primera reproducción, la longevidad promedio disminuyó notoriamente. Por otra parte, uno de los numerosos ejemplos de la influencia del ambiente sobre las tasas vitales es el de un estudio de la demografía de *Cervus elaphus*, una especie de ciervo que vive en el Parque Nacional Yellowstone. Se encontró que después de un año lluvioso la fecundidad de la hembras es mayor y la mortalidad de los ciervos es menor que después de un año seco.

Tasa de crecimiento de la población. Tasa de crecimiento per cápita.

La tasa de crecimiento de una población es la velocidad de cambio en su número total de individuos. Esta velocidad se mide en individuos por unidad de tiempo; según cuál sea el intervalo generacional de la especie en cuestión la tasa de crecimiento de la población puede ser medida en individuos por hora, individuos por semana, individuos por año, etc. La tasa de crecimiento de una población resulta de la suma de los ingresos (nacimientos e inmigraciones) menos la suma de los egresos (muertes y emigraciones) de individuos que ocurren en una unidad de tiempo.

$$\Delta N/\Delta t = [(Nacimientos\ +\ Inmigraciones) - (Muertes + Emigraciones)]\ /\Delta t \qquad (1)$$

Otra manera habitual de evaluar el crecimiento de una población y los procesos que lo determinan es en unidades *per cápita*. La tasa de crecimiento *per capita* de una población es porcentaje (o proporción) de cambio en el tamaño de la población por unidad de tiempo, la tasa de natalidad *per cápita* es porcentaje de nacimientos respecto del tamaño de la población por unidad de tiempo, y la tasa de mortalidad per capita es el porcentaje de muertes. Por ejemplo, se estima que durante la década de 1990, la población humana de la Argentina ha tenido una tasa de crecimiento per cápita de aproximadamente 1.13% por año. Esto significa que por cada 10000 al comienzo de un año había 10113 al comienzo del año siguiente. Veamos cómo se pueden formular las tasas de crecimiento para construir modelos de la dinámica de las poblaciones.

En una población cerrada, es decir una población sin inmigraciones ni emigraciones como la que se representa en la figura 1, el crecimiento es simplemente la diferencia entre los nacimientos y muertes. En este caso puede ser formulado como,

$$\Delta N / \Delta t = (B - D)\ .\ N \qquad (2)$$

Esta ecuación se traduce en palabras como: "$\Delta N / \Delta t$, la tasa promedio de cambio en el número de individuos de la población durante un período de duración Δt es igual a la diferencia entre B, la tasa promedio de natalidad *per capita* para el mismo período, y D, la tasa promedio de mortalidad *per capita*, multiplicada por N, el número de individuos de la población". Esta ecuación permite ver que para que el número de individuos de la población aumente la natalidad debe ser mayor que la mortalidad. Una población que tiene menor natalidad que mortalidad se está achicando, y una población que tiene igual natalidad que mortalidad está en equilibrio.

Si expresamos todas las tasas de la ecuación 2 en términos intervalos de tiempo instantáneo *dt*, obtenemos la siguiente fórmula para la tasa instantánea de crecimiento de la población

$$dN/dt = (b - d) \cdot N \qquad (3)$$

donde b es el límite de B y d es el límite de D cuando Δt tiende a cero. El valor de $b - d$ se denomina habitualmente r_a y representa la tasa instantánea de crecimiento *per cápita* de la población. La ecuación general del crecimiento de una población es entonces,

$$dN/dt = r_a \cdot N \qquad (4)$$

Esta ecuación nos muestra que la magnitud de la tasa de crecimiento de la población depende del número de individuos y de la tasa de crecimiento *per capita*. Con la misma natalidad y mortalidad *per capita*, una población más grande tiene un cambio mayor que una población pequeña. Como veremos más adelante, esta propiedad es la única que controlaría el crecimiento de una población cuyo valor de r_a fuese constante e independiente del tamaño de la población.

Observando el diagrama del ciclo de vida de la figura 1, podemos identificar los procesos que componen la tasa de crecimiento. Por un lado, la tasa de reproducción depende del rítmo con que los adultos producen crías y del número de adultos. En este sentido, el rítmo con que los adultos producen crías depende del número de descendientes que tienen cada vez y de la frecuencia con que se reproducen; mientras el número de adultos resulta de la precocidad con que los individuos alcanzan el estadío adulto, de su supervivencia, y de la duración del estadío adulto. En la figura 1, esto significa que la tasa de reproducción depende del tamaño de la flecha de reproducción y del de la caja de adultos. A su vez el tamaño de la caja de adultos es influído por el balance entre la flecha de entrada a esa caja por maduración de pre-adultos y las salidas por mortalidad y por pasaje al estadío senil. La tasa de mortalidad de la población, en cambio, depende de las mortalidades específicas en cada uno de los estadíos y de las proporciones de la población en cada uno de ellos. Una población con una alta proporción de los individuos en un estadío con alta mortalidad tendría mayor mortalidad total que otra con alta proporción en estadíos con baja mortalidad. La supervivencia en todos los estadíos contribuye en si misma al crecimiento de la población aunque, cuando los recursos son escasos, la supervivencia de los individuos post-reproductivos puede hacer disminuir el crecimiento de la población.

Potencial biótico. Tasa intrínseca de crecimiento. Crecimiento exponencial.

Según la ecuación 4, si r_a, la tasa de crecimiento *per capita*, mantuviera un valor constante y positivo, el crecimiento de la población por unidad de tiempo sería una proporción fija del total de individuos. En consecuencia, la población aumentaría aceleradamente porque su crecimiento absoluto sería mayor a medida que aumentara el número de individuos. Para que esto ocurriera sería necesario que el ambiente satisfaciera un crecimiento exponencial en la demanda de recursos y en la eliminación de residuos tóxicos. En este caso r_a es igual a r_m, la tasa de crecimiento *per capita* máxima, y la tasa de crecimiento la población es,

$$dN/dt = r_m \, . \, N \qquad (5)$$

A partir de esta ecuación se puede deducir mediante cálculo de integrales que una población con esta tasa de crecimiento se comporta según el siguiente fórmula del modelo de crecimiento exponencial:

$$N_t = N_o \, . \, exp[r_m \, . \, t] \qquad (6)$$

Esta fórmula permite calcular Nt, el tamaño de la población en un tiempo t, como una función de N_o, el tamaño inicial y r_m, la tasa de crecimiento máxima (Figura 3).

Si además de satisfacer un crecimiento exponencial en la demanda de recursos y en la eliminación de residuos tóxicos, si el ambiente fuese tal que la tasa de uso de los recursos por parte de la población fuese máxima (por ejemplo porque la temperatura fuese óptima), la población expresaría su potencial biótico. En ese caso, su crecimiento sólo estaría limitado por su tamaño y por los controles genéticos de las tasas vitales y la tasa de crecimiento *per capita* se denomina tasa intrínseca de crecimiento y se denota *r*.

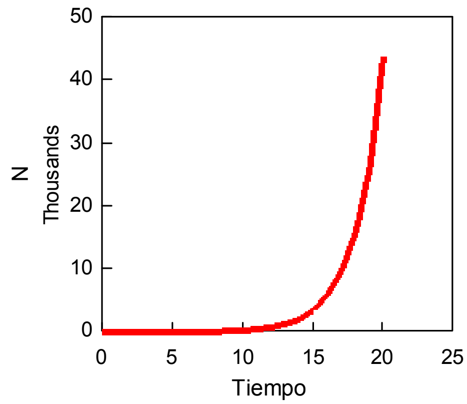

Figura 3. Curva de crecimiento exponencial *r_m = 0.5*

Está claro que ningún ambiente real puede abastecer durante mucho tiempo demandas de recursos y de eliminación de residuos que crecen exponencialmente. Sin embargo, el modelo de crecimiento exponencial es muy importante porque el parámetro *r*, la tasa intrínseca de crecimiento, permite distinguir la influencia genética de las influencias ambientales sobre la dinámica de las poblaciones. La tasa intrínseca de crecimiento de una población está determinada por los límites genéticos de las tasas vitales. Estos límites dependen de la mínima edad a la cual puede comenzar la reproducción, del máximo tamaño de camada de cada reproducción, de la máxima frecuencia de reproducción, de la edad máxima a la cual puede ocurrir la última reproducción, y de los valores máximos de supervivencia y longevidad. En particular, la tasa intrínseca de crecimiento está fuertemente asociada con el intervalo entre generaciones; a igualdad de otros factores, una población cuyos individuos comienzan a reproducirse a una edad temprana tiene una tasa intrínseca de crecimiento mayor que otra cuyos individuos comienzan a reproducirse más tarde. Los organismos con un intervalo breve entre generaciones tienen una tasa intrínseca de crecimiento enorme. Por ejemplo, los organismos unicelulares como las bacterias y las amebas, que se reproducen por división celular, poseen una capacidad de crecimiento fantástica mientras las condiciones permanecen favorables, vale decir, mientras puede continuar una tasa exponencial de crecimiento. Según R.H. MacArthur y J.H. Connell, una bacteria que se dividiera cada veinte minutos produciría, en un día y medio, una colonia de algo más de treinta centímetros de alto sobre toda la superficie terrestre. Una hora más tarde, la capa de bacterias sobrepasaría la altura de los seres humanos. De proseguir con esta tasa teórica de crecimiento, en unos miles de años cualquier población vegetal o animal pesaría tanto como el universo visible y se expandiría hacia el exterior a la velocidad de la luz.

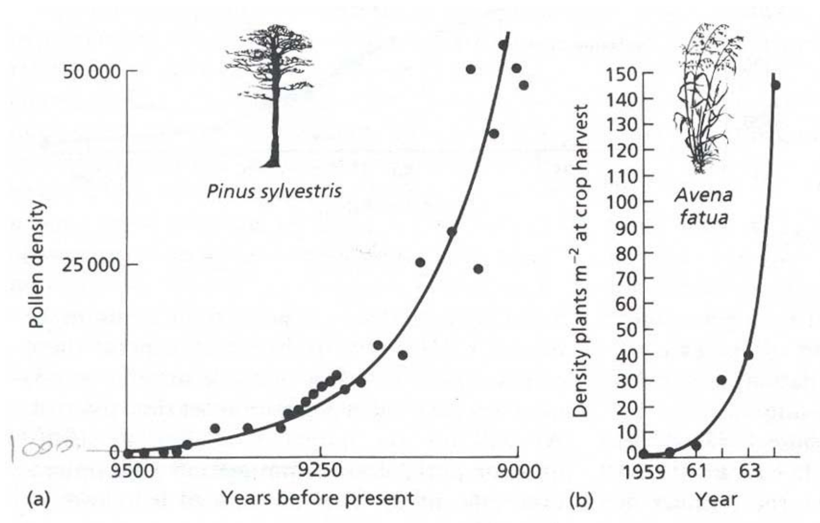

Figura 4. Ejemplos de crecimiento exponencial: *Pinus sylvestris* y de *Avena fatua* en Inglaterra, población humana del mundo (tomado de Silvertown & Doust, 1993, Introduction to Plant Population Biology. Blackewll Science).

Además de su importancia teórica (es decir su contribución a la comprensión de la dinámica de las poblaciones), el modelo de crecimiento exponencial sirve para describir la dinámica de algunas poblaciones durante períodos limitados. Es común que una población crezca exponencialmente cuando accede a un nuevo hábitat y la duración de estos episodios varía con la tasa intrínseca de crecimiento y con el tamaño del hábitat disponible. Por ejemplo, después de que los europeos introdujeron bovinos y equinos en la región pampeana, las poblaciones de estas especies crecieron exponencialmente durante 300 años. Después de las glaciaciones del Pleistoceno las poblaciones de animales y plantas migraron hacia los polos y muchas de ellas crecieron exponencialmente en las nuevas áreas. Según un estudio hecho en Inglaterra, una población de pino (*Pinus sylvestris*) creció exponencialmente durante 500 años luego de las glaciaciones (Figura 4). Cuando una especie de maleza invade por primera vez un campo de cultivo, su población también puede crecer aceleradamente según el modelo exponencial; por ejemplo se ha encontrado que una maleza del trigo (*Avena fatua*) creció exponencialmente durante 5 años en un lote de cultivo experimental donde no se aplicaba ninguna medida de control. También son ejemplos de crecimiento exponencial las explosiones demográficas mencionadas al comienzo de este capítulo. Finalmente, la población humana del mundo está creciendo en forma exponencial.

Resistencia Ambiental. Capacidad de sostenimiento. Modelo de crecimiento logistico.

Normalmente, las condiciones del ambiente a las que está expuesta una población no permiten que r_a, la tasa de crecimiento *per capita*, alcance al máximo determinado por su composición genética, la tasa intrínseca r. Esto se conoce como resistencia ambiental y resulta de cinco tipos de factores: los disturbios, la limitación impuesta por factores reguladores, la escasez de alimentos y otros recursos, la actividad de parásitos y depredadores y la acumulación de residuos tóxicos. Los disturbios son episodios de mortalidad de individuos que pueden tener origen natural, tales como heladas, inundaciones, sequías extremas, tornados, o pueden se causados por el hombre por ejemplo cuando ara un campo de cultivo, o cuando aplica plaguicidas. Los factores reguladores son características del ambiente, como la temperatura, que modifican el ritmo en que se utilizan los recursos. Típicamente, los efectos de los disturbios y de los reguladores sobre r_a no dependen del número de individuos de la población y por eso se dice que son efectos independientes de la densidad (la densidad es el número de individuos por unidad de superficie). La escasez de recursos, la actividad de parásitos y depredadores y la acumulación de residuos tóxicos, en cambio, tienden a aumentar con el aumento del tamaño de la población. Como consecuencia de estos efectos dependientes de la densidad, r_a, la tasa de crecimiento *per capita* es menor cuando la densidad o número de individuos de la población es mayor.

Para construir un modelo de crecimiento de la población que incorpore los componentes de la resistencia ambiental dependientes de la densidad es necesario representar a la tasa de crecimiento *per capita* como una función decreciente del tamaño de la población. Un modelo con esta propiedad es el modelo de crecimiento logístico según el cual r_a decrece linealmente con el tamaño de la población. Esta relación se expresa como:

$$r_a = r_m \cdot (1 - N / K) \quad (7)$$

En esta ecuación, cuando el tamaño de la población *N* es cercano a cero, el término *(1 - N / K)* es cercano a 1 y, en consecuencia, la tasa de crecimiento *per capita* es cercana a r_m, la tasa de crecimiento máxima que depende de la tasa de crecimiento intrínseca y de los factores ambientales con efectos independientes de la densidad. Cuando *N* es igual a *K*, *(1 - N / K)* es cero y, en consecuencia, r_a es cero. El valor *K* se denomina capacidad de sostenimiento del ambiente. Cuando *N* es mayor que la capacidad de sostenimiento, r_a toma valores negativos, es decir que la población se achica (Figura 5).

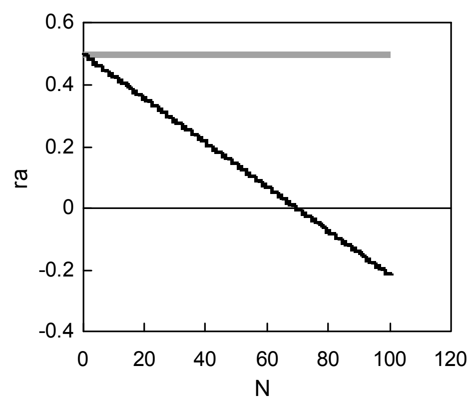

Figura 5. Relación entre la tasa de crecimiento per capita y el tamaño de la población para el modelo exponencial con $r_m = 0.5$ (línea gris) y para el modelo logístico con $r_m = 0.5$ y $K = 70$ (línea negra).

Reemplazando la ecuación (7) en la ecuación (4) se tiene la ecuación de la tasa de crecimiento de la población,

$$dN/dt = r_m \cdot (1 - N / K) . N \quad (8)$$

La ecuación (8) muestra que *dN/dt,* la tasa de crecimiento de una población, que crece según el modelo logístico es una función cuadrática del tamaño de la población *N*

(Figura 6). Según este modelo, el valor máximo de *dN/dt* ocurre cuando $N = K/2$, el tamaño de la población es igual a la mitad de la capacidad de sostenimiento del ambiente.

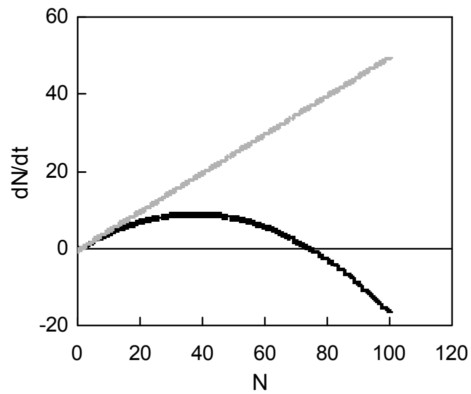

Figura 6. Relación entre la tasa de crecimiento y el tamaño de la población para los modelos exponencial (línea gris) y logístico (línea negra) con los mismos parámetros que en la figura 5.

A partir de la ecuación 8 mediante cálculo de integrales se puede deducir la fórmula de la curva de crecimiento de una población que sigue el modelo logístico:

$$N_t = K / \{1 + [(K - N_o) / N_o] \cdot exp[-r_m \cdot t]\} \qquad (9)$$

donde N_t el tamaño de la población en el tiempo t es función N_o, el tamaño inicial de la población, de la capacidad de sostenimiento K y de la tasa de crecimiento *per capita* máxima r_m.

Según el modelo logístico, una población con muy pocos individuos prácticamente no enfrenta resistencia ambiental y, en consecuencia, crece a una tasa *per capita* cercana a la máxima (Figura 5). Su crecimiento es aproximadamente exponencial (Figura 7). A medida que la población crece, la resistencia ambiental aumenta porque los recursos disponibles para cada individuo se vuelven más escasos y los residuos se acumulan: En consecuencia la tasa de crecimiento *per capita* disminuye (Figura 5) y el crecimiento de la población se desacelera, apartándose cada vez más del modelo exponencial (Figura 7). Cuando el tamaño de la población es igual a la capacidad de sostenimiento, la tasa de crecimiento *per capita* es cero (Figura 5) y el tamaño de la población permanece en equilibrio (Figura 7).

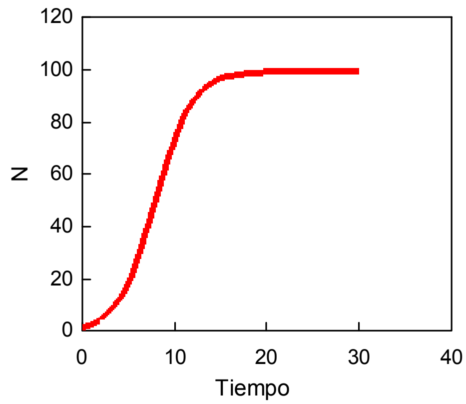

Figura 7. Curva de crecimiento logístico (r_m *= 0.5* y *K = 100*).

La capacidad de sostenimiento *K* es el máximo número de individuos que el ambiente puede mantener. La capacidad de sostenimiento es una propiedad conjunta de la población y del ambiente particular donde vive. En ocasiones, una población puede estar por encima de la capacidad de sostenimiento. Cuando esto ocurre, la tasa de crecimiento es negativa (la mortalidad es mayor que la natalidad) (Figura 5) y la población disminuye. A veces, esto ocurre porque la capacidad de sostenimiento, en vez de permanecer constante, disminuye como consecuencia de cambios ambientales hasta hacerse menor que el tamaño de la población. El estudio de la población de *Cervus elaphus* del Parque Nacional Yellowstone que mencionamos más arriba demostró que la capacidad de sostenimiento del parque para esta población varía con las lluvias. En años lluviosos hay mucha producción de pasto y entonces la capacidad de sostenimiento es alta y la población de ciervos aumenta. Cuando un año seco sigue a uno o más años lluviosos hay una menor producción de pasto que resulta en menor capacidad de sostenimiento. Como consecuencia del crecimiento ocurrido en años anteriores, la población está por encima de esa nueva capacidad de sostenimiento y en consecuencia disminuye. Una segunda causa que puede determinar que la población esté por encima de la capacidad de sostenimiento es que ocurran inmigraciones. Otra razón para que una población esté por encima de la capacidad de sostenimiento es que su respuesta a la resistencia ambiental tenga un retardo. Esto ocurre típicamente en especies con generaciones discontinuas y especialmente con aquellas que tienen una muy alta tasa intrínseca de crecimiento como por ejemplo las plantas anuales y muchos insectos. Las poblaciones de estas especies pueden crecer tanto en una sola generación que, a la siguiente, se encuentran por encima de la capacidad de sostenimiento y pueden colapsar. Esta dinámica resulta en fluctuaciones en el tamaño de la población (Figura 8).

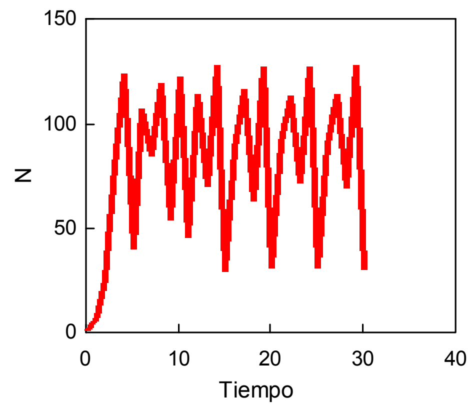

Figura 8. Fluctuaciones poblacionales predichas por el modelo logístico con generaciónes discontínuas basado en la ecuación 8 con $r_m = 2.75$ y $K = 100$.

En experimentos de laboratorio con poblaciones de bacterias o levaduras se han encontrado disminuciones lineales de la tasa de crecimiento *per capita* con el aumento de la densidad que sugieren que su dinámica puede ser descripta con el modelo de crecimiento logístico (Figura 9). También las tasas vitales de pájaros y mamíferos muestran con frecuencia este tipo de relaciones. Un ejemplo clásico, descripto por E.P. Odum, es el crecimiento de la población de ovejas en la isla de Tasmania desde su introducción a principios del siglo XIX (Figura 10). Esta curva muestra que la capacidad de sostenimiento de esta especie en la isla sería de aproximadamente 1.700.000 ovejas y que se habría alcanzado en unos 40 años. El análisis de la dinámica de la población de *Cervus elaphus* del Parque Nacional Yellowstone que realizaron Coughenour y Singer muestra una relación aproximadamente lineal entre la tasa de crecimiento *per capita* y el tamaño de la población (Figura 11).

Figura 9. Tamaño de una población de levadura cultivada en laboratorio (Nt) y tasa de cambio (dN/dt) de la misma.

Figura 10. Crecimiento de la población de ovejas en Tasmania. Los puntos representan la cantidad promedio en períodos de cinco años.

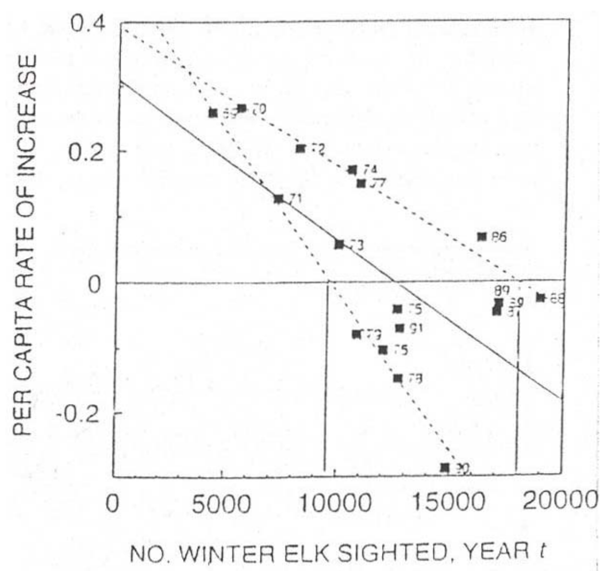

Figura 11. Relación entre la tasa de crecimiento per capita y el tamaño de la población de *Cervus elaphus* en el Parque Nacional Yellowstone en diferentes años (tomado de Coughenour y Singer, 1996 Ecological Applications 6:573-593).

Compromisos en la asignación de recursos

Es común que los individuos que tienen altas tasas de desarrollo y reproducción tienen baja supervivencia y longevidad. Esto se debe que cada individuo adquiere una cantidad limitada de recursos como energía, agua, o nutrientes y debe repartirlos entre compuestos o estructuras que cumplen diferentes funciones. Por ejemplo, es conocido que con frecuencia los árboles más longevos tienen menor tasa de crecimiento y menor capacidad de responder a aumentos en la disponibilidad de luz. Estos árboles longevos crecen lentamente pero producen madera más densa y duradera que los árboles con vida más corta y crecimiento más rápido. Las características asociadas con mayor longevidad son las que resultan en una mayor eficiencia de los individuos para aprovechar los recursos cuando el ambiente está saturado y, en consecuencia, resultan en una mayor capacidad de sostenimiento *K*. Las características asociadas con mayor crecimiento y reproducción, en cambio, resultan en mayor tasa de crecimiento con alta disponibilidad de recursos r_m. Por eso, es esperable que exista una relación inversa entre r_m y *K*.

Relación entre demografía y evolución. Selección r y selección K.

Como vimos antes, los individuos que componen una población tienen diferentes genotipos. En este sentido, podemos considerar que la composición genética de una población está dada por los tamaños relativos de subpoblaciones que reúnen individuos genéticamente parecidos entre si, esto es subpoblaciones de individuos emparentados. A lo largo del tiempo, la composición genética de una población cambia porque las diferencias entre los genotipos de los individuos determinan diferencias entre las tasas de crecimiento de las subpoblaciones correspondientes. Este cambio en la composición genética de la población es la denominada evolución adaptativa descripta en el capítulo sobre la evolución de las poblaciones y resulta en el aumento de la proporción de los genotipos más aptos. La medida de la aptitud de un genotipo es entonces la tasa de crecimiento *per capita* r_a de la subpoblación correspondiente.

Según nuestra discusión del modelo logístico, en un ambiente dado, la tasa de crecimiento *per capita* de una subpoblación (su aptitud) depende de las características genéticas y ambientales que determinan la tasa máxima r_m y del tamaño de la población que determina la escasez de alimentos y otros recursos para los individuos. En la Figura 12 se puede ver que, dados dos genotipos, uno con alto r_m y bajo *K* con otro con menor r_m y mayor *K*, el primero tiene mayor aptitud cuando la población total es pequeña ($N<30$) y en segundo cuando la población es mayor ($N>30$). Se dice que el primer genotipo tiene estrategia *r* y el segundo tiene estrategia K.

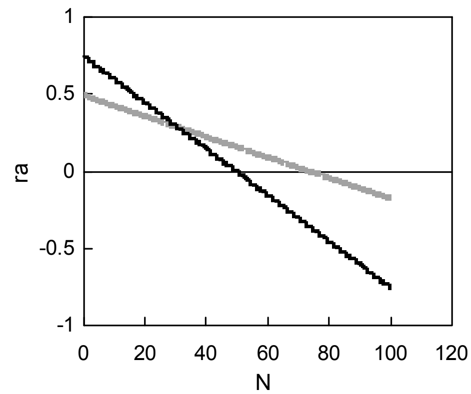

Figura 12. Relación entre tasa de *crecimiento per cápita* (aptitud) y tamaño de la subpoblación para dos genotipos, uno con estrategia *r* (línea negra) y otro con estrategia *K* (línea gris)

Para que la selección favorezca consistentemente a los genotipos con estrategia *r*, el ambiente debe ser tal que la población se mantenga siempre pequeña en relación con la capacidad de sostenimiento. En este caso se dice que el ambiente ejerce selección de tipo *r*. Esto sucede cuando ocurren frecuentes disturbios que causan mortalidad independiente de la densidad o cuando la especie es una colonizadora o fugitiva que vive en hábitats recientemente modificados. Comúnmente, los organismos con estrategia *r* son pequeños, y tienen vida corta y madurez precoz. Como estas poblaciones son habitualmente pequeñas en relación con la capacidad de sostenimiento, durante la mayor parte del tiempo su tasa de crecimiento per capita es cercana a r_m. En este sentido, el crecimiento de estas poblaciones es relativamente independiente de la densidad y, por eso sigue aproximadamente el modelo exponencial.

La selección *K* es la que favorece consistentemente a los genotipos para los cuales el ambiente tiene mayor capacidad de sostenimiento. Estos genotipos tienen mayor eficiencia en aprovechamiento de los recursos. Esta mayor eficiencia resulta ventajosa en un ambiente donde los recursos escasean porque la población es grande en relación con la capacidad de sostenimiento. Esto ocurre cuando el ambiente es estable y entonces la mortalidad es típicamente dependiente de la densidad. Los organismos con estrategia *K* son habitualmente grandes, longevos y maduran tardíamente. Como el tamaño de estas poblaciones es habitualmente cercano a la capacidad de sostenimiento, su tasa de crecimiento esta principalmente controlada por la escasez de recursos y seguiría aproximadamente el modelo logístico.

Modelos matriciales para poblaciones estructuradas

Como vimos más arriba la estructura de una población influye sobre su dinámica. Por ejemplo, la tasa de crecimiento de una población con alta proporción de individuos en los estadíos seniles, con poca o ninguna reproducción y con alta mortalidad, será seguramente menor que la de otra población de igual tamaño pero con mayor proporción de individuos en estadíos reproductivos. Esta influencia es sencillamente ignorada en los modelos exponencial y logístico que predicen el crecimiento de una población a partir del número total de individuos.

$$\begin{vmatrix} 0 & F_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ S_0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & S_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & S_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & S_3 & 0 \end{vmatrix} * \begin{vmatrix} n_{0t} \\ n_{1t} \\ n_{2t} \\ n_{3t} \\ n_{4t} \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} n_{0t+1} \\ n_{1t+1} \\ n_{2t+1} \\ n_{3t+1} \\ n_{4t+1} \end{vmatrix}$$

Figura 13. Modelo de Leslie para describir la dinámica de una población con cuatro clases de edad. Los parámetros S_i indican las tasas de supervivencia en cada clase de edad y los parámetros F_i el número de crías por individuo en cada clase de edad. Los valores n_{it} son los números de individuos en la clase de edad i en el tiempo t.

Los modelos más sencillos que toman en cuenta la estructura de las poblaciones son los modelos de matrices de Leslie. Estos modelos incorporan la estructura de edades. Así como en los modelos exponencial y logístico el estado de la población en un momento está completamente definido por el número de individuos, en el modelo de Leslie está definido por los números de individuos en diferentes clases de edad (por ejemplo de un año). Los parámetros del modelo son las tasas vitales supervivencia y de fecundidad de los individuos en cada una de las clases de edad. Con estos parámetros se construye una matriz de transición que al ser multiplica por un vector con los números de individuos en cada clase de edad produce otro vector con los números de individuos en cada clase de edad luego de un intervalo de tiempo (Figura 13). La suma de todos los elementos del vector es N, el tamaño de la población. Repitiendo esta operación muchas veces se alcanza un vector del estado de la población en el cual la proporción de individuos en cada clase de edad no cambia entre generaciones y cuyo número total de individuos en todas las clases crece o decrece a una tasa proporcional constante denominada tasa de crecimiento asintótico de la población. Habitualmente la tasa de crecimiento asintótico de la población se denomina con la letra λ. Esta tasa proporcional de crecimiento está relacionada con tasa de crecimiento *per capita* r_a según la relación $r_a = \ln(\lambda)$.

El modelo de Leslie se generaliza fácilmente para poblaciones con estructuras diferentes de la pirámide de edades. Por ejemplo, se puede extender a poblaciones estructuradas en clases de tamaño o en estadíos de desarrollo como los del esquema de la Figura 1. En su versión más sencilla está limitado porque las tasas vitales son constantes e independientes de la densidad. Sin embargo, se han desarrollado las versiones de estos modelos con tasas vitales dependientes de la densidad.

Modelos para metapoblaciones

Todos los modelos de dinámica de poblaciones que discutimos en este capítulo corresponden a poblaciones cerradas en las cuales la tasa de crecimiento se ajusta razonablemente a la ecuación 2. Sin embargo, en poblaciones fragmentadas en el espacio, las migraciones son con frecuencia un componente muy importante de la tasa de crecimiento de cada población local hasta el punto en que la persistencia de todo el conjunto de poblaciones locales puede depender del intercambio de individuos entre fragmentos. Estas poblaciones fragmentadas o discontinuas en el espacio se denominan metapoblaciones. Las metapoblaciones existen naturalmente debido a la heterogeneidad natural del hábitat pero su importancia aumenta como consecuencia de la actividad humana que fragmenta ecosistemas que antes eran continuos para instalar cultivos y ciudades.

¿Cómo enseñar este tema?

Las poblaciones constituyen probablemente el nivel de organización elemental de la ecología. Todos los componentes bióticos del ecosistema pertenecen a alguna población.

En este sentido, el objetivo central de la enseñanza de este tema en la educación media debería ser que los alumnos adquieran la capacidad de reconocer a las poblaciones, de anticipar y tomar en cuenta su heterogeneidad o estructura, y de identificar los procesos que son comunes a todas ellas. En este sentido sería deseable que pudieran reconocer el carácter demográfico y la similitud de procesos aparentemente disímiles como son el crecimiento urbano y la preparación del yogurt, la extinción de una especie de pájaro nativo en un área agrícola y la curación de un proceso infeccioso, la infestación de un cultivo o del jardín con una especie de yuyo y el avance del área cultivada con una especie.

Según mi experiencia, un obstáculo importante para el aprendizaje de los principios de la dinámica de poblaciones es la tendencia que tienen las personas en general y los alumnos en particular a pensar en términos de individuo. Esta tendencia puede ser utilizada para facilitar el comienzo de la formulación un modelo de la dinámica de las poblaciones a partir del ciclo de vida de un organismo. Los modelos demográficos basados en los gráficos del ciclo de vida son fácilmente visualizados por los alumnos. Sin embargo, esta ventaja puede transformarse en obstáculo para el aprendizaje cuando los alumnos identifican este modelo, correspondiente al nivel de organización de población, con su idea o sus expectativas acerca del desarrollo de la vida de un individuo. Es característico, por ejemplo, que se olviden de incluir en el modelo las flechas que representan la mortalidad de los estadíos no seniles. Por eso, es muy importante en este punto discutir muy en detalle el significado de las cajas y de flechas del modelo y enfatizar la existencia de procesos demográficos.

Una estrategia para enseñar los principios de la demografía puede basarse en presentar a los alumnos un ejemplo de un comportamiento demográfico notorio como una explosión demográfica o una extinción y pedirles que lo expliquen usando sus ideas previas. Típicamente, las explicaciones propuestas por los alumnos serán correctas pero incompletas y será necesario utilizar varias para identificar los componentes de la tasa de crecimiento de la población (natalidad, mortalidad, migración), evaluar su posible influencia en el caso presentado y distinguir sus dos tipos de factores controlantes, el tamaño y estructura de la población por un lado y las características del ambiente tales como disponibilidad de alimentos o presencia de depredadores y plagas por el otro. A continuación, se podría presentar a los alumnos un segundo caso aparentemente disímil por el tamaño de los organismos o por la escala de tiempo o espacio involucrada y ayudarlos a reconocer que los procesos involucrados son los mismos que en el primer ejemplo. Estos ejercicios pueden ser consignas para resolver en equipo y el objetivo del docente debería ser ayudar a los alumnos a reconocer la unidad en la diversidad. Una vez que se realizaron estos ejercicios se puede introducir el modelo de crecimiento logístico a partir de la diferencia entre el crecimiento de poblaciones con acceso a recursos abundantes o escasos en relación con su tamaño.

Este tema es particularmente apropiado para estudiar con experimentos y simulaciones. Una experiencia muy sencilla es cultivar lentejas de agua en pequeños recipientes con agua. Las lentejas de agua para iniciar pueden obtenerse en una fuente de una plaza o en una zanja y normalmente el agua corriente contiene suficientes nutrientes para los cultivos. Se puede evaluar el crecimiento de las poblaciones de cada recipiente y establecer su relación con el número de individuos de las poblaciones. Modificando el tamaño de los recipientes se puede observar el efecto de la capacidad de sostenimiento. Los alumnos pueden hacer registros periódicos del número de plantitas en cada recipiente, graficar las diferentes curvas de crecimiento y compararlas entre si y con las curvas de los modelos exponencial y logístico. Además, es muy sencillo demostrar el comportamiento de los modelos de crecimiento exponencial y logístico con una planilla de cálculos. En una de estas planillas los alumnos pueden volcar el modelo exponencial según la ecuación 4 y observar como pequeñas diferencias en el tamaño de la población en una generación o en r_m resultan en grandes diferencias en generaciones posteriores. Volcando la ecuación 8 del modelo de crecimiento logístico con generaciones discretas pueden observar los efectos r_m y K sobre la curva de crecimiento de la población y pueden ensayar valores que les permitan reproducir las curvas que registraron en sus cultivos de lenteja de agua.