

Libros de **Cátedra**

Ecología de poblaciones

Leyes, herramientas y aplicaciones

Alejandra Rumi y Alberto Rodrigues Capítulo
(coordinadores)

n
naturales

FACULTAD DE
CIENCIAS NATURALES Y MUSEO


EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

ECOLOGÍA DE POBLACIONES

LEYES, HERRAMIENTAS Y APLICACIONES

Alejandra Rumi
Alberto Rodrigues Capítulo
(coordinadores)

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



*A Raúl Adolfo Ringuelet, excepcional científico,
destacado entre los fundadores de la Carrera de Ecología y
a Juan Alberto Schnack, principal proponente de su creación y primer profesor
de la cátedra de Ecología de Poblaciones de la
Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP.*

Agradecimientos

Al Dr. J.A. Schnack por realizar el prólogo y por sus valiosas sugerencias.

A la Lic. (DCV) Luciana de Tezanos; al Dr. Fernando C. Galliari y a la Lic. (DCV) Laura Morote por sus auxilios en el armado de parte de las figuras y tablas vinculadas a diferentes capítulos del texto (Cap. 3; Caps.2; 5 y 8 y Caps. 6 y 7, respectivamente).

La lógica es la base de la certeza
de todo conocimiento que adquirimos

—Leonhard Paul Euler (1707-1783)

Contenido

Introducción	7
Presentación	12
Juan Alberto Schnack	
CAPÍTULO 1	
Ecología de Poblaciones, concepto y leyes.....	14
Alejandra Rumi	
CAPÍTULO 2	
Muestreo, disposición espacial y abundancia.....	20
<i>Fernando Spaccesi</i>	
CAPÍTULO 3	
Edad y crecimiento individual.....	52
<i>Alberto Rodrigues Capítulo</i>	
CAPÍTULO 4	
Crecimiento numérico de las poblaciones	70
<i>Alejandra Rumi</i>	
CAPÍTULO 5	
Evolución teórica del concepto de nicho ecológico.....	110
<i>Alejandra Rumi</i>	
CAPÍTULO 6	
Interacciones competitivas	125
<i>María Feranda Cingolani y Nancy Greco</i>	

CAPÍTULO 7

Depredación, parasitoidismo y depredación intragremio 144

Nancy Greco y María Fernanda Cingolani

CAPÍTULO 9

Manejo de poblaciones de vertebrados: conceptos y casos en Argentina 178

Rosana Aramburú, Agustina Cortelezzi y Federico Kacoliris

Los autores 200

Introducción

Es indudable el vertiginoso salto y los cambios que sufrió la sociedad hacia fines del siglo XX y comienzos del nuevo *milenium*. El desarrollo tecnológico, cibernético, informático y de la inteligencia artificial, ha superado ampliamente la capacidad de ajuste individual y poblacional de la sociedad a este crecimiento y a sus cambios inesperados. Así, propone nuevos paradigmas y genera un tembladeral de las estructuras sociales que no alcanzan a absorber la exponencial globalización.

En las ciencias socio-ambientales, abocadas tradicionalmente a acumular, empaquetar y procesar sus datos sobre la base de la información previa y la búsqueda de más y nuevas respuestas locales y universales, sus investigadores se vieron fuertemente avasallados por el “*tsunami*” de libre distribución de información proveniente de infinitas fuentes: confiables, dudosas, erróneas.... y consecuentemente estalla la era de la modelización de los sistemas ambientales-ecológicos y sociales que se apoyaron inicialmente en el tan controversial paradigma del desarrollo sustentable. Este paradigma generó una formulación gráfica de un triángulo equilátero invertido que presenta un apoyo: el ambiente sostiene la amplia base del triángulo que representa la sociedad y su economía, generando intuitivamente una histórica disociación y supremacía de la sociedad humana respecto del resto de las especies biológicas que integran e interaccionan con las variables abióticas de los ambientes “naturales”.

La profundización en el conocimiento de las complejas interacciones ambientales y sociales, genera una consecuente evolución desde el concepto piramidal al de **redes biológicas**. De este modo, el vertiginoso avance y empleo de este último concepto bajo algoritmos (computacionales, no computacionales, cuantitativos o cualitativos) combinado con el desarrollo de herramientas informáticas y de modelación, permitió visualizar con más claridad la necesidad de ordenar y pautar en forma más cuidadosa (teórica y práctica) el frágil equilibrio dinámico, que debe ejecutarse y monitorearse permanentemente, entre la explotación y la conservación saludable de la biosfera.

Así, los docentes también debíamos enfrentar el desafío y seleccionar nuevos sistemas de estudio, que permitieran a los estudiantes aprovechar lo más posible el cambio. Es decir, aprender a seleccionar más apropiadamente la información -redes informáticas, fuentes de datos propios y/o de otros investigadores- que la mayoría de las veces no está entre las primeras ofertas del buscador, ya que el orden de aparición lo otorgan las empresas de difusión y responden a

diferentes objetivos y algoritmos. En general, nos conformamos con solo mirar los primeros resultados de la primera hoja de ofertas, pensando con comodidad que son las mejor vinculadas a nuestro interés. Sin embargo, como todo acto humano, la elaboración de los algoritmos de apoyo:

el ambiente sostiene la amplia base del triángulo que representa la sociedad y su economía, generando intuitivamente una histórica disociación y supremacía de la sociedad humana respecto del resto de las especies biológicas que integran e interaccionan con las variables abióticas de los ambientes “naturales”.

La profundización en el conocimiento de las complejas interacciones ambientales y sociales, genera una consecuente evolución desde el concepto piramidal al de **redes biológicas**. De este modo, el vertiginoso avance y empleo de este último concepto bajo algoritmos (computacionales, no computacionales, cuantitativos o cualitativos) combinado con el desarrollo de herramientas informáticas y de modelación, permitió visualizar con más claridad la necesidad de ordenar y pautar en forma más cuidadosa (teórica y práctica) el filoso equilibrio dinámico, que debe ejecutarse y monitorearse permanentemente, entre la explotación y la conservación saludable de la biosfera.

Así, los docentes también debíamos enfrentar el desafío y seleccionar nuevos sistemas de estudio, que permitieran a los estudiantes aprovechar lo más posible el cambio. Es decir, aprender a seleccionar más apropiadamente la información -redes informáticas, fuentes de datos propios y/o de otros investigadores- que la mayoría de las veces no está entre las primeras ofertas del buscador, ya que el orden de aparición lo otorgan las empresas de difusión y responden a diferentes objetivos y algoritmos. En general, nos conformamos con solo mirar los primeros resultados de la primera hoja de ofertas, pensando con comodidad que son las mejor vinculadas a nuestro interés. Sin embargo, como todo acto humano, la elaboración de los algoritmos de búsqueda está realizada por personas que involuntaria o voluntariamente sesgan el orden de aparición de la información, de acuerdo a sus intereses.

Este libro de la “**Cátedra de Ecología de Poblaciones**” de la FCNyM-UNLP, no solo intenta ser un manual, sino un aporte formativo desde los trayectos en investigación que realizan sus docentes que, en algunos casos como en la llamada ecología de poblaciones aplicada (conservación, explotación y control de especies dañinas) presentan una fuerte relación con la extensión. Cada uno de los experimentados miembros de este plantel docente, año a año han ido enriqueciendo la propuesta que llega a los estudiantes.

En este contexto, y teniendo en cuenta especialmente, que tal asignatura corresponde al Ciclo Superior (4º año) de la carrera de Biología, Orientación Ecología —puede tomarse como materia optativa para otras orientaciones (Zoología, Botánica o Paleontología) y hasta como curso de Postgrado—, resulta muy importante que los estudiantes aprovechen al máximo los cambios, aprendan y practiquen la forma de seleccionar las estrategias, metodologías, y herramientas de obtención y validación de datos -muchas veces provenientes de acervos muy numerosos y disímiles en calidad y cantidad- y de resultados, acorde a las hipótesis y objetivos planteados, es decir que los acerquen a los desafíos teóricos y empíricos que deberán afrontar como futuros profesionales responsables en la toma de decisiones.

Es así que, siguiendo las premisas planteadas, y desde la experiencia de los docentes (autores) en sus respectivos campos disciplinares, se desarrollaron los siguientes ejes temáticos fundamentales para abordar la ecología de poblaciones:

a.- Marco teórico (leyes y concepto de la ecología de poblaciones) (Cap. 1).

En este capítulo, se brinda un marco formal de la ecología de poblaciones dentro de las ciencias naturales. Además, se propone como concepto central y unificador, que revista un significado preciso e inequívoco. Desde esta óptica, la **población** sería la mejor y más lógica opción para el concepto central. Y, como se verá más abajo, la ecología de poblaciones presenta un paquete importante de leyes que le permiten erigirse en ciencia. Es así que, las leyes disciplinares ya descritas permiten definir marcos teóricos y empíricos con ajustes correspondientes a las ciencias duras (físicas y matemáticas).

b.- Procura de datos y fiabilidad (muestreo, distribución y abundancia de poblaciones) (Cap. 2).

Los objetivos son reconocer los diferentes factores que afectan al muestreo de poblaciones animales o vegetales y reunir los conocimientos y el criterio adecuado para planificar y diseñar un muestreo eficiente para la recolección de datos. Incluye: el muestreo preliminar, la elección de la unidad de muestra y la forma, el tamaño y número de unidades muestrales. Así también, la descripción de algunos de los métodos y tipos de muestreo. Luego, se hace referencia a la disposición o arreglo especial de una población en la naturaleza, en función de los factores que la definen, con la exposición de técnicas para su determinación, análisis e interpretación del patrón de estos arreglos y su importancia ecológica.

c.- Dinámica del cambio (crecimiento) en tamaño y biomasa (Cap. 3).

El estudio del crecimiento en tamaño y biomasa de los individuos desde que nacen hasta que mueren resulta ser una información importante para el conocimiento de la ecología de poblaciones. El crecimiento individual se expresa principalmente como la variación de una dimensión corporal de un organismo, como por ejemplo la longitud total o el peso, en función de la edad. Esta función corresponde a una curva de tipo asintótico donde existe un aceleramiento inicial, cuando el individuo está desarrollándose plenamente, para luego ir disminuyendo a medida que va alcanzando el tamaño máximo. Si bien estos estudios se han aplicado inicialmente a las pesquerías, para intentar obtener rendimientos óptimos de capturas o biomásas comerciales, resultó al mismo tiempo que era muy importante que las mismas fueran sostenibles en el tiempo.

d.- Dinámica del cambio (crecimiento) en numerosidad (Cap. 4).

Una preocupación permanente de la ecología es y ha sido conocer los procesos, fuerzas y factores que provocan los cambios cualitativos y cuantitativos -históricos, presentes y futuros- en la naturaleza. Como unidad evolutiva, la población ha sido objeto de una búsqueda de modelos -descriptivos, matemáticos y otros- que permitan evaluar su dinámica numérica o variabilidad del tamaño poblacional en tiempo y/o espacio. En este capítulo se presentan desde los primeros

modelos descriptivos a los de proyección más complejos, de amplia aplicación para el desarrollo de estrategias del control, monitoreo y manejo de poblaciones de interés aplicado a la conservación, control de entidades dañinas o sujetas a explotación, por ejemplo, agropecuaria.

e.- Ajustes en espacio y tiempo de las poblaciones al ambiente (Conceptos de Nicho) (cap. 5).

En este capítulo se aborda la emergencia, a principios del siglo XX, y evolución del concepto de *Nicho* o *Nicho ecológico* que, desde una disciplina descriptiva, se propone el análisis de los procesos ecológicos y desarrolla metodologías dirigidas a diagnosticar y proyectar la dinámica de las estrategias cuali-cuantitativas que presentan las diferentes unidades orgánicas como respuesta a las presiones ambientales y biológicas que sufren durante su ciclo de vida. La *teoría moderna del nicho*, cambia el enfoque del concepto de nicho, ya no considerándolo como el intervalo de condiciones ambientales que permiten sobrevivir a una especie, sino como la distribución de la utilización de recursos por las especies. Se destaca el importante salto cuali-cuantitativo realizado por el llamado *nicho Hutchinsoniano* y se describen sus limitaciones conceptuales. Por último, se presentan metodologías de la aplicación biogeográfica actual.

f.- Interacciones competitivas (Caps. 6).

En este capítulo se abordan las interacciones competitivas que ocurren tanto a nivel intraespecífico (es decir, entre individuos de la misma especie), como a nivel interespecífico (es decir, entre individuos de distintas especies). Estas interacciones tienen efectos negativos sobre las poblaciones, lo cual puede evidenciarse como crecimiento dependiente de la densidad en el caso de la competencia intraespecífica, y cambios en el tamaño de una población cuando éstos se producen en una especie competidora. Se analiza la competencia, como interacción recíprocamente negativa, por medio del modelo de Lotka y Volterra, y también se exponen diferentes metodologías experimentales utilizadas para el estudio de la competencia interespecífica. Finalmente, se ilustran los contenidos expuestos por medio de varios ejemplos aplicados.

g.- Interacciones depredación, parasitoidismo y depredación intragremio (Caps. 7).

En este capítulo se aborda la depredación, el parasitoidismo o interacción entre insectos parasitoides y sus hospedadores (otros artrópodos), y la depredación intragremio. Esta última puede considerarse como un caso de competencia por interferencia y caracteriza las redes alimentarias de agua dulce, marinas y terrestres. Se analiza la dinámica de las densidades poblacionales de los depredadores y sus presas, así como de los parasitoides y sus hospedadores, que constituyen un circuito de retroalimentación negativa cuya estabilidad depende de las propiedades de ambas poblaciones. Se presentan los modelos de Lotka-Volterra y de Nicholson-Bailey, en sus formas más simples y con modificaciones de algunas funciones que los componen, para comprender tanto la naturaleza cíclica que tiende a la inestabilidad de las interacciones depredador-presa y parasitoide-hospedador, así como los mecanismos que las estabilizan. Desde el punto de vista aplicado, estas tres interacciones entre poblaciones son muy comunes

en la naturaleza, tienen un rol importante en la estructuración de las comunidades, y son relevantes en programas de conservación de especies amenazadas y de control biológico de plagas agrícolas. Se presenta como caso de estudio, una investigación del Grupo de Ecología de Plagas y Control Biológico del CEPAVE (CEPAVE-UNLP) al que pertenecen las autoras del capítulo.

h.- Herramientas generales de cuali-cuantificación de las poblaciones (modelos) (Cap. 8).

Se ha considerado muy importante incluir en este libro, un repaso general de la evolución conceptual, teórica, empírica y de aplicación de esta, en muchos casos, potente herramienta de análisis de los procesos ecológicos poblacionales. Aquí se plantean algunos de ellos y se ofrecen ejemplos de aplicación para que le facilite al estudiante la elección del modelo más apropiado a sus fines.

i.- Conservación de la Biodiversidad y ecología de poblaciones (Cap. 9).

La ecología de poblaciones ha desarrollado herramientas teóricas y empíricas que facilitan no sólo la investigación de las poblaciones, sino que también permiten establecer estrategias de manejo de manera más eficiente. Además, un plan de manejo que afecta positiva o negativamente una población-blanco debe contemplar un abordaje multidisciplinario de personas e instituciones (llamados comúnmente "actores clave"). En este capítulo -además de discutir estos aspectos particulares- presentamos casos de manejo poblacional en Argentina, tanto para uso sustentable y control como para conservación.

Por último, debemos señalar, que en cada capítulo se incluyen particularmente las conclusiones más relevantes alcanzadas.

Presentación

Juan Alberto Schnack

En la ciencia de la ecología, la población, como conjunto de individuos interfértiles, constituye su nivel básico de organización y, como tal, exhibe una serie de atributos emergentes inherentes al grupo en sí y no a cada una de sus partes integrantes, los individuos. Es, a partir de este nivel, que el científico aborda las interacciones ecológicas.

Las variaciones numéricas espaciales y temporales, sus causas y la predicción de tendencias futuras de una población constituyen el objetivo de la dinámica de poblaciones.

El ecólogo poblacional recurre a observaciones de campo y/o laboratorio, a muestreos rigurosos y a la adopción de métodos analíticos para describir los diferentes rasgos poblacionales. Éstos pueden referirse al crecimiento poblacional, a la densidad de individuos por unidad de espacio, a la disposición espacial, a las tasas de fecundidad y fertilidad, de supervivencia y mortalidad, a la estructura de edades, a la expectativa de vida y de descendencia futura por edad, y a la competencia intra e interespecífica entre otras características del más biológico de los niveles ecológicos, habida cuenta de que una población es, una “comunidad” reproductiva.

La estimación de los parámetros precedentemente aludidos, y muchos otros que sería excesivo mencionar, no sólo habilitan al investigador para ponderar los rasgos fundamentales de una determinada población sino, además, le proporcionan la información necesaria para adoptar los medios idóneos para su manejo, sea éste dirigido a su conservación o, por el contrario, a su control como, por ejemplo, en los casos de plagas de especies vegetales de importancia agrícola o de vectores de enfermedades de interés médico y veterinario.

La exigua disponibilidad de obras de conjunto que, en idioma español, abordan aspectos conceptuales y metodológicos que completan el tratamiento pormenorizado de la Ecología de Poblaciones, se suple ampliamente con esta obra, realizada bajo la coordinación de Alejandra Rumi y Alberto Rodrigues Capítulo. Lo han concretado a poco tiempo de expirar sendas responsabilidades como profesores de la cátedra de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP, cátedra ésta, cuya denominación coincide con el epígrafe que encabeza este libro. Tanto ellos, como los autores seleccionados para nutrir diferentes capítulos brindan con este sustantivo aporte, una oportunidad promisoría para sus potenciales lectores; ellos podrán acceder a temas novedosos, escasamente tratados en textos de ecología, así como a las principales leyes, herramientas y aplicaciones de esta subdisciplina de la Biología de Poblaciones. En esta última, como es sabido, se subsumen la ecología y la genética.

Cabe destacar, finalmente, que este legado de la cátedra de Ecología de Poblaciones se complementa con la inclusión al final de cada capítulo de bibliografía específica actualizada cuya

consulta y su confrontación con la expansión del contenido del libro, se aspira que estimule el intercambio de ideas y el debate, ejercicios necesarios para enriquecer la crítica sana y la formulación de propuestas superadoras.

CAPÍTULO 1

Ecología de Poblaciones, concepto y leyes

Alejandra Rumi

De todos los niveles de organización biológica,
la población es, por definición, la unidad evolutiva

—Juan A. Schnack (2003)

Este primer capítulo, y en respuesta a una inquietud de los estudiantes, brinda un marco formal de la ecología de poblaciones dentro de las ciencias naturales. Teniendo como centro de atención la ecología de poblaciones, se presentan en forma general los principales planteos de patrones o modelos, sustentados en leyes y en la teoría ecológica, que permitan explicar los eventos naturales.

Si bien, la Ecología pugna por alcanzar cómodamente la categoría de *ciencia*, existen opiniones contradictorias. Algunos autores consideran que no ha alcanzado los niveles de precisión de las ciencias duras, por ejemplo, la física. Otros sostienen que al exhibir leyes, principios y teorías que permiten generar predicciones, la ecología reúne los requisitos para ser considerada *ciencia*. Si bien, la concepción de cómo vemos la naturaleza es diferente del modo como la ve la física, Ginzburg (1986) plantea que la ecología se parece a la física, ya que describe situaciones idealizadas, posee excepciones, y no requiere explicaciones o predicciones (Colyvan y Ginzburg, 2003; Ginzburg y Colyvan 2004).

Berryman (2003), sostiene que la ecología de poblaciones presenta un buen grupo de principios bien definidos y suficientes para definir, clasificar y explicar los patrones de comportamiento y dinámica poblacional.

Dada la importancia que presentan estas leyes, que incluyen los principios y alometrías, es que se presenta en este libro una síntesis del exhaustivo trabajo realizado por Haemig (2011), basado en Ginzburg (2003) entre otros autores, que organizó un paquete bastante completo sobre las nueve leyes que se reconocen en la actualidad para la ecología de poblaciones, distinguiendo entre principios (Cuadro 1.1) y alometrías (Cuadro 1.2). Una de las varias formas de definir el concepto de Ley en ciencia es “una regularidad que se aplica a todos los miembros de una amplia clase de fenómenos” (Parker, 1989). Aquí se verán dos tipos de leyes: *Principio*: “ley científica que es muy general o fundamental, y de la cual se derivan otras leyes” (Parker, 1989). *Alometría*: “es una función de potencia que relaciona diferentes cosas entre sí”. Por ejemplo, la Ley de Damuth (1981) explica cómo se relaciona la densidad poblacional con el tamaño (masa)

del cuerpo: a mayor tamaño corporal las densidades poblacionales promedio son más bajas. Descendiendo en una relación de potencia alrededor de $\frac{3}{4}$ de la masa corporal.

Buscando el concepto central unificador para ecología

Siguiendo a Berryman (2003), la ecología necesita un concepto central unificador, que revista un significado preciso e inequívoco sobre el cual construir una disciplina coherente y práctica. Desde esta óptica, la **población** sería la mejor y más lógica opción para el concepto central. Y como viéramos más arriba la ecología de poblaciones presenta un paquete importante de leyes que le permiten erigirse en ciencia.

Veamos, la biología moderna y como ejemplo sus estudios centrales de biodiversidad, se basan en el concepto biológico de *especie*. Este concepto ayudó a ordenar y comprender el vasto panorama de la vida. La taxonomía, sistemática, evolución y ecología están vinculadas por esta idea unificadora. Sin embargo, la ecología necesita un concepto adicional: la *población*, ya que el ecólogo no solo necesita saber más que la presencia de una *especie* en el paisaje sino también cuan abundantes son las *especies* en sus entornos locales y cómo su abundancia cambia en espacio y tiempo, variaciones éstas sólo observables en el contexto poblacional, donde se suplen dos requisitos: la sincronía y la simpatria entre sus individuos. No es así en el concepto multidimensional o biológico de especies, en cuyo panorama las poblaciones de una misma especie pueden estar geográficamente aisladas o si se alude a un mismo hábitat, sus poblaciones no coexisten en el tiempo.

¿Por qué la población y no los individuos como concepto unificador?

Algunos ecólogos sostienen que los paisajes ecológicos están formados por *individuos*, que realizan sus actividades vitales empleando diferentes dimensiones y calidades de espacio y tiempo. Ahora bien, como concepto es lógico enfocarnos en el *individuo*, pero es muy poco práctico. Si la unidad de trabajo fuera cada *individuo* de un paisaje, cada uno con su propio carácter, comportamiento, movimiento, interacciones, etc., sería una “*misión imposible*” hasta ahora, incluso para los potentes ordenadores actuales. Del mismo modo, este nivel nos obligaría a medir el estado y la ubicación de cada organismo del paisaje, otra tarea imposible. En consecuencia, el nivel *individuo* carece de sentido práctico. Sin embargo, existen casos que pueden brindar importante información ecológica (experimentación, conservación *ex situ*, aislamientos, etc.).

Paralelamente, es importante también tener en cuenta que la explosión de los estudios genéticos direccionados a la naturaleza, aún está en “*pañales*” considerando el grado de maduración y desarrollo de las otras disciplinas empleadas para estudios ecológicos. Entre ellos, los más modernos estudios de la biodiversidad, local o global y de paisaje, comenzaron utilizando la

unidad de *especie*. Sin embargo, al realizar sus muestreos de individuos y caracterizarlos genéticamente, necesariamente se tuvo que recalar para ordenar y clasificar la variabilidad de los individuos en el nivel *población*. De esta manera, se pudieron construir o reconstruir, por ejemplo, relaciones filogeográficas en tiempo y espacio, mediante la cuali-cuantificación de los acervos genéticos de las muestras de individuos de cada población.

Sobre la teoría ecológica poblacional

Antes de avanzar, sería bueno señalar qué se entiende por *ley de la naturaleza*: “es una secuencia de eventos que ha sido observada que ocurre con una invariable uniformidad bajo el mismo conjunto de condiciones. “*La teoría*” se entiende como “*una formulación aparentemente de relaciones o principios subyacentes de cierto fenómeno conservado, lo cual ha sido verificado en algún grado*”. Las teorías y leyes están a menudo compuestas o derivadas de uno o más *principios*. En otras palabras, los principios definen los componentes fundamentales o ingredientes de un cuerpo más grande de conocimiento, como el de la *Teoría*.

Volviendo a las leyes ecológicas, la primera o Ley de Malthus (Ver cuadro 1.1): que expresa el crecimiento en progresión geométrica se aplica a otros sistemas, como el de la degradación de la radioactividad. En tal sentido, debería ser considerada aún una ley ecológica. Desde este enfoque, podríamos catalogarla como una ley matemática general y también conformaría una ley biológica. El principio de Malthus, ha sido el primero de la dinámica de poblaciones. En este sentido, puede proponerse una analogía con la Ley de Newton (ley de inercia de la física) ya que postula que todo cuerpo inanimado se mueve con un movimiento uniforme en un trayecto en línea recta, a menos que actúe sobre él una fuerza externa. Entonces, por similitud podríamos pensar al crecimiento geométrico como una “ley de inercia ecológica”.

Algunos autores como Berrymann (2003), intentan conciliar la discusión sobre si las leyes que sustentan la teoría ecológica son suficientemente robustas como lo son para las ciencias duras como la física y la química. En este intento, cualquier población natural que pretendamos poner como ejemplo, es muy difícil que ajuste óptimamente a todas las leyes ecológicas propuestas. Del mismo modo cada uno de los individuos que forman esa población no han dejado de ajustarse a las leyes duras de física y química. O sea, que en realidad actúan, leyes ecológicas y duras, sincrónica y simpátricamente en la población sujeto, imprimiendo modificaciones al comportamiento ideal esperado.

Tabla 1.1

Síntesis de las Leyes de la Ecología de Poblaciones: Principios

PRINCIPIOS

Ley de Malthus: Etimología: En honor a Thomas R. Malthus (1766-1834) quién describe esta ley en 1798. Sinónimos: Ley Exponencial de Crecimiento Poblacional. Según esta ley cuando las tasas de natalidad o mortalidad son constantes, una población crecerá (o decaerá) a una proporción exponencial.

Ley de Allee: Etimología: Nombrada así por Berryman (2003) en honor a Warder C. Allee (1885-1955) quien fue el primero en describir este principio (Allee, 1932). Sinónimos: Efecto Allee; Principio Allee. Según la Ley de Allee, existe una relación positiva entre la aptitud individual y los números o la densidad de los conoespecífico. A medida que aumenta densidad poblacional, también crece la sobrevivencia y la reproducción.

Ley de Verhulst: Etimología: Nombrada así por Berryman (2003) en honor a Pierre-François Verhulst (1804-1849) quien fue el primero en describir esta ley (Verhulst, 1838). Sinónimos: Competencia Intra-Específica; Auto-Limitación Poblacional, Auto-Limitación. La ley de Verhulst establece que en algún momento la tasa de crecimiento *per capita* de una población está limitada directa e inmediatamente por su propia densidad, a través del proceso de competencia intra-específica.

Ley de Lotka-Volterra: Etimología: Llamada así en honor a Alfred James Lotka (1880-1949) y a Vito Volterra (1860-1940) quienes describieron en forma independiente una primera versión de esta ley (Lotka, 1925; Volterra, 1926). Sinónimos: Ley de Hutchinson (Berryman, 2003); Ley de Las Oscilaciones Consumidor-Recurso (Turchin, 2001). Los organismos interactúan con otras especies y con el medio ambiente físico de diversas maneras. Estas interacciones incluyen algunas veces “retroalimentaciones negativas”. Es probable que se observe una dinámica oscilatoria (cíclica).

Ley de Liebig: Etimología: Nombrada en honor a Baron Justus von Liebig (1803-1873) que formuló la primera versión de la ley (Liebig, 1840) Sinónimos: Ley de los Mínimos de Liebig; Ley de los Mínimos; Ley del Dominio de la *Retroalimentación*. La ley de Liebig enfatiza la importancia de los *factores limitantes* en la ecología. "Un factor se define como limitante cuando un cambio en el factor produce un cambio en la densidad promedio o en la densidad equilibrio (Krebs, 2001)".

Nota. Tabla 1.1 y 1.2 resumen la recopilación de Haemig (2011).

Tabla 1.2

a.-Alometrías. b.- Propuesta como candidata a ley alométrica para ecología de poblaciones

a.- ALOMETRÍAS

Ley de Fenchel: Etimología: Llamada así en honor a Tom Fenchel quien fue el primero en describir esta ley (Fenchel, 1974). Sinónimos: Alometría de Fenchel (Ginzburg y Colyvan,2004). La ley de Fenchel explica cómo se relaciona el crecimiento poblacional exponencial con el tamaño (masa) corporal. Esta ley establece que las especies de mayor tamaño corporal poseen menores tasas de crecimiento poblacional. Para ser más exactos, afirma que la tasa máxima de reproducción disminuye con el tamaño corporal en una potencia de aproximadamente $1/4$ de la masa corporal (Fenchel, 1974).

Ley de Calder: Etimología: En honor a William Alexander Calder III (1934-2002) quien describió primero esta ley (Calder, 1983). Sinónimos: Alometría de Calder (Ginzburg y Colyvan, 2004). Esta ley alométrica propone que las especies con mayor tamaño corporal usualmente poseen ciclos poblacionales más largos. Para ser más exactos, la ley de Calder afirma que la duración del ciclo poblacional aumenta con el incremento del tamaño del cuerpo en una potencia de aproximadamente $1/4$ de la masa corporal (Calder, 1983).

Ley de Damuth: Etimología: En honor a John Damuth quien propuso primero esta ley (Damuth, 1981). Sinónimos: Alometría de Damuth (Ginzburg y Colyvan,2004). La ley de Damuth explica cómo se relaciona la densidad poblacional con el tamaño (masa) del cuerpo. Esta ley propone que las especies con mayor tamaño corporal usualmente poseen densidades poblacionales promedio más bajas. Para ser más exactos, afirma que la densidad promedio de una población desciende con el tamaño del cuerpo en una potencia de aproximadamente $3/4$ de la masa corporal (Damuth, 1981).

Ley del Tiempo de Generación: Etimología: John T. Bonner llevó a cabo exhaustivas investigaciones que ayudaron a establecer esta ley (Bonner, 1965). Sin embargo, existen muchas versiones que afirman que esta ley era conocida antes de Bonner (Ginzburg y Colyvan, 2004). Por lo tanto, se la nombra tentativamente como la Ley del Tiempo de Generación, hasta que se determine el autor. Sinónimos: Alometría del Tiempo de Generación (Ginzburg y Colyvan, 2004). Esta ley explica cómo se relaciona el tiempo de generación (período necesario para que un joven crezca y madure hasta llegar a la edad reproductiva) aumenta con el tamaño del cuerpo en una potencia de aproximadamente $1/4$ de la masa corporal -al momento de la reproducción (Bonner,1965).

b.- Ley de Ginzburg (Candidata a Ley): Etimología: en honor a Lev Ginzburg, primero en proponerla (Ginzburg y Taneyhill, 1994). Sinónimos: Efecto Maternal (Ginzburg y Colyvan, 2004). La ley afirma que la transferencia de cualidades de madre a hija (efecto maternal) influye en el crecimiento poblacional que a su vez, depende en todo momento no sólo del medio ambiente actual, sino también del medio ambiente de la generación anterior (Ginzburg y Colyvan, 2004).

Referencias

- Allee W (1932) *Animal aggregations: a study in general sociology*. University of Chicago Press, USA.
- Berryman A (2003) On principles, laws and theory in population ecology. *Oikos* 103, 695-701.
- Bonner J (1965) *Size and Cycle*. Princeton University Press, USA.
- Colyvan M y Ginzburg L (2003) Laws of nature and laws of ecology *Oikos*,10: 649-653.
- Damuth J (1981) Population density and body size in mammals. *Nature* 290: 699-700.
- Ginzburg L (1986) The theory of population dynamics: 1. Back to first principles. *Journal of Theoretical Biology* 122: 385-399.
- Ginzburg L y Colyvan M. (2004). *Ecological Orbits: how planets move and populations grow*. Oxford University Press, New York.
- Ginzburg, L y Taneyhill D (1994). Population cycles of forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis. – *Journal Animal Ecology*, 63: 79–92.
- Haemig P (2011) Leyes de la Ecología Poblacional. *ECOLOGÍA.INFO* 23.
- Krebs C (2001) *Ecology*. Benjamin Cummings, San Francisco.
- Liebig J (1840) *Chemistry and its application to agriculture and physiology*. Taylor and Walton, London.
- Lotka A (1925) *Elements of Physical Biology*. Williams & Wilkens, Baltimore, USA.
- Malthus T (1798) *An Essay on the Principle of Population*. J Johnson, London.
- Parker S (1989) *McGraw-Hill Dictionary of Scientific and Technical Terms*. 4th Edition. McGraw-Hill, New York.
- Turchin P (2001) Does population ecology have general laws? *Oikos* 94: 17-26.
- Verhulst P-F (1838) Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corr. Math. Phys.* 10:113-121.
- Volterra V. (1926) Variazioni e fluttuazioni del numeri d'individui in specie animali conviventi. *Mem. R. Accad. Naz. dei Lincei Ser. VI* 2.

CAPÍTULO 2

Muestreo, disposición espacial y abundancia

Fernando Spaccesi

Relevamiento de datos: el muestreo

Tengo mis resultados hace tiempo,
pero no sé cómo llegar a ellos

—Carl Gauss

Introducción

Uno de los propósitos esenciales del ecólogo de poblaciones es analizar un fenómeno natural desde la perspectiva estadística, como por ejemplo la disposición espacial, el crecimiento numérico, el comportamiento de una especie, etc. Para esto necesita saber el número de individuos (animales o vegetales) que existen en una determinada área de estudio. Muchas veces se hace difícil llevar a cabo un censo; es decir, una enumeración completa de todos los individuos que componen una población, debido a que el tamaño poblacional suele ser muy grande. Además, existen limitaciones de tiempo, de dinero, de falta de personal capacitado o de inaccesibilidad al hábitat. La alternativa a esta problemática consiste en tomar una muestra o subconjunto finito representativa de esa población disponible o accesible para obtener resultados; es decir, tener una enumeración incompleta que nos ayude a estimar parámetros e inferir el verdadero tamaño poblacional, y poder así llegar a conclusiones. La toma de la muestra requiere de ciertas técnicas de muestreo que se aplican a una extensa gama de problemas en función de los objetivos, las características de la especie y del ambiente, la región o área de interés y el periodo de tiempo. Es por eso por lo que se debe hacer un buen diseño o plan de muestreo que incluya determinar la unidad de muestreo, el tamaño y forma de la muestra, el tipo de muestreo y el método para coleccionar los datos; considerando la disposición espacial y sin perder de vista el problema de la escala. Todo esto ha desarrollado una **Teoría del Muestreo** que veremos a continuación (Alperin, 2013).

La población y la muestra

Una **población biológica** en ecología puede definirse como un conjunto de individuos de la misma especie que habita una misma área. Esta puede estar formada por un número finito de elementos o por un gran número de individuos (infinitos) que hace que la descripción exacta de sus propiedades sea un propósito prácticamente inaccesible. Para iniciar un estudio biológico se deben tener claro no solo el propósito de la investigación, sino también definir la **población blanco u objetivo**, que es aquella sobre la que se realizarán las inferencias o extrapolaciones con base a los datos que se obtienen en el muestreo. A la población blanco también se la llama población estadística y es la totalidad de valores, cualidades o aproximaciones de estadísticos que son motivo del estudio. Por ejemplo, medidas como la media (\bar{x}) y la varianza (S^2), proveniente del tamaño de una muestra (n), son los estimadores a los parámetros de la distribución de la población total (N). La **muestra biológica** es la parte representativa de la población obtenida por un procedimiento que permita que cualquier individuo tenga la misma probabilidad de ser elegido (equiprobabilidad) dentro de unos márgenes de error calculables y aceptables (Figura 2.1).

Figura 2.1

Una muestra será o no representativa si fue seleccionada al azar. La población accesible es el conjunto de sujetos que pertenecen a la población blanco disponibles para la investigación



Una muestra representativa que reúna aproximadamente las características de ese universo de estudio dará exactitud analítica, precisión y confiabilidad a los resultados. Dicha muestra parte de un conjunto de supuestos y condiciones iniciales que veremos más adelante. No solo depende de la técnica de muestreo sino de la conservación de esta. La muestra es también un conjunto de unidades muestrales (réplicas). Un error frecuente es el de confundir ambos términos, denominando muestra a lo que en realidad es una simple unidad de muestreo. La **unidad muestral** es la

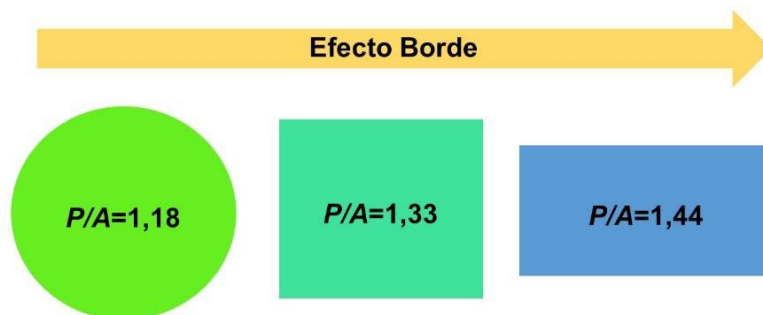
unidad seleccionada cuidadosamente de la población para la aplicación de la técnica de investigación. Puede ser un elemento poblacional único o un conjunto de elementos; mientras que los valores medidos de la observación serán nuestros datos biológicos (Otzen y Manterola, 2017).

Forma de la unidad muestral

Teniendo en cuenta que la proporción de la población dentro de cada unidad muestral debería ser constante y todos los individuos tener la misma probabilidad de entrar en la muestra; la **forma de la unidad muestral** tendría que ser de dimensiones iguales. Las figuras circulares, hexagonales, cuadradas y rectangulares –en ese orden–, reducen significativamente el **efecto de borde** o relación perímetro/superficie-volumen (P/A), que podría estar perjudicando la toma del dato. El efecto borde es consecuencia de errores en la estimación que se cometen al tener que decidir si un individuo está dentro o fuera de la unidad de muestreo. En la práctica es un problema frecuente, sobre todo en terrenos irregulares, de gradientes o ecotonos (Figura 2.2).

Figura 2.2

Diferentes formas de unidades de muestreo y su relación con el efecto borde. Las tres unidades tienen la misma superficie, pero distinta relación perímetro/área (P/A)



Con unidades circulares se pueden obtener datos con medidas de dispersión respecto a su promedio menores que con unidades cuadradas. Sin embargo, esto se relaciona con el patrón espacial de las especies y con la forma de los manchones. Por otro lado, es difícil obtener unidades circulares a menos que se trate de unidades muestrales preformadas, pequeñas y transportables. Con rectángulos largos y delgados o cuadrados muy pequeños el error de borde es considerable. Las unidades rectangulares tienen la ventaja que es más fácil de evaluar las variables, incluso es posible tomar las medidas desde afuera de la unidad, lo cual es importante cuando hay que mantener las condiciones intactas dentro de la unidad para efectuar mediciones posteriores (Matteucci y Colma, 1982).

Tamaño o número de las unidades muestrales

El **tamaño de la muestra** o tamaño muestral es el **número de unidades muestrales** o elementos que constituyen la muestra. Debe definirse partiendo de los recursos disponibles y de los requerimientos que tenga el análisis de la investigación. Dado el gran costo del muestreo (especialmente en tiempo y personal), la elección del tamaño muestral tiene que llegar a ser un compromiso entre la calidad de la información obtenida y la distribución del esfuerzo invertido. Un número reducido de unidades de muestreo supone un incremento notable del error en las estimas, por lo que en general será necesario considerar un mínimo en función del error que estemos dispuestos a asumir. Por tanto, tiene que ser lo suficientemente grande y representativa para garantizar la calidad de la estimación de la característica poblacional que se desea conocer. El número de unidades de muestreo que formarán la muestra debe estar determinado por la variación existente entre las unidades de muestreo. Naturalmente, estos aspectos están estrechamente vinculados con el conocimiento que se tenga de la población muestreada, especialmente con la homogeneidad o heterogeneidad de la población. Cuanto mayor es la variabilidad o heterogeneidad de la población, mayor debe ser el tamaño de la muestra y más precisa será la estimación de la variable considerada (Elliott, 1983). Es totalmente imposible determinar el número de muestras necesarias para un estudio, sin hacer antes un muestreo exploratorio o preliminar, que veremos más adelante. Pero un mismo método de muestreo dará resultados muy distintos según la población tenga un arreglo o disposición espacial al azar, agregada o regular. Esto obliga a decidir cuidadosamente el método de muestreo y la escala de muestreo; es decir, el tamaño relativo de cada unidad muestral.

Existen métodos para determinar el tamaño de la muestra o número de unidades muestrales, por ejemplo:

A) Índice de precisión (D): donde el tamaño y la precisión están íntimamente ligados. La precisión es cuánto se aproximan las estimaciones al valor esperado, siendo alta cuanto más cercanos son entre sí estas estimaciones. Esto también tiene que ver con la exactitud de los datos y cuánto se aproximan al valor real; es decir, el valor será alto cuanto más se acerque las estimaciones. El nivel de precisión (*D*) es el margen de error requerido o sesgo; es decir, el error estándar (*E*) alrededor de la media (\bar{x}) de la población:

$$D = \frac{E}{\bar{x}}$$

El error estándar se calcula como:

$$E = \frac{S}{\sqrt{n}}$$

Donde *S* es la desviación estándar de la estimación, y *n* es el número de unidades muestrales en que se basó dicha estimación. Para una desviación estándar (*S*) dada, el error estándar (*E*) es una función lentamente decreciente del número de muestras (*n*). Los valores de *D* que suelen

emplearse en ecología oscilan entre 0,1 y 0,4. A primera vista puede parecer excesivo admitir un error del 40% en una estima, pero nótese que una ligera disminución del valor de D en la ecuación anterior tiene como consecuencia un incremento muy notable del valor de n . Por lo general, la estimación es del 5% al 15% en investigación y del 20% a 25% en toma de decisiones. Entonces, el valor de D se calcula como:

$$D = \frac{S/\sqrt{n}}{\bar{x}} = \frac{\sqrt{S^2/n}}{\bar{x}}$$

Donde S^2 es la varianza. Si despejamos n se obtiene:

$$D * \bar{x} = \sqrt{S^2/n}$$

$$n * (D * \bar{x})^2 = S^2$$

$$n = \frac{S^2}{D^2 * \bar{x}^2}$$

Si tenemos los estadísticos y aceptemos o prefijamos para un error estándar (E) determinado; por ejemplo, en un 10% alrededor de la media o $D = 0,1$; el número de unidades muestrales (n) que buscamos obtener estará dado por la siguiente relación:

$$n = \frac{1}{0,1^2} * \frac{S^2}{\bar{x}^2} = 100 * \left(\frac{S^2}{\bar{x}^2}\right)$$

La fórmula anteriormente expuesta supone que la población cuya densidad deseamos estimar tiene: **1) disposición al azar**, condición poco frecuente o muy rara vez es cumplida bajo condiciones naturales. En esta disposición, la ocurrencia de un individuo no afecta la presencia de otro y existe una probabilidad uniforme (igual) de que un individuo ocupe cualquier lugar en el espacio. La distancia entre muestras sucesivas no es importante. Puede usarse cualquier tamaño de unidad muestral sin que se altere la exactitud de la estimación. Es arbitrario e indistinto, se elige sólo por conveniencia práctica. Si los individuos a contar son pequeños o muy abundantes es preferible utilizar unidades pequeñas. Si los individuos son grandes o muy espaciados las unidades grandes resultan más adecuadas. Si se toma una muestra de esta población seleccionando pequeñas parcelas o cuadrados –no demasiado pequeñas por errores de borde–, la razón varianza/media permanecerá inalterada o igual a 1 cualquiera que sea el tamaño de la unidad muestral. La **relación varianza/media** (S^2/\bar{x}), es un método analítico que veremos con detalles más adelante y que nos proporciona una idea de la disposición de los individuos en el espacio o por unidad de muestreo, teniendo en cuenta el valor de la media, la desviación estándar de las muestras y el margen de error siempre presente (Martella et al., 2012). Una muestra muy pequeña hará disminuir significativamente la varianza pues permitirá variaciones entre 0 y unos pocos individuos por unidad de muestreo. Las ventajas de las muestras pequeñas son: a) puede ser colectado un número mayor de unidades de muestreo con el mismo esfuerzo por unidad de

tiempo, b) al aumentar el número de muestras pequeñas también aumentan los grados de libertad en comparación con pocas grandes, y por lo tanto el error estadístico se reduce; y c) dado que pequeñas unidades muestrales cubren un amplio rango de un hábitat que pocas muestras grandes, el tomar las primeras es más representativo.

Ahora, si la **2) disposición espacial es agregada o contagiosa** —el arreglo más frecuente de encontrar en la naturaleza— el tamaño de cada unidad de muestra es semejante al área media de los agregados de individuos y la razón varianza/media será mayor a 1 con una amplia varianza ($S^2 > \bar{x}$). Es decir, existirán unidades de muestreo con el máximo de individuos y otras prácticamente sin ellos (Sutherland, 1996). Cuando una población tiene una disposición espacial agregada, la relación entre el número de unidades muestrales, el área de cada una de dichas unidades, la varianza y la media está dada por:

$$n = \frac{1}{\frac{\bar{x} + 1/k}{D^2}}$$

donde k es:

$$k = \frac{\bar{x}^2}{S^2 - \bar{x}}$$

Siendo S^2 la varianza, \bar{x} la media de la población, D el error estándar sobre la media y k un parámetro de dispersión de la distribución binomial negativa para la disposición espacial agregada. Cuanto menor es k , mayor es el grado de agrupamiento de los individuos y viceversa. Después de estimados estos parámetros se puede decidir cómo distribuir mejor un esfuerzo: si en un mayor número de unidades muestrales de menor área o, contrariamente, en un menor número de unidades muestrales de mayor área cada una para una varianza especificada. Cuando la dispersión es contagiosa, en general, conviene que las unidades de muestreo sean pequeñas ya que son más eficientes que las grandes (Rabinovich, 1980).

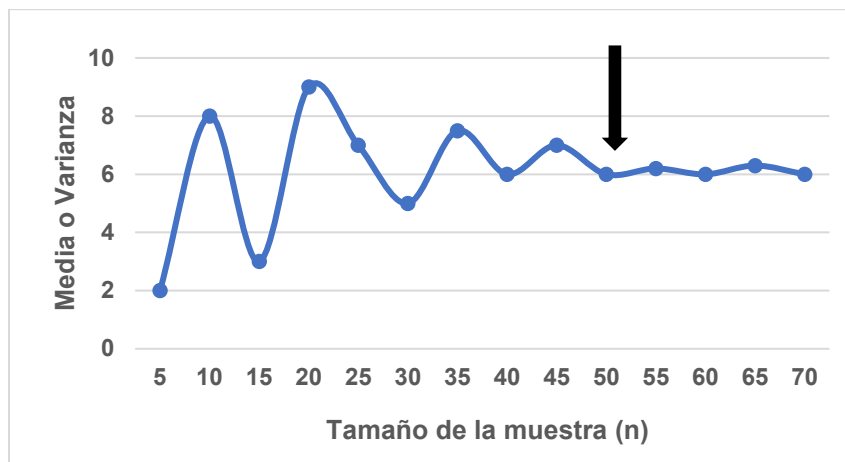
Si la **3) disposición espacial es regular o uniforme** la densidad en general es alta. La unidad de muestra puede reducirse bastante. Una unidad de muestreo excesivamente grande puede llegar a tomar un número casi constante de agregados por lo que el promedio de los individuos tendrá una muy baja dispersión. Este patrón da una relación varianza/media menor a 1; ya que al estar distribuidos regularmente la varianza será mucho menor ($S^2 < \bar{x}$). Dado que es casi imposible determinar *a priori* la escala de estos arreglos y cómo se repiten muchas veces a escalas mayores, se eligen arbitrariamente el tamaño de cada unidad de muestra (Elliot, 1983).

B) Método de la media acumulada: es un método gráfico, sencillo, que consiste en representar el valor de la media (o de la varianza) en función del número de unidades de muestreo. Inicialmente son pocas unidades muestrales y los valores de la media (o de la varianza) fluctúan u oscilan de forma acentuada y ampliamente. A medida que aumenta el número de unidades muestrales (n), la media baja el promedio de individuos por muestra, tendiendo a estabilizarse.

El tamaño óptimo se corresponde con el valor de n para el cual la media (o la varianza) dejan de fluctuar más allá de unos límites previamente establecidos; es decir, se “ameseta”. Se puede elegir entonces como tamaño de la muestra, el número mínimo de unidades muestrales al cual el valor de la media ha minimizado la amplitud de oscilación. Sin embargo, esta decisión es subjetiva y da sólo una indicación aproximada del tamaño de muestra adecuado (Matteucci y Colma, 1982). Un inconveniente de este método es que para su aplicación hay que tomar más unidades de muestreo de las necesarias, y por tanto sólo es útil para comprobar *a posteriori* que el tamaño muestral no es insuficiente. Las categorías más comunes requieren menor número de unidades muestrales que las categorías más raras (Figura 2.3).

Figura 2.3

Método gráfico para estimar el tamaño óptimo de la muestra. La flecha indica donde se estabiliza para tomar una decisión



El muestreo

El **muestreo** es el método que consiste en un conjunto de reglas, procedimientos y criterios mediante los cuales se selecciona una proporción o componente de una población en estudio, de tal manera que sea representativa con respecto a las propiedades que deseamos analizar dentro de los límites medibles de error (Martella et al., 2012; Alperin, 2013). El muestreo tiene por objetivo estudiar las relaciones existentes entre la distribución de una variable “y” en una población “z”. Para ello es fundamental definir los criterios de inclusión (características demográficas, temporales, geográficas, etc. de los sujetos que componen la población de estudio) y de exclusión (características de los sujetos que pueden interferir con la calidad de los datos o la interpretación de los resultados). Hay muchas maneras de tipificar los muestreos para estudios de poblaciones, pero podemos visualizar las siguientes como los tipos principales de **factores que afectan** nuestra decisión sobre **el diseño de muestreo**: 1) el tipo de medida a realizar y la disposición espacial de los organismos, 2) la selección de

la unidad de muestreo, la forma y tamaño de la muestra, y 3) la selección del tipo de muestreo *sensu stricto*; es decir, dónde y cómo situar las unidades de muestreo. Estos aspectos son completamente interdependientes. Pero; además, hay otros factores para tener en cuenta que afectan al muestreo, por ejemplo: a) Efecto de la variación temporal: la disposición temporal afecta a los resultados debido a que cada especie tiene su propio ritmo de actividad diurna o nocturna, comportamiento y desplazamiento en el caso de animales, y b) Efectos metodológicos, instrumentales y personales: una vez establecido un diseño muestral en la selección de las unidades de muestreo y qué tipo de muestreador utilizar; al llevarlo a la práctica son manejados, manipulados o leídos por personas que a su vez en la colecta y conteo de los individuos representa una operación que suele afectar la eficiencia del muestreo. Rara vez dos personas medirán lo mismo en un mismo lugar o área, debido a que existe un efecto de la variabilidad del observador o subjetividad. Asimismo, la técnica de recolección o de captura de la muestra biológica tendrá su efecto en los resultados si difieren los aparatos. Por otro lado, la misma variabilidad en la respuesta en animales a un tipo de trampa tendrá también un efecto diferente a ser capturado. Como todos los métodos darán resultados diferentes, hay que hacer una homogeneización en la metodología. Sea cual fuere el procedimiento se debería poder replicar el diseño por cualquier otro investigador que deseara realizar la experiencia. Lo mismo ocurre en la variabilidad analítica producidas en los laboratorios y el error introducido durante la preparación o procesamiento de la muestra (Rabinovich, 1980).

Un concepto para tener en cuenta, y que no debe confundirse con el muestreo, es el de **monitoreo**. Este consiste en la recopilación y análisis de mediciones repetidas para evaluar cambios en la población hacia cumplimientos de un objetivo de manejo; por ejemplo, en control de plagas o conservación de especies, causadas también por anomalías en el ambiente. Está diseñado y tiene sentido si hay una estrategia de gestión.

El muestreo preliminar

En todo muestreo hay que realizar una serie de etapas o pasos para poder adoptar decisiones referentes a la selección de alternativas posibles. Antes de iniciar un trabajo de investigación se debería hacer un **muestreo exploratorio** o preliminar, salvo si existen estudios previos o conocimientos obtenidos de experiencias anteriores. Esto tiene como objetivo poner a prueba las herramientas requeridas para el muestreo propiamente dicho. Calcular el tamaño de la muestra, determinar cuántas unidades muestrales son necesarias, dónde y cómo disponerlas, estimar del tiempo de muestreo y los costos en dinero; es decir, permite armar un protocolo definitivo de muestreo (Alperin, 2013).

Diseño de muestreo

La selección del tipo de muestreo propiamente dicho es el diseño o **plan de muestreo** en cual se va a llevar a la práctica el contaje de los individuos. Debe formularse en las etapas iniciales del trabajo, debido al rol fundamental que ocupa. Una vez puesto en marcha o llevado a la práctica, el plan pasa a ser un programa de muestreo. Todo programa de muestreo es un proceso que se repite (iterativo), y que se estabiliza con la práctica (asintótico). Cualquier investigación fracasa si no se tiene un buen plan de muestreo. Un muestreo inadecuado no se reemplaza con ningún procedimiento experimental o estadístico. El cuidado que se tenga en la planificación del muestreo trae aparejadas el ahorro de dos insumos básicos, ya mencionados, para los trabajos de investigación profesional: tiempo y dinero. Un muestreo bien planeado evita que se tome información redundante y se olvide relevar información vital cuando se muestrean las unidades (Rabinovich, 1980). Los criterios para tener en cuenta para un muestreo planificado correctamente contemplan:

1) Establecer explícitamente el **objetivo del estudio**, incluyendo la formulación de las **hipótesis** de investigación y lo que se espera que indiquen los datos a verificar. Esto permite la elección del método de muestreo.

2) **Delimitar** perfectamente en **espacio y tiempo** la población objetivo que se va a muestrear, en función de la variación ambiental (vegetación, topografía, clima, etc.) y la accesibilidad a la zona de estudio.

3) Definir, describir y listar los elementos de la población (**marco muestral**).

4) Especificar los **datos a recolectar** y qué observaciones y/o medidas se van a realizar.

5) Evaluar las fuentes de **variabilidad** que presentan los **datos**, ya sea a través de experiencias anteriores o por algún marco teórico. Característica de la especie, si la población es homogénea o heterogénea, ciclos de vida, comportamientos, si es estable o sus cambios son fácilmente medibles, etc.

6) Convenir la cantidad o peso de material que se va a recolectar en cada punto de muestreo; es decir, fijar el modo de recolectar datos, el método de medida y volumen de material. Establecer el **método de muestreo** (equiprobable), lugar y frecuencia de toma de muestra. Acordar también instrumentos de medición (cinta métrica, calibre, multiparamétricos, etc.) y muestreadores (redes, dragas, trampas, etc.).

7) Estipular la **precisión y exactitud** requeridas en el estudio.

Luego, los datos deben ser convertibles a una unidad de área o volumen estándar. Si desaseamos conocer la densidad de la especie y se la midió en cm^2 o mm^3 es conveniente llevarla, por regla de tres a m^2 o a L, dependiendo de la especie y el medio.

Métodos y tipos de muestreo

Elegir el **método de muestro** apropiado es fundamental para emplear correctamente los métodos estadísticos e inferir los parámetros poblacionales a partir de una muestra, así como para estimar valores medios y la variabilidad. Establecer el método adecuado se basa en conocer la ecología de la población a estudiar y los patrones de comportamiento relevantes de la especie, las características ambientales, la accesibilidad al lugar de muestreo, la dificultad para tomar una muestra, el costo del equipamiento, el tiempo y dinero disponibles. El método de muestreo depende de la heterogeneidad espacial y temporal con que se presenta la población de una especie dada. Es fundamental conocer la finalidad del muestreo; ya que, por ejemplo, cuando lo que interesa saber son estimaciones del tamaño de la población en un lugar dado, pero en diferentes momentos del tiempo (como cuando se desea construir una tabla de vida), un tipo de muestreo apropiado puede resultar eficiente para estos fines, pero completamente inapropiado para un estudio de la disposición espacial (tamaño de la población en un momento dado, pero en diferentes lugares del espacio). En el primer caso interesa minimizar la varianza, es decir, nos interesa una buena precisión; en el segundo caso no nos interesa minimizar la varianza, ya que ella es en sí misma una propiedad que deseamos estimar (Rabinovich, 1980). Los métodos para seleccionar una muestra representativa son numerosos, según el número de muestras tomadas de una población se clasifican en:

A) Muestreo simple: se toma únicamente una muestra de la población. El tamaño debe ser lo suficientemente grande para extraer una conclusión. El problema es que tomar una muestra grande muchas veces cuesta demasiado dinero y demanda mucho tiempo.

B) Muestreo doble: se realiza cuando el resultado del estudio de la primera muestra no es concluyente. Entonces se saca una segunda muestra de la misma población. Las dos muestras se combinan para analizar los resultados. La ventaja del muestreo doble es que permite comenzar con una muestra relativamente pequeña para ahorrar costos y tiempo. Si la primera muestra arroja un resultado definitivo, no hace falta tomar la segunda muestra.

C) Muestreo múltiple: es semejante al procedimiento del muestreo doble, excepto que el número de muestras sucesivas requerido para llegar a una decisión es más de dos muestras.

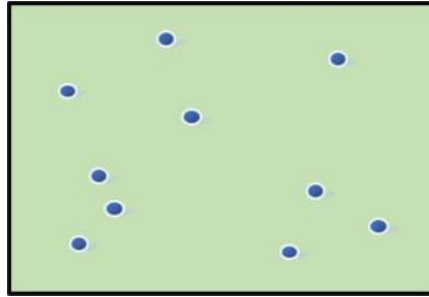
En referencia a la **forma de situar las unidades de muestreo** en el área de estudio; es decir, la manera de colocarlas físicamente en un lugar determinado, podremos distinguir *a priori* dos grandes categorías en cuanto a los procedimientos (Rabinovich, 1980; Otzen y Manterola, 2017):

A) Muestreos probabilísticos: también llamados aleatorios o estadísticos. La selección de los elementos que conforman la muestra debe efectuarse de manera tal que cada elemento de la población tenga igual oportunidad de ser elegido (Teoría de Probabilidades) y la obtención de estas es objetiva. Es el método más recomendable si se está haciendo una investigación cuantitativa. Los muestreos aleatorios permiten realizar inferencias dado que se puede medir el error muestral como probabilidad bajo la curva normal. Los tipos más comunes de muestreo aleatorio son:

1) Muestreo aleatorio simple: las muestras están distribuidas al azar en el espacio o en el tiempo. La selección se realiza de modo que todas las muestras posibles de tamaño n tengan la misma probabilidad de ser elegidas y que cada elemento de la población N tenga una oportunidad igual de ser incluido en la muestra. Es el método ideal para cualquier análisis estadístico posterior de los datos. La condición para aplicarlo es que la población sea homogénea respecto a la variable de interés. Es un método sencillo de comprender, aunque en la práctica en el campo puede ser complicada. Presunta de algunos inconvenientes en zonas heterogéneas, ya que el error de muestreo puede ser considerable. Algunas porciones de la zona pueden resultar subrepresentadas y varias unidades de muestreo pueden caer en sitios inaccesibles o muy deteriorados. Por ello, este modelo ha sido descartado para el estudio de zonas extensas, pues superficies relativamente grandes se quedan sin muestrear o bien las muestras aparentan estar agrupadas. Es un método adecuado, entonces, para superficies pequeñas y cuando se desea obtener información global acerca de las variables consideradas. Con esta técnica no se pueden detectar variaciones dentro de la zona de estudio, puesto que todos los datos se promedian. Una vez realizado el muestreo básico es posible agregar cualquier número de unidades muestrales siempre que esto se haga al azar; es decir, el modelo es abierto. Los muestreos aleatorios simples se pueden realizar en superficies superponiendo una cuadrícula o grilla cuadrada o rectangular. Se puede empezar en elegir un punto al azar en el campo a partir del cual se camina una distancia cuya longitud se ha escogido al azar y en una dirección también escogida al azar; en el punto de destino se toman los datos y a partir de allí se repite el procedimiento. Cada unidad de muestreo se puede identificar con un número utilizando una tabla de números aleatorios, función *random* de calculadoras o programas en computadora. Queda descalificada por completo la técnica de ubicar unidades muestrales arrojándolas con los ojos cerrados o por encima del hombro, ya que se ha comprobado que la muestra así obtenida no es aleatoria. Este modelo permite obtener el valor promedio de las variables consideradas y estimar la precisión de este promedio (desviación estándar de la muestra). Como hemos visto la estimación de la precisión es deseable para el estudio de una población e imprescindible para comparar objetivamente dos poblaciones, ya que la diferencia entre las medias de dos poblaciones puede ser considerable y, sin embargo, no ser significativa debido al gran error de muestreo (Matteucci y Colma, 1982). El muestreo aleatorio simple (Figura 2.4) puede ser: **I) Con reposición:** cuando una unidad seleccionada en una extracción se devuelve a la población y puede participar en las siguientes extracciones, pudiéndose sacar dicha unidad dos veces o más. La composición de la población siempre es la misma y el elemento puede ser seleccionado nuevamente. Al no modificarse la composición de la población el elemento puede ser elegido en cada extracción con la misma probabilidad, y **II) Sin reposición:** una vez extraída una unidad, no se la vuelve a tomar en cuenta para las siguientes extracciones. La población se modifica después de cada remoción y las probabilidades de elegir cada elemento no permanecen constantes. Este es un muestreo al azar no restringido que se puede utilizar siempre y cuando los datos no estén estratificados.

Figura 2.4

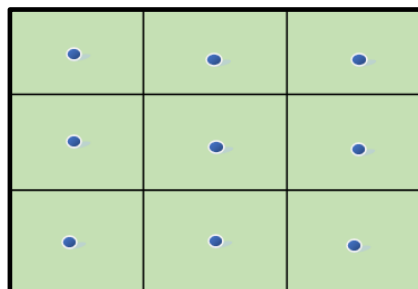
Muestro aleatorio simple



2) Muestreo sistemático: la distancia entre los puntos de muestreo es uniforme en el espacio y/o tiempo. Si la zona a estudiar es muy extensa, el primer punto se ubica al azar, y a partir de allí se camina un número uniforme de pasos para efectuar cada medición en los ángulos de un retículo imaginario o red cuadrículada. Las muestras o unidades muestrales se ubican en un patrón regular en toda la zona de estudio. Permite detectar variaciones espaciales en la población, pero no se puede obtener una estimación exacta de la precisión de la media de la variable considerada. Al comparar dos poblaciones tampoco se puede evaluar la significación de las diferencias entre las medias de ambas. A veces, el grado de variación en algunas porciones de la zona muestreadas sistemáticamente es mayor que en otras y habría que muestrearlas con mayor intensidad. Este modelo es preferido no sólo porque permite detectar variaciones, sino también por su aplicación más sencilla en el campo; y está menos expuesto a los errores de selección de los puntos de muestreo. Generalmente, proporciona muy buenos resultados, según el patrón espacial de los individuos da una mejor estimación que el muestreo aleatorio, es menos costoso y requiere de menos tiempo que otros métodos. Este muestreo es muy utilizado en poblaciones vegetales con el objetivo del trabajo que requiere un porcentaje areal y un tamaño de la población grande. Cuando la población está ordenada, asegura cobertura de unidades de todos los tipos, pero cuando la población tiene un comportamiento cíclico puede ser poco representativa o sesgada (Figura 2.5).

Figura 2.5

Muestro sistemático



Los transectos son variantes del muestreo sistemático. Las unidades de muestreo se colocan a menudo muy próximas unas de otras, lo que ocasiona generalmente la falta de independencia

en los datos obtenidos. En vez de utilizar un retículo para la disposición de las muestras se emplea una línea. En este caso la unidad muestral adopta la forma de una línea sobre la cual se miden longitudes de intercepción con el material a muestrear. Cuando se utiliza este tipo de unidad, se colocan muchas repeticiones paralelas partiendo de puntos ubicados al azar sobre un transecto base. Es decir, se ubican sistemática o preferencialmente unidades muestrales a distancias o intervalos regulares a lo largo del transecto, perpendiculares a la estructura y se mide la variable deseada en cada una de dichas unidades regulares. Es necesario tomar muchos transectos para obtener estimaciones de desviaciones estándar. La precisión es mayor si se miden muchos transectos cortos que si se miden pocos largos, pero la unidad debe ser lo suficientemente larga para incluir las fases del patrón de las especies. El transecto como unidad muestral es un caso particular de unidad sin límites, que evita los problemas de selección de la forma y el tamaño, pero no de la unidad bidimensional. El modelo de muestreo es cerrado; es decir, una vez planificado no es posible agregar un número cualquiera de unidades muestrales. Si es necesario incrementar el número de unidades ello debe hacerse en razón exponencial (Matteucci y Colma, 1982). El transecto tiene gran utilidad cuando se quiere estudiar la influencia de gradientes ambientales (la altitud o la orientación) en regiones amplias, reflejado en una variación notable de la vegetación. Como unidad muestral, se utiliza para medir algunas variables como la cobertura, área basal o diámetro de la copa; o en cuerpos lineales como playa de arenas en intermareales para muestreos de invertebrados.

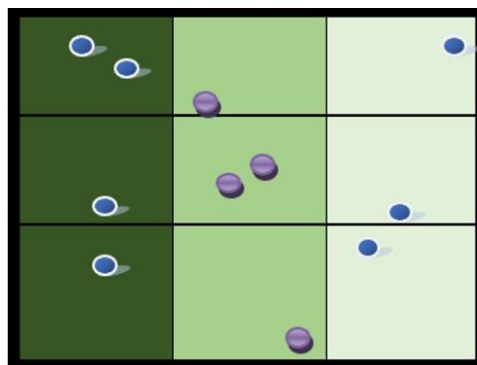
A veces en los muestreos biológicos se combinan métodos aleatorios y sistemáticos. Son muestreos “parcialmente al azar”. Inicialmente se seleccionan grandes parcelas de forma sistemática y, dentro de cada una de ellas, se eligen al azar las unidades de muestreo en una segunda fase.

3) Muestreo estratificado: se usa cuando se realiza una investigación en una población que naturalmente está dividida en estratos o capas de diferentes tamaños, clases o grupos (subpoblaciones) conforme a algún criterio; por ejemplo, de vegetación (especies dominantes o fisonomía), litológico (unidades de rocas estratificadas) o topográfico (horizontes y cambios de color de suelo). Estratificar una población consiste en dividirla, “antes” de la extracción de la muestra, en subconjuntos homogéneos –respecto de caracteres determinados *a priori*–, llamados estratos o subpoblación. Los estratos deberán ser lo más homogéneos posibles en el interior y heterogéneos entre sí respecto de la característica en estudio. Además, no se superponen o traslapan; es decir, que exista en cada uno la menor variabilidad posible y de que haya grandes diferencias de unos a otros estratos. Como los estratos son más homogéneos que la población como un todo y resulta importante que en la muestra haya representación de todos y cada uno de los estratos, se debe utilizar una estrategia de muestreo que garantice la inclusión de elementos de cada estrato. Dentro de cada estrato el muestreo será aleatorio simple o sistemático. Al tener una población dividida en partes y aplicarle a cada parte o estrato la selección por muestreo aleatorio simple, se obtiene un muestreo aleatorio estratificado. El tamaño muestral en cada estrato también puede variar y ser proporcional o no al tamaño del estrato. La selección de la muestra se efectúa de manera independiente en el interior de cada estrato. Esto conlleva a que

la varianza en cada estrato sea pequeña y se reduce posibles desbalances. Un ejemplo es el muestreo de una población estratificada por edades. Como parte de este se toma una submuestra a partir de cada estrato mediante un procedimiento aleatorio simple, de modo que para obtener la muestra general se combinan las submuestras de todos los estratos. Es decir, que las unidades en la muestra se asignan entre los estratos y en proporción con el número de unidades en cada estrato de la población. A una muestra seleccionada de esta forma se le denomina muestra estratificada proporcional. Otras veces la razón de muestreo; es decir, la razón del tamaño de la población correspondiente al tamaño de la muestra, en cada estrato está inversamente relacionada con la homogeneidad de las unidades del estrato. Mientras más homogéneo sea el estrato, menor será su proporción incluida en la muestra. A una muestra obtenida de esta forma se le denomina muestra estratificada desproporcionada. Cuando las unidades en un estrato son más homogéneas, resulta necesaria una submuestra más pequeña para asegurar la representatividad. En consecuencia, el costo de muestreo se reduce. Con el muestreo aleatorio estratificado disminuye la posibilidad de que existan zonas sin muestras o zonas con alta concentración de muestras. Es pertinente mencionar que en el muestreo espacial los individuos que pertenecen a un estrato tienen como elemento común un espacio delimitado, por lo cual no son necesarios los valores homogéneos de otras variables (Figura 2.6).

Figura 2.6

Muestreo estratificado

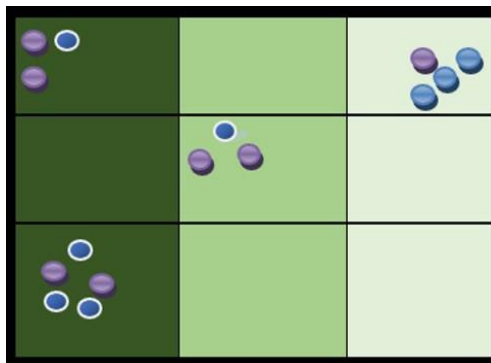


La información contenida en una fotografía aérea o fotointerpretación se utiliza para estratificar una zona de estudio. Permite subdividirla en unidades homogéneas en cuanto a relieve, topografía y estructura de la vegetación. El muestreo estratificado en zonas extensas heterogéneas, en el que en cada estrato se ubica una unidad muestral no aleatoria equivaldría a un muestreo preferencial por un hábitat especializado. Cuando se recurre a la estratificación antes de un muestreo aleatorio, se incrementa la precisión de las estimaciones con respecto al muestreo aleatorio de la zona sin estratificar. Además, es posible adecuar el tamaño de la muestra a la superficie ocupada por cada estrato. Si las superficies son muy distintas, un muestreo aleatorio sin estratificación produce sobremuestreo de los estratos pequeños y submuestreo de estratos más grandes (Rabinovich, 1980; Matteucci y Colma, 1982)

4) Muestreo de conglomerados: se utiliza en poblaciones que naturalmente están agrupadas en conjuntos, bloques, áreas o zonas y divididas en subpoblaciones llamadas conglomerados, racimos o clúster. Los conglomerados son grupos de elementos que existen naturalmente y no los define el investigador. Cada conglomerado presenta la misma variabilidad de la población y son muy parecidos entre sí. El concepto de conglomerado es opuesto al de estrato dado que los estratos son homogéneos al interior y diferentes entre sí. Debido a la heterogeneidad interna, la totalidad de los elementos del conglomerado representan fielmente a la población, de modo que conviene incluirlos a todos en la muestra. Como todos los conglomerados son equivalentes, la selección de los conglomerados que integran la muestra se realiza al azar o con un método sistemático. Se selecciona una muestra no de sujetos, sino de grupos de individuos. Sin embargo, los elementos individuales dentro de cada conglomerado tienden a ser iguales y, si bien no se muestrean todos los conglomerados, la variación entre los elementos obtenidos de los seleccionados es frecuentemente mayor que la que se obtiene muestreando la población entera mediante muestreo aleatorio simple. Una muestra de conglomerados usualmente produce un mayor error muestral y es menos precisa en las estimaciones que una muestra aleatoria simple del mismo tamaño, pero es menos costosa y más rápida de muestrear. El muestreo por conglomerados es adecuado si la población objetivo es grande, tiene gran extensión areal, si las unidades de estudio están geográficamente dispersas, y la variabilidad local y regional son aproximadamente iguales. La desventaja del método es que el error estándar es mayor que en otros tipos de muestreo y su cálculo es complejo. Las diferencias entre los conglomerados son generalmente pequeñas y las unidades dentro de cada uno son, normalmente, más heterogéneas (Figura 2.7).

Figura 2.7

Muestreo por conglomerados

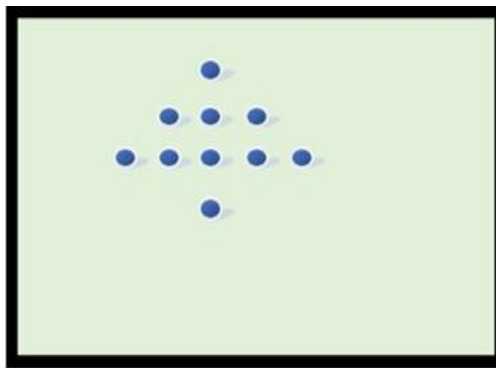


B) Muestreos no probabilísticos: son los que se usan en forma empírica, intervienen opiniones y criterios personales o simplemente razones de comodidad al momento de elegir los elementos que conforman la muestra. Los elementos se seleccionan también por conveniencia. Son menos laboriosos, más económicos y de fácil realización, pero son poco válidos y confiables o reproducibles; debido a que la muestra no es representativa y las unidades que componen la población no tienen la misma posibilidad de ser seleccionada. La información obtenida sólo

puede referirse a la muestra y no sirve para hacer inferencias sobre la población porque no se puede utilizar la teoría de probabilidad para medir el error de muestreo. Es decir, sólo sirven para describir la muestra y no dan certeza de que cada sujeto de estudio represente a la población blanco. A veces, la economía y la factibilidad del muestreo limita la obtención de una muestra bajo criterios aleatorios y se busca la representatividad de la población tomando en cuenta estas restricciones (Figura 2.8). Por estos motivos, los muestreos no probabilísticos se comentarán, pero no se centrará en profundidad.

Figura 2.8

Muestreo no probabilístico



1) Muestreos de juicio, opinión, intencional o deliberado: los elementos de la muestra son seleccionados mediante juicio personal, según los objetivos del investigador. Las ventajas de este muestreo son comodidad y bajo costo. Se utiliza en escenarios en los que la población es muy variable y consiguientemente la muestra es muy pequeña.

2) Muestreos por cuotas: requieren conocer la población y/o los individuos más representativos o adecuados para la investigación. El investigador selecciona la muestra determinando o fijando la cantidad o "cuotas" que consisten en un número de individuos que reúnen unas determinadas condiciones o variables a estudiar. Por ejemplo, 20 individuos de 25 a 30 años, raza "x", de sexo macho y que habita en tal espacio. Una vez determinada la cuota se eligen los primeros que se encuentren que cumplan esas características.

3) Muestreo casual incidental o por conveniencia: se seleccionan directa e intencionalmente a los individuos de la población que formarán la muestra porque el investigador cree que son convenientes para su estudio, o porque se tiene fácil acceso y proximidad a esta. Los individuos de la muestra se obtienen sin ningún plan, son elegidos producto de circunstancias casuales. Permite seleccionar aquellos casos accesibles que acepten ser incluidos. Se usa en estudios exploratorios y en pruebas piloto.

4) Muestreo accidental, por comodidad o consecutivo: los individuos de la muestra se obtienen sin ningún plan, son elegidos producto de circunstancias casuales, de tal modo que quienes realizan el estudio eligen un lugar, a partir del cual reclutan los sujetos a estudio de la población que accidentalmente se encuentren a su disposición. Se fundamenta en reclutar casos hasta que se completa el número de sujetos necesario para completar el tamaño de muestra deseado. Es

similar al muestreo por conveniencia, excepto que intenta incluir a todos los sujetos accesibles como parte de la muestra.

5) Muestreo bola de nieve: la premisa es que los elementos se relacionen entre sí. Se localizan algunos individuos de la población, los que cumplan con los criterios de admisión, y estos conducen a otros que llevan a otros y así hasta tener una muestra de tamaño suficiente. Se usa en estudio de poblaciones "marginales", enfermedades raras, etc.

La submuestra

Un aspecto pertinente al estudio del muestreo es **el submuestreo** o la submuestra. El submuestreo hace referencia a la toma de "muestras dentro de muestras", situación que tiene lugar cuando estas últimas son abundantes o el gasto de energía en procesar las unidades muestrales son considerables y excesivo cuando el tiempo apremia al momento de obtener resultados preliminares. Un ejemplo típico de tal situación ocurre en unidades muestrales con volúmenes de agua o sedimentos de arroyos o ríos, tomados para evaluar el plancton o el bento invertebrados, respectivamente. En estos casos, en el laboratorio se divide la muestra de agua (volumen en litro) en partes pequeñas al tomar alícuotas representativas (en ml); mientras que el sedimento se fracciona (por ejemplo, con el método de Folsom) en partes prácticamente iguales (50:50). Se observa esa alícuota o fracción y después, por regla de tres simple, se lo lleva al volumen o superficie total de muestreador (en cm²). La implementación de este proceso puede realizarse verificando la representatividad del submuestreo de igual forma como se hace con las muestras. Luego, se pueden promediar el total de las muestras con sus desvíos estándares.

La pseudomuestra o pseudoréplica

Hasta aquí hemos abordado cuestiones generales relacionadas con los procedimientos de obtención de datos en la investigación ecológica observacionales y descriptivas. Pero existen estudios ecológicos experimentales de campo y sobre todo de laboratorio que requieren de un diseño de experimentos, con sus respectivas técnicas de muestreo. Se lo conoce como **experimentos manipulativos** donde se pueden cambiar las condiciones que influyen en un fenómeno o sistema bajo estudio. De modo que es posible observar el efecto del cambio de un factor ambiental investigado sobre la **unidad experimental**, que es la división más pequeña de material experimental que recibe o sobre los que se aplica el tratamiento (Krebs, 1999). Un requerimiento importante de la experimentación es que entre los tipos de tratamientos de un experimento debe figurar uno de control, que sirva de comparación para el análisis de los efectos. Generalmente, el grupo control consiste en un no-tratamiento.

El concepto de unidad experimental está íntimamente ligado al de replicación. En estos casos se requieren réplicas independientes y varios tratamientos de control para aislar la razón por la

cual ocurre algo en un experimento, a partir de la comparación de dos tratamientos que difieren por un factor. Los tratamientos experimentales necesitan ser replicados apropiadamente; no es posible tener sólo una réplica por tratamiento. Replicar consiste en disponer al menos de dos unidades experimentales por cada tipo de tratamiento. Precisamente uno de los principales problemas de la realización de estudios experimentales en ecología y en las ciencias ambientales reside en la incorrecta consideración de lo que constituye una unidad experimental, circunstancia que se conoce como **pseudoreplicación**. La pseudoreplicación genera problemas de independencia de los datos, requisito necesario para la aplicación de numerosas pruebas estadísticas, e invalida por tanto las conclusiones extraídas del experimento (Hulbert, 1984). La pseudoreplicación consiste en considerar como unidades experimentales lo que no son más que submuestras tomadas dentro de cada unidad experimental. Se produce frecuentemente en los casos en los que sólo existe una réplica por tratamiento. Las distintas observaciones realizadas dentro de cada unidad experimental no son independientes o se repiten a lo largo del tiempo en las mismas unidades experimentales.

La disposición espacial

Mi vida parecía ser una serie de sucesos y accidentes.
 Sin embargo, cuando miro hacia atrás, veo un patrón

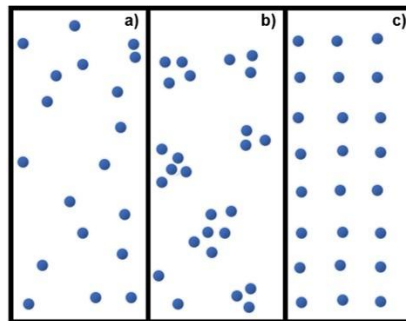
—Benoît Mandelbrot

Introducción

La disposición o arreglo espacial es una de las propiedades emergentes a nivel poblacional. El estudio de las causas y formas de distribución de las poblaciones en el espacio es propio de dos ramas complementarias de la biología: la ecología y la biogeografía. Si bien tiene alcances distintos, nos limitaremos al aspecto ecológico que va de pocos centímetros a hasta varios kilómetros. Son muchos los factores que influyen en el arreglo espacial de los individuos como la escala a la cual se las estime, la estructura del hábitat; es decir, el ambiente homogéneo o heterogéneo, y las interacciones: positivas, negativas o neutras entre organismos. Puede variar también temporalmente y hasta tener diferentes arreglos en distintas etapas del desarrollo de los individuos (ciclo de vida), como el caso de muchos insectos holometábolo; es decir, con crecimiento morfológicamente diferenciado en larva, pupa y adulto. Una vez conocidas las principales causas de la disposición de los individuos, se está en condiciones de describir cuantitativamente la distribución espacial correspondiente a algunos modelos (Begon et al. 2006). En la naturaleza existe tres tipos de patrones en el arreglo espacial: azar, agregada y regular, con sus respectivos supuestos (Figura 2.9).

Figura 2.9

Disposición espacial: a) azar, b) agregada, c) regular



A) Disposición espacial al azar o aleatoria: todos los puntos del espacio tienen la misma probabilidad de ser ocupados por un individuo de la población. La presencia de un individuo en un punto dado no afecta la ubicación de otro individuo de la población; es decir, las interacciones son neutras. Es común en ambientes que varían muy poco o son homogéneos. Los individuos se distribuyen en una curva normal con muy poca dispersión de los datos; es decir, muy pocas muestras con mucha cantidad de individuos. Es una disposición que rara vez se encuentra en la naturaleza, pero ocurre; por ejemplo, en algunas plantas en los campos o en puestas de huevos de algunos insectos sobre cultivos.

B) Disposición agregada, agrupada o contagiosa: al encontrar un individuo aumenta la probabilidad de encontrar otro en la cercanía. Se va a encontrar una gran dispersión de la varianza; es decir, un número relativamente grande de unidades de muestras con pocos individuos y un número relativamente grande con muchos individuos. Si el ambiente es heterogéneo o hay un gradiente puede haber interacciones neutras y positivas. Si el ambiente es homogéneo debería haber interacciones positivas. Dentro de las interacciones positivas se pueden formar grupos para hibernar o estivar, consumir alimentos, con fines reproductivos, grupos sociales, para protección de depredadores, etc. Es la disposición más común en la naturaleza; por ejemplo, los cardúmenes de peces o los conglomerados de mejillones.

C) Disposición regular o uniforme: la dispersión de los individuos es aún más escasa que al azar y las muestras tienen aproximadamente el mismo número de individuos. El ambiente puede ser homogéneo, pero las interacciones son negativas entre los individuos, como por ejemplo la competencia. No es muy común encontrar este patrón en la naturaleza, pero existen ejemplos en colonias de pingüinos que cuidan de sus huevos marcando territorio o en plantas aromáticas que presentan el fenómeno de alelopatías (Begon et al. 2006).

Métodos para estimar la disposición espacial

Existen varios métodos para determinar el patrón de disposición espacial, pero obligan a tener cuidado en su estimación porque no sólo cambia entre especies, sino que la misma puede variar según las circunstancias. Algunos de los más usados son los siguientes:

A) Relación varianza/media: en la sección de “Relevamientos de datos: el muestreo”, hemos visto cómo el patrón de disposición espacial de una especie puede determinarse a partir de un método sencillo de la relación varianza/media (Elliot, 1983). Este método también se lo conoce como **coeficiente de dispersión (I_D)**. Está calculado en base a los datos de densidad en un muestreo preliminar. De este modo, es posible determinar el tipo de disposición espacial que presenta una población en determinado momento y/o que poseen distintas poblaciones de esta o de diferente especie. La ecuación I_D es igual a:

$$I_D = \frac{S^2}{\bar{x}}$$

Donde S^2 es la varianza y \bar{x} la media de los individuos.

$$\text{Si } I_D \begin{cases} = 1; \text{ la disposición es al azar } (S^2 = \bar{x}) \\ > 1; \text{ la disposición es agregada } (S^2 > \bar{x}) \\ < 1; \text{ la disposición es regular } (S^2 < \bar{x}) \end{cases}$$

El valor I_D es una aproximación al tipo de disposición, pero no tiene un sustento estadístico; es decir, tenemos que ser más precisos y testear si es significativo o no el valor, y cuánto de la distribución se aparta de 1 o de una disposición al azar. Para poner a prueba esta hipótesis nula, siendo las alternativas la disposición regular y agregada, se tiene en cuenta que la índice varianza/media, multiplicado por $n-1$ tiene una distribución semejante a la de Chi cuadrado (χ^2), (Krebs, 1999):

$$\chi^2 = I_D * (n - 1) = \frac{s^2 * (n - 1)}{\bar{x}} = \frac{\sum(x - \bar{x})^2 * (n - 1)}{\bar{x} * (n - 1)} = \frac{\sum(x - \bar{x})^2}{\bar{x}}$$

Para muestras pequeñas ($n < 30$), en Tabla de Chi cuadrado (χ^2):

Si el valor de χ^2 es $<$ que el valor tabulado para $P=0,975$ la disposición es regular.

Si el valor de χ^2 es $>$ que el valor tabulado para $P=0,025$ la disposición es contagiosa.

Si el valor de χ^2 cae en medio de estas dos, la disposición es al azar.

Para muestras grandes ($n > 30$), la distribución de Chi cuadrado (χ^2) se aproxima a una curva normal (pruebas de 2 colas), al 0,05 nivel de confianza (5% ó 95% de confianza) y estimamos el desvío de la distribución normal (d):

Si d para una distribución normal es $> 1,96$ (media más dos desvíos estándar), la disposición es contagiosa.

$$d = \sqrt{2 * \chi^2} - \sqrt{2 * (n - 1)}$$

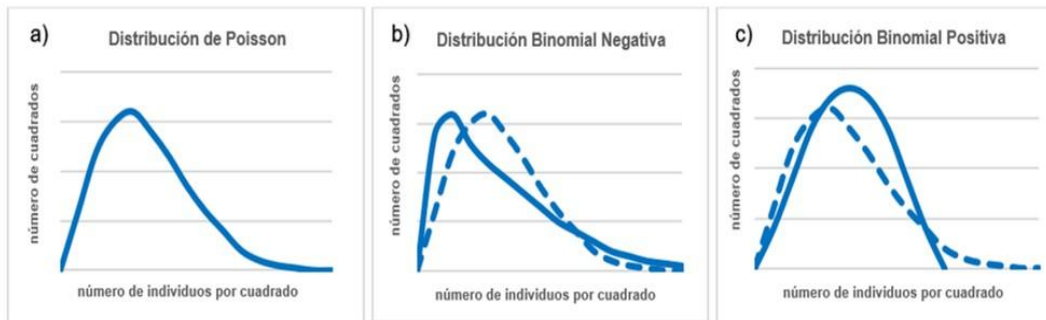
Si d es $< -1,96$ es regular.

Si d cae entre estos valores, es al azar.

Asimismo, la **disposición espacial** puede ser descripta en **términos matemáticos** a través de ajustes a alguna de las distribuciones de probabilidades de variables discretas de la familia binomial, que nos dice el porcentaje en que es probable obtener un resultado entre dos posibles, al realizar un número n de pruebas (Figura 2.10). Luego, tendremos las frecuencias observadas y las estimadas. Se calcula la probabilidad de las frecuencias teóricas de las clases con x individuos por muestra, y estas probabilidades se multiplican por el total de muestras para obtener las frecuencias calculadas por el modelo. Las frecuencias calculadas se comparan con las observadas mediante la prueba de Chi cuadrado (χ^2) de bondad de ajuste para 0,05 ó 0,01 de precisión. Finalmente, veremos si se rechaza o no el modelo planteado. Para explorar cada modelo matemático y ecuaciones consultar a Krebs (1999).

Figura 2.10

Distribución estadística. Disposición espacial: a) azar, b) agregada, c) regular

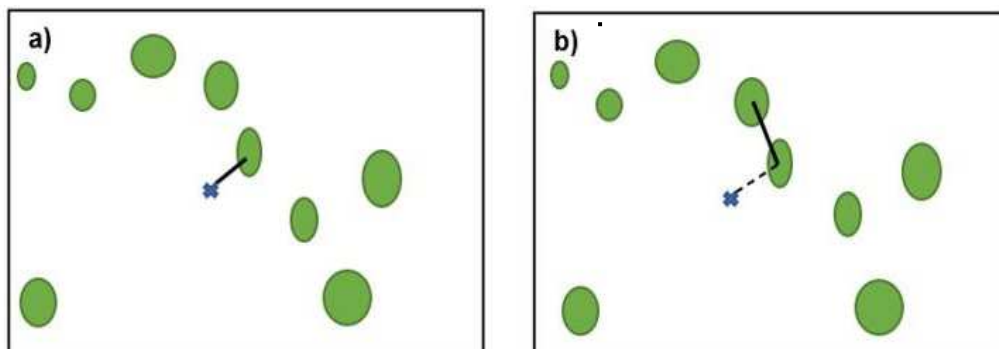


B) Medidas de distancia: son índices utilizados para estimar la disposición espacial como así también las densidades de organismos sésiles en poblaciones vegetales (Matteucci y Colma, 1982). Están basados en relacionar, por ejemplo: a) la distancia entre un punto situado al azar y el individuo más cercano, y b) la distancia entre un individuo elegido al azar y su vecino más próximo (Figura 2.11).

Figura 2.11

a) punto-individuo, y b) individuo-vecino

Individuos ●; punto ubicado al azar ✕; distancia —



Según la prueba de Hopkins y Skellam (1954), si la disposición espacial es aleatoria, la distribución de las distancias entre puntos e individuo es idéntica a la distribución de las distancias entre individuos. Con este fundamento definen el siguiente índice H que es igual a la razón entre la sumatoria de las distancias al punto situado al azar sobre el terreno y el árbol más cercano al cuadrado (x_i^2); y la sumatoria de las distancias de un árbol seleccionado al azar y su vecino más próximo al cuadrado (r_i^2), respectivamente.

$$H = \frac{\sum x_i^2}{\sum r_i^2}$$

La selección aleatoria del punto para la medición de la distancia y la selección del árbol deben ser independiente entre sí. Este índice es a menudo llamado índice F de Hopkins, ya que siguen distribuciones F (Tabla de Fisher-Snedecor) para $2n$ (grados de libertad) en numerador y denominador.

Si H toma valores menores al tabulado para $F_{0,025}$ ó $H < 1$; la disposición es regular.

Si H es mayor que el valor de $F_{0,975}$ ó $H > 1$ la disposición es agregada.

Si H cae entre ambos valores, la disposición es al azar (hipótesis nula de un patrón de disposición).

C) Métodos de regresión: son métodos que permiten estimar la disposición espacial de una población a lo largo del tiempo o en sus distintos estados de desarrollo a partir de información de varios muestreos de la población (Southwood y Henderson 2000). Para cada muestreo se obtiene una media (\bar{x}) y una varianza (S^2), de modo que se hace una regresión y se observa cómo varía la varianza en función de la media, por ejemplo:

1) Método o Ley de potencia de Taylor: para la disposición espacial, Taylor (1961) propone un tipo de relación matemática entre dos magnitudes: la varianza (S^2) y la media o densidad media (\bar{x}). La expresión exponencial se transforma en logarítmica para obtener la ecuación lineal que permite cuantificar el grado de agregación mediante la pendiente del modelo:

$$S^2 = a * \bar{x}^b$$

$$\log S^2 = \log a + b * \log \bar{x}$$

Donde a es la ordenada al origen o factor de muestreo, y b es la pendiente o parámetro de agregación, considerado constante para una especie dada en un ambiente determinado.

$$\text{Si } b \begin{cases} = 1; \text{ la disposición es al azar} \\ > 1; \text{ la disposición es agregada} \\ < 1; \text{ la disposición es regular} \end{cases}$$

2) Método de lawo: Lloyd (1967) propone el concepto de agregación media refiriéndose al número medio de individuos en relación con un individuo que no está incluido en dicha media, cuando todos están ubicados en una misma área. La intención de la medida es la de indicar los posibles efectos de interferencia o competencia que pudiesen derivarse de un encuentro al azar. Es un método que se aplica, por ejemplo, sobre individuos que se mueven libremente en un hábitat continuo y uniforme, sin mostrar territorialidad. lawo (1968) demostró que la agregación media de Lloyd se relaciona con la densidad media en forma lineal. La agregación media, entonces, es un parámetro que se define como el número de individuos por individuos en la muestra, y se expresa:

$$x^* = \bar{x} + \left(\frac{s^2}{\bar{x}} - 1 \right)$$

Donde x^* es la agregación media como variable dependiente, \bar{x} es la media de la densidad como variable independiente, y s^2 es la varianza. Así la ecuación de regresión lineal entre la agregación media y la densidad media es:

$$x^* = \alpha + \beta * \bar{x}$$

Donde **α es el índice de agregación básica** u ordenada al origen y factor de muestreo. Es la intersección del eje x^* e indica si el componente básico de la distribución es un individuo aislado ($\alpha = 0$) o un grupo de individuos ($\alpha > 0$) que puede resultar de una preferencia por lugares del hábitat particularmente favorables. En general, se debe a características propias de la especie; por ejemplo, colección de huevos en grupos o interacción positiva entre individuos. En teoría, este índice no puede ser negativo, pero en algunos casos se obtienen valores negativos por extrapolación de la regresión lineal entre 0 y -1. Esto sucede en interacciones negativas o repulsivas entre individuos, como por ejemplo la territorialidad ($\alpha < 0$). El valor de α puede variar con el tamaño de la muestra, pero aún con esta limitación refleja el grado de contagio, positivo o negativo, el cual se considera inherente a la especie. **β es el coeficiente de agregación por densidad o pendiente.** Es un coeficiente de regresión que indica cómo se distribuyen los individuos o grupos de individuos en el espacio, si el ambiente es heterogéneo o no, en relación con su densidad poblacional.

$$\text{Si } \beta \begin{cases} = 1; \text{ la disposición es al azar} \\ > 1; \text{ la disposición es agregada} \\ < 1; \text{ la disposición es regular} \end{cases}$$

Las interpretaciones del modelo de lawo se mencionan en Tabla 2.1 y Figura 2.12.

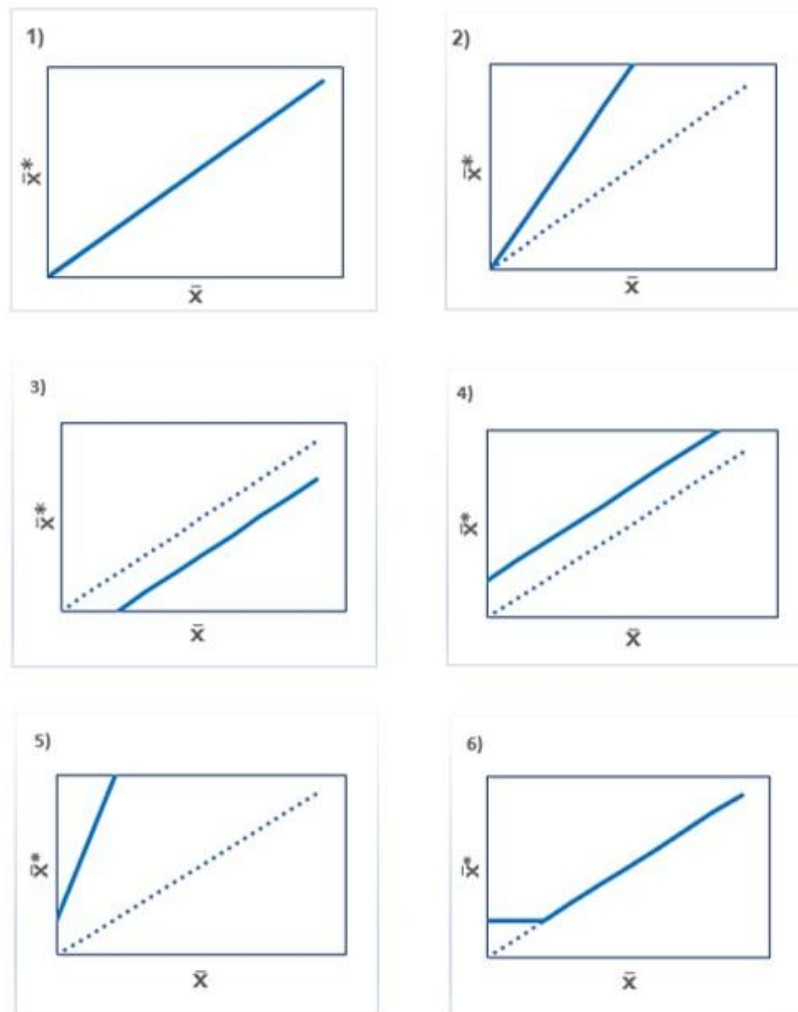
Tabla 2.1

Tipo de interacciones y disposición espacial según modelo de Iwao (1968)

Ejemplo	Interacciones	Disposición
1	$\alpha = 0$ interacciones neutras $\beta = 1$ ambiente homogéneo	AZAR (individuos al azar)
2	$\alpha = 0$ interacciones neutras $\beta > 1$ ambiente heterogéneo	AGREGADA (individuos agregados)
3	$\alpha < 0$ interacciones negativas $\beta = 1$ ambiente homogéneo	REGULAR (individuos uniformes)
4	$\alpha > 0$ interacciones positiva $\beta = 1$ ambiente homogéneo	AGREGADA (grupos de individuos al azar)
5	$\alpha > 0$ interacciones positiva $\beta > 1$ ambiente heterogéneo	AGREGADA (grupos de individuos agregados)
6	$\alpha > 0$ con densidad máxima $\beta = 1$ ambiente homogéneo	REGULAR (grupos de individuos uniformes)

Figura 2.12

Regresiones de Iwao. Densidad media (\bar{x}), agregación media (x^) y disposición de los individuos y grupos de individuos (Ejemplos 1; 2; 3; 4; 5 y 6; ver texto)*



La abundancia poblacional

Más es menos. Menos es más
—Ad Reinhardt

Ad, menos es un aburrimiento
—Robert Venturi

Introducción

En ecología saber cuántos organismos componen una población en un área o en un ecosistema en particular es fundamental, no sólo para elucidar los mecanismos interactuantes de regulación poblacional, sino también desde la comprensión de fenómenos etofisiológicos hasta de índole biogeográficos. El aspecto descriptivo de la ecología se centra básicamente en la evaluación del **tamaño poblacional**, en el reconocimiento y exposición de la importancia numérica de las distintas especies y cómo se reparten. La **abundancia (N)** es el tamaño o número de individuos que componen un lugar en un tiempo determinado. Es uno de los parámetros, atributos o caracteres estructurales de una población. Puede ser determinada por factores externos en el ambiente y variar en un hábitat local, de una estación a otra y de un año a otro.

En general, se pueden distinguir tres tipos de factores biológico que determinan la abundancia: la dispersión, el comportamiento y las relaciones con otros organismos (Rabinovich, 1980). Su estudio suele encararse desde un punto de vista estadístico; es decir, basado en cierto número de muestras. La representación gráfica de los cambios en abundancia que se producen en la población en función del tiempo es lo que se conoce como **curvas poblacionales**. Pueden ser: a) curvas poblacionales parciales: si se representa por separado la abundancia de diferentes sectores de la población (sexos, edades, castas, etc.), y b) curvas o histogramas generacionales: si se obtiene información por un largo período de tiempo y acerca de las distintas edades que conforman la población.

Escalas de abundancia

Una de las cuestiones que se deben resolver al tratar de evaluar el tamaño poblacional es la escala de medidas de abundancia a emplear. Se pueden clasificar en:

A) Escala Nominal: se restringe al registro de presencia o ausencia de la especie o individuos de la población.

B) Escala Proporcional u Ordinal: se basa en el rankeado u ordenamiento de la abundancia. Por ejemplo, muy abundante, abundante, escaso o rara.

C) Escala Absoluta: involucra un conteo total o estimación del tamaño poblacional para un área determinada.

Formas de expresar la abundancia

A) Tamaño poblacional (N): como ya se mencionó, es el número de individuos absoluto de la población.

B) Densidad poblacional (D): Es la abundancia o número de individuos por unidad espacial (superficie o volumen). Se trata de una estimación que se realiza habitualmente contando el número de individuos en las unidades de muestreo. La densidad de individuos en el área de estudio es extrapolada a partir de la media estimada (y de su intervalo de confianza). A menudo resulta más útil que el tamaño absoluto de la población, ya que la densidad determina aspectos fundamentales como la competencia por los recursos (Begon et al, 2006). Se utiliza cuando la especie en cuestión está formada por individuos que pueden ser fácilmente cuantificables. Puede expresarse como:

1-Densidad absoluta: expresa la cantidad o número de individuos (organismos) por unidad espacial de área o volumen (individuo/m², célula/ml). Es decir:

$$D = \frac{N}{S}$$

donde N es la abundancia de la población y S la superficie que ocupa la misma. Esta a su vez puede ser: **a) cruda o bruta** cuando se refiere a una unidad considerando todo el espacio, y **b) específica o ecológica** cuando expresa el tamaño poblacional o número de individuos por área disponible. Por ejemplo, una población de monos que usan la selva referida a toda la superficie, incluyendo un curso de agua, es una densidad cruda o bruta; mientras que la ecológica se referiría solo al área cubierta por la selva.

2-Densidad relativa: es el número de organismos de una población relativo al número de organismos de otra población; es decir, indica si una población es más o menos abundante que otra y si está cambiando en tiempo o espacio. Expresa la abundancia en función de una unidad de esfuerzo relativizado. Es de uso frecuente, más fácil de tomar, pero se aumenta la varianza. Por ejemplo, parásitos/huésped.

C) Biomasa: es la masa de organismos por unidad espacial (kg/ha). Se estima; por ejemplo, mediante el peso seco de los organismos. Al comparar especies de distintos tamaños, las diferencias de abundancia pueden ser mejor reflejadas por sus biomásas relativas que por los números de individuos. Se utiliza cuando los individuos son muy pequeños (invertebrados) o cuando no es posible identificar individuos (plantas de desarrollo clonal).

D) Cobertura: es la proporción o porcentaje de superficie ocupada o recubierta por la proyección vertical u ortogonal de las partes aéreas de los organismos (vegetación). Resulta especialmente útil cuando no se pueden identificar los individuos con facilidad (organismos modulares). La cobertura puede calcularse mediante diversos métodos como la clásica estima visual, “a ojo”, y por tanto de manera subjetiva. Consiste en asignar un valor de cobertura de acuerdo con una escala de referencia. También con técnicas de unidades muestrales lineales y puntuales. Es un método ampliamente utilizado en estudios de competencia y fitosociología (ejemplo, escala de Braun-Blanquet).

E) Frecuencia: es la probabilidad de ocurrencia de una especie en un área dada. Es la proporción de unidades de muestreo que contienen al menos un individuo (número de unidades de muestreo donde se encuentra la especie dividido por el número total de unidades de muestreo). Este tipo de medida consiste esencialmente en anotar la presencia o ausencia de individuos de la especie en cada unidad de muestreo. Es una estima que se obtiene de forma fácil y rápida, ideal para estudios preliminares descriptivos. No obstante, hay que tener en cuenta que es dependiente del tamaño de la unidad de muestreo (Matteucci y Colma, 1982).

Métodos para evaluar la abundancia

Existe una gran variedad de **metodologías** para el conteo de las poblaciones que permiten evaluar la abundancia poblacional. La selección de determinado método depende de los objetivos para lo cual se quiere conocer la abundancia; tiene ventajas y limitaciones de tiempo y costo. Podemos diferenciar dos grandes grupos metodológicos:

A) Métodos directos: con observación de los organismos y conteo directo de los individuos. Proporciona una medida del tamaño poblacional en relación con un área o volumen determinado conocido. Involucra un conteo total, completo, medible a escala absoluta. Permite obtener el parámetro real de la población. Por ejemplo, 12 grillos/m².

B) Métodos indirectos: estimadores de la abundancia de una población en base a las manifestaciones o de los individuos por unidad espacial o temporal. Por ejemplo, 50 cantos de grillos/hora. Otros indicios de la presencia son cadáveres, huellas, heces, galerías, madrigueras, hormigueros y daños a plantas.

El registro de todos los individuos de la población nos daría una certeza absoluta sobre el tamaño de dicha población. Sin embargo, esta metodología es bastante difícil de aplicar y, por lo tanto, generalmente se emplean diferentes métodos para estimar la abundancia como los siguientes:

A) Censos: Es el recuento del número total de individuos de una población. Contar animales resulta por lo general bastante más complicado que contar plantas. Los animales no sólo huyen o se esconden ante el observador, lo que dificulta las tareas de censo, sino que en muchos casos

simplemente no se dejan ver, por lo que para detectar su presencia es necesario recurrir a evidencias indirectas (nidos, restos, cuevas, etc.) o, más frecuentemente, a su captura mediante diversos procedimientos de trapeo o muestreos. El censo es más factible en el caso de individuos grandes de poblaciones pequeñas y aisladas en áreas abiertas, donde no hay migración de individuos (Tellería, 1986). Algunas formas de llevar a cabo censados poblacionales son:

1) Mapeo territorial: es método comúnmente utilizado para el censado espacial, frecuente en estudios y manejo de fauna silvestre. En general, requiere relevamientos repetidos hasta que todos los individuos sean censados. Por ejemplo, en estudios de aves.

2) Contaje por ahuyentamiento: es un censado espacial e instantáneo. Se requiere de dos grupos de trabajo: unas personas empujan o se encargan de ahuyentar a la población y otras personas deben estar estacionadas para controlar y contar el número de animales que pasan, entran o dejan un área. Las áreas deben ser adecuadas de manera que todos sus bordes puedan ser controlados y que el equipo de observadores pueda controlar sus límites y al menos llegar al próximo observador. Una variante es el método de barrido donde el observador pasa por un área llevando una línea imaginaria barriendo el área en busca de animales de una población. Frecuentemente utilizado para el conteo de poblaciones de grandes mamíferos como venados.

3) Censos aéreos: suelen emplearse con una concentración de animales grandes como en aves y mamíferos. Un auxiliar de este tipo de censo es la fotografía aérea de la población para sacar una imagen, en la cual se marca cada punto que representa un ejemplar y luego son contadas.

4) Censado por captura total o exterminación: suele emplearse en determinadas circunstancias en las que es necesario exterminar una especie. Es costosa en recursos y tiempo. Por ejemplo, en caso de epidemias en una población, eliminar individuos viejos para introducir poblaciones renovadas, frenar el curso de agua de un arroyo y contar los peces muertos una vez seco el cauce, etc.

B) Métodos de captura

1) Captura, marcado y recaptura: mediante trampas se capturan individuos que son marcados y devueltos a su ambiente. Después de un cierto período de tiempo, suficiente para que los marcados se mezclen con el resto de la población, se realiza una nueva captura y se establece la proporción entre animales marcados y no marcados. Conocido el número de individuos marcados inicialmente, se puede determinar el tamaño de la población a partir de dicha proporción. Se utiliza en organismos muy móviles como peces, reptiles y micromamíferos (Krebs, 1999). Estos pueden ser: **a) Modelos cerrados:** la mayoría de los métodos que contemplan este sistema de estimación, parten de los siguientes supuestos:

I) no se producen movimientos de entrada y/o salida de individuos (inmigración/emigración).

II) no hay natalidad ni mortalidad entre los períodos de muestreo, o sea que la supervivencia es igual a 1 y la tasa de mortalidad igual a 0.

III) las marcas deben permanecer durante todo el período de muestreo.

IV) las marcas no deben afectar a los individuos ni a su comportamiento. Tanto por la actividad de marcado como por la presencia de la marca misma.

V) los individuos marcados deben distribuirse al azar en la población.

VI) todos los individuos (marcados y no marcados) deben tener la misma probabilidad de ser muestreados. Un ejemplo es el **Método o índice de Lincoln-Petersen**, cuya técnica se basa en una sola marca y captura. Para obtener el tamaño de la población se obtiene una muestra inicial (M) de la población (captura), se marcan los individuos (marcado) y se liberan nuevamente en la población (liberación). Luego, se realiza otro muestreo (recaptura) donde se contabilizan el número total de individuos capturados (C) y el número de individuos de esta captura con marcas de la primera (R). De cumplirse las suposiciones arriba expuestas, debe esperarse que se cumpla la siguiente proporción: el número total de individuos de la población (P) es proporcional al número de individuos de la primera captura (M), como el número total de individuos de la segunda captura (C) es proporcional al número de individuos recapturados con marcas de la primera captura (R), expresado de otra forma (Southwood y Henderson, 2000):

$$\frac{P}{M} = \frac{C}{R}$$

Si despejamos a P , se obtiene:

$$P = \frac{M * C}{R}$$

Esta expresión (estimación de Petersen) es un estimador sesgado ya que tiende a sobreestimar el tamaño de la población; por lo que Seber (1982) propuso una ligera modificación que mejora notablemente las estimas:

$$P = \frac{(M+1)*(C+1)}{(R+1)} - 1$$

b) Modelos abiertos: es para poblaciones en las que ocurren los procesos de nacimientos, muertes y movimientos de migración. Un ejemplo es el **Modelo de Jolly-Seber**, el método consiste en realizar diversas sesiones de marcaje y recaptura, y estimar el tamaño de la población para los diferentes días de captura (a excepción del primero y el último). El fundamento de la estima es similar al método de Petersen, pero a diferencia de aquél, dado que la población es abierta, no se conoce el número de animales marcados en cada momento, por lo que es necesario utilizar la información de posteriores capturas para estimarlo. A partir de este modelo se pueden obtener para cada muestreo parámetros como el tamaño poblacional, tasa de supervivencia, de reclutamiento y probabilidad de capturas. Este modelo tiene en cuenta, en forma absoluta, las pérdidas de individuos del sistema, pues no puede distinguir entre individuos muertos o emigrantes, salvo que la especie lo permita. En cambio, si puede hacerlo entre reclutados (inmigrantes) y nacidos, en base al análisis de la estructura de edades. La eficiencia del modelo de Jolly aumenta en relación directa al número de muestreos y de recapturados.

2) Captura con remoción: se basan en tomar series de muestras donde los individuos no se devuelven a la población. Suelen ser poblaciones bajo explotación o cosecha. Se reduce el tamaño de la población y tasa de captura en las muestras sucesivas. Si la tasa de reducción de capturas por remoción es constante, esto puede medirse y usarse para estimar el tamaño de la población (Sutherland, 1996). Las principales condiciones para poder usar esos métodos son:

I) la capturabilidad de la población no debe mostrar tendencias estacionales durante el período de muestreo.

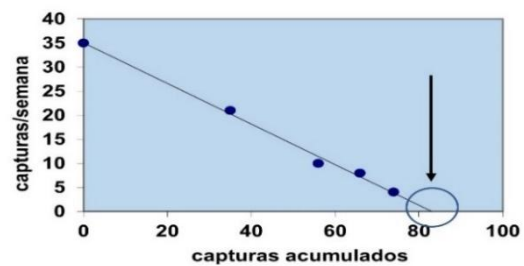
II) todos los individuos deben tener igual probabilidad de captura.

III) no debe hacer excesos significativos de reclutamiento sobre la mortalidad normal (o viceversa) durante el experimento, salvo que puedan ser cuantificados. Un ejemplo es el **Método de Regresión de Hayne** o de Leslie-Davis: se basa en la relación lineal inversa entre el número de individuos capturados en cada ocasión con la captura previa o total acumulado. Se observará una relación decreciente que puede ser ajustada a la ecuación de una recta mediante una regresión lineal (Tabla 2.2 y Figura 2.13). Es un método gráfico ya que el punto de corte con el eje de abscisas se corresponderá con el tamaño inicial de la población; es decir, el punto en el que no hay más capturas porque todos los individuos han sido ya capturados. Se utiliza para especies cinegéticas o de interés comercial en piscicultura (Southwood y Henderson, 2000).

Tabla 2.2 y Figura 2.13

Estimación del tamaño poblacional mediante el método de capturas acumuladas

Semana	Número de capturas	Capturas acumuladas
1	35	0
2	21	35
3	10	56
4	8	66
5	4	74



C) Conteos en transectos

Este método, mencionado en la sección “Relevamiento de datos: el muestreo”, no son censos, sino son esfuerzos estandarizados y sistemáticos. Permiten generar una lista de especies en un relevamiento biológico, medir tendencias anuales o estacionales en la sucesión de hábitats, preferencias de ambientes o para estimar el tamaño de una población en organismos sésiles, poco móviles o detectables antes de que se muevan (Thomas et al., 2002). Por ejemplo, el transecto o taxiado de ancho fijo (se determina el ancho antes del censo) se basa en el registro de individuos observados (n) dentro de una distancia (W) o ancho de banda a cada lado de la línea media de itinerario (L) o largo total conocido del transecto (Figura 2.14). En el caso de animales, para que este método sea válido, se asume que todos los individuos dentro de la faja son contados y

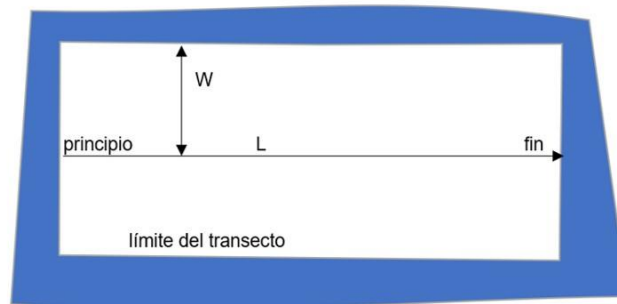
que la presencia de uno a lo largo del transecto no afectará la presencia o ausencia de otro individuo. Para estimar la densidad se debe emplear el siguiente algoritmo o ecuación:

$$D = \frac{n}{2 * W * L}$$

La multiplicación $2 W$ por L es igual a la superficie muestreada.

Figura 2.14

Esquema del transecto de ancho fijo



D) Métodos de distancias

Estos métodos fueron descritos para la sección “La disposición espacial”. Para el análisis de la abundancia, se basan en que la densidad es proporcional al área media de cada individuo. El área media (AM) es la cantidad promedio de espacio disponible para un individuo (planta) o $AM = (C \cdot d)^2$. Siendo d distancia promedio, C una constante de proporcionalidad empírica y teóricamente demostrada (Matteucci y Colma, 1982). En el método de distancia entre un punto situado al azar y el individuo más cercano, el área media (AM) por planta puede ser estimada a partir de distancia media entre un punto y una planta o $AM = (2 \cdot d)^2$; mientras que, con el método de distancia entre un individuo elegido al azar y su vecino más próximo, la distancia media entre plantas es $AM = (1,67 \cdot d)^2$. La densidad (D) se calcula como $1/AM$.

Como se ha mencionado a lo largo de este capítulo, es muy difícil contabilizar todos los individuos de una población. Por consiguiente, la metodología más utilizada para estimar abundancia es el **muestreo**, es decir, la toma de una muestra de la población bajo estudio. Para ello, es fundamental elegir una muestra suficientemente representativa de la población, compuesta por un número de réplicas adecuado.

Referencias

Alperin, M. (2013). *Introducción al análisis estadístico de datos geológicos*. Editorial: Universidad Nacional de La Plata (EDULP). <https://doi.org/10.35537/10915/34221>

- Begon M., Townsend C., y Harper J. (2006). *Ecology From Individuals to Ecosystems*. Editorial: Blackwell Publishing Ltd.
- Elliott, J. (1983). Some methods for statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Editorial: Freshwater biological association.
- Hopkins, B. y Skellam, J. (1954). A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Annals of Botany*, 18 (2), 213-227. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a083391>
- Hulbert, S. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54 (2), 187-211. <https://doi.org/10.2307/1942661>
- Iwao, S. (1968). A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. *Researches on Population Ecology*, 10 (1), 1-20. <https://doi.org/10.1007/BF02514729>
- Krebs, C. (1999). *Ecological Methodology*. Editorial: Benjamin/Cummings, Menlo Park, California.
- Martella, M., Trumper, E., Bellis, L., Renison, D., Giordano, P., Bazzano, G., y Gleiser, R. (2012). Manual de Ecología Poblaciones: Introducción a las técnicas para el estudio de las poblaciones silvestres. *Reduca* 5 (1), 1-31.
- Matteucci, S. y Colma, A. (1982). *Metodología para el estudio de la vegetación*. Editorial: Secretaría General de la O.E.A. Washington D.C.
- Otzen, T. y Manterola, A. (2017). Técnicas de muestreo sobre una población a estudio. *International Journal of Morphology*, 35 (1), 227-232. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-95022017000100037>
- Rabinovich, J. (1980). *Introducción a la ecología de poblaciones animales*. Editorial: Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología, México.
- Seber, G. (1982). *The estimation of animal abundance and related parameters*. Editorial: The Blackburn Press.
- Southwood, T. y Henderson, P. (2000). *Ecological Methods*. Editorial: Blackwell Science, USA.
- Sutherland, W. (ed.) (2006). *Ecological Census Techniques: a handbook*. Editorial: Cambridge University Press. UK. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511790508>
- Taylor, L. (1961). Aggregation, variance and the mean. Springer, *Nature* 189 (4776), 732-735. <https://doi.org/10.1038/189732a0>
- Tellería, J. (1986). Manual para el censo de los vertebrados terrestres. Editorial: Raíces. Madrid, España.
- Thomas, L., Buckland, S., Burnham, K., Anderson, D., Laake, J., Borchers, D. y Strindberg, S. (2012). *Distance sampling*. Encyclopedia of Environmetrics Editorial: John Wiley & Sons, Ltd <https://doi.org/10.1002/9780470057339.vad033.pub2>

CAPÍTULO 3

Edad y crecimiento individual

Alberto Rodrigues Capítulo

*El promedio es importante en las poblaciones,
pero los desvíos han posibilitado la evolución y adaptación*

Introducción

El estudio del crecimiento en tamaño y biomasa de los individuos desde que nacen hasta que mueren resulta ser una información importante para el conocimiento de la ecología de poblaciones. El crecimiento se expresa principalmente como la variación de una dimensión corporal de un individuo (generalmente la longitud o el peso) en función de la edad. Esta función corresponde a una curva de tipo asintótico donde existe un aceleramiento inicial cuando el individuo está desarrollándose plenamente, para luego ir disminuyendo a medida que va alcanzando el tamaño máximo de la especie. Margalef (1974) compara estas curvas con las que ocurren en el crecimiento numérico de una población a medida que alcanzan la capacidad de carga del ambiente y se van ocupando los espacios libres. El peso medio de los individuos, el número de individuos por unidad de espacio (superficie o volumen), y la biomasa (peso x número) son dimensiones capaces de aumentar gradualmente, pero cada vez con menor velocidad, hasta aproximarse a un máximo o asíntota.

Los individuos de una especie no pueden sobrepasar un peso máximo, así como el número de individuos por unidad de superficie no puede ser infinito. Tal como señala Margalef (op. cit.), estas curvas no son independientes dado que el crecimiento depende de la densidad de la población y el aumento total de la biomasa (peso individual multiplicado por el número de individuos) puede ser similar con una combinación diferente de estos factores.

El crecimiento puede calcularse a través de la medición de una dimensión de un individuo, pero es preferible hacerlo a partir de la media de una muestra de la población de la especie considerada. Debe entenderse que la curva de crecimiento no se refiere a la especie, sino a una población de ésta con ciertas particularidades ambientales. Incluso suelen existir discrepancias para los diferentes sexos o polimorfismos que la componen. Es por ello por lo que no existe un único modelo matemático satisfactorio y generalizable que pudiera reflejar las posibles variantes.

Pautas fundamentales para analizar el crecimiento individual (CI)

Medidas de longitud. Variables isométricas y alométricas

El crecimiento proporcionado de un objeto se denomina **Isometría** o semejanza geométrica. Expresado más formalmente, la superficie (S) de un objeto aumenta en proporción (\propto) al cuadrado de sus dimensiones lineales (l): $S \propto l^2$. Pero el volumen (V) aumenta todavía más rápido, en proporción al cubo de sus dimensiones lineales (l): $V \propto l^3$.

Pero en muchas ocasiones esta ley no se cumple en biología ya que las dimensiones del cuerpo biológico cambian proporcionalmente, lo que se conocido como **alometría**.

En biología la **alometría** entonces se refiere a los cambios de dimensión relativa de los partes corporales correlacionados con los cambios en el tamaño total. Más específicamente durante el desarrollo de un organismo, la alometría en el crecimiento, se refiere al crecimiento diferencial de diferentes partes del cuerpo. Un ejemplo de esto es el cangrejo violinista de las marismas de Mar del Tuyú (*Leptuca uruguayensis*), (puede ser también un tanaidáceo) en el cual se da un dimorfismo sexual gracias a la alometría. Lo que ocurre es que, en los machos jóvenes, inicialmente, las dos pinzas son de igual tamaño, siendo cada una de ellas aproximadamente el 10% del peso corporal del crustáceo. A lo largo de su crecimiento, una de las pinzas empieza a crecer más rápidamente que la otra debido a un crecimiento alométrico, y esta tenaza termina constituyendo aproximadamente el 40% del peso corporal del organismo, lo que significa que la masa de la tenaza más grande aumenta aproximadamente seis veces más rápido que la masa del resto del cuerpo.

Si "n" (exponente alométrico) es 1 cuando se relacionan longitudes con longitudes, o superficies con superficies, o bien volúmenes (masas) con volúmenes (masas), los cuerpos poseen similitud geométrica (o se dice que los cuerpos son isométricos). Pero si relacionamos longitudes con volúmenes esperamos un exponente alométrico de 1/3, y si relacionamos una superficie con un volumen esperamos uno de 2/3. Cualquier exponente mayor al esperado según la isometría, se considera alometría positiva, es decir, hay un crecimiento desproporcionadamente alto de la variable. Mientras que, si el exponente alométrico es menor al esperado, decimos que hay una alometría negativa, es decir, hay un crecimiento desproporcionadamente debajo de la variable. En el caso de las alometrías, se observa un cambio de forma, cosa que no sucede en los cuerpos isométricos.

Para el estudio del crecimiento individual en longitud y peso es frecuente utilizar este tipo de medidas.

a) Unidad: longitud y peso

- La longitud puede ser convertidas a peso

$$L_2 = a L_1^n \quad (n: \text{exponencial} = \text{coeficiente de alometría})$$

b) Crecimiento: *isométrico* $L_2/L_1 = a$ (constante)

Si no se cumple el crecimiento es alométrico. Un ejemplo de esto lo podemos observar con el peso corporal (W) fresco o seco libre de cenizas, donde:

$$W = cL^n \quad (n: \text{coeficiente de alometría})$$

Métodos de estimación del crecimiento individual

A) **Marcado, captura-recaptura.** Esta metodología utilizada para los estudios de estimación de la densidad poblacional adicionalmente permite conocer posibles migraciones y también seguir el crecimiento de los individuos. Por ejemplo, se pueden hacer marcas de un árbol recién nacido a determinada altura del suelo y seguirse en el tiempo.

B) **Análisis de distribución de frecuencias de tallas.**

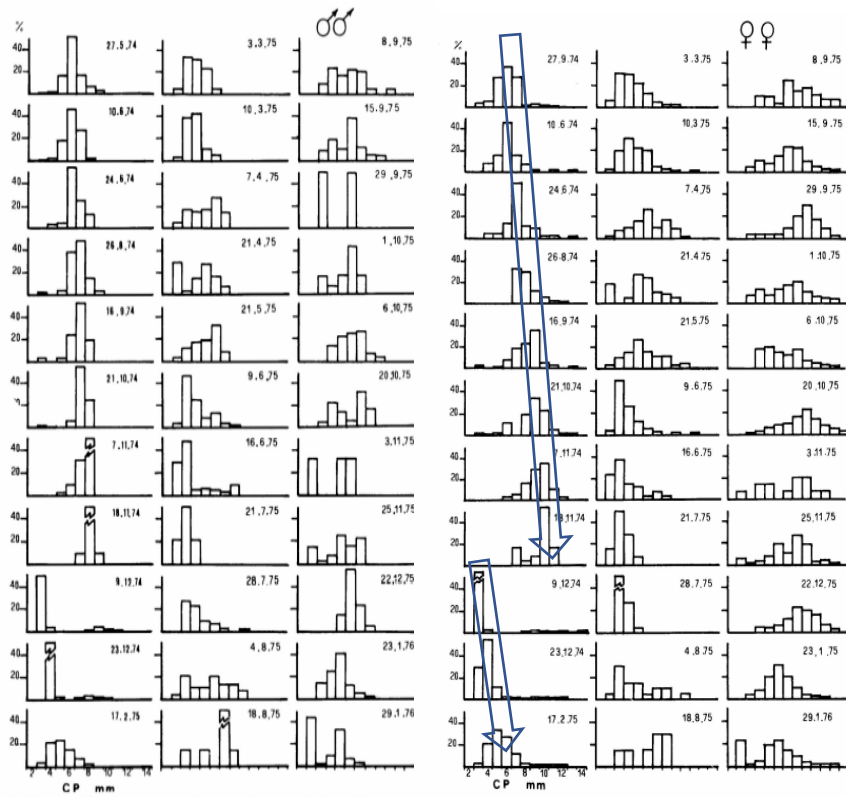
Requisitos para aplicación:

- 1- Corto período de desove (sincronizado).
- 2- Crecimiento individual relativamente uniforme.
- 3- Muestreo periódico.
- 4- Utilizar varios tipos de muestreo para no perder información.

Se ilustran dos ejemplos de distribución de frecuencias de tallas. En un caso el seguimiento de una población de camarones de agua dulce (*Palaemon argentinus*) a partir de muestreos periódicos en la laguna de Chascomús (Prov. de Buenos Aires) donde se analizó en forma separada la longitud del caparazón + rostro de machos y hembras (Figura 3.1. Rodrigues Capítulo y Freyre, 1989). Posteriormente y luego de la descomposición polimodal según el procedimiento descrito en Sokal y Rohlf (1989) (Figura 3.4), puede hacerse un seguimiento de las cohortes poblacionales (Figuras 3.5 y 3.6).

Figura 3.1

Distribución de frecuencias por talla en muestreos poblacionales de camarones de agua dulce (Palaemon argentinus)

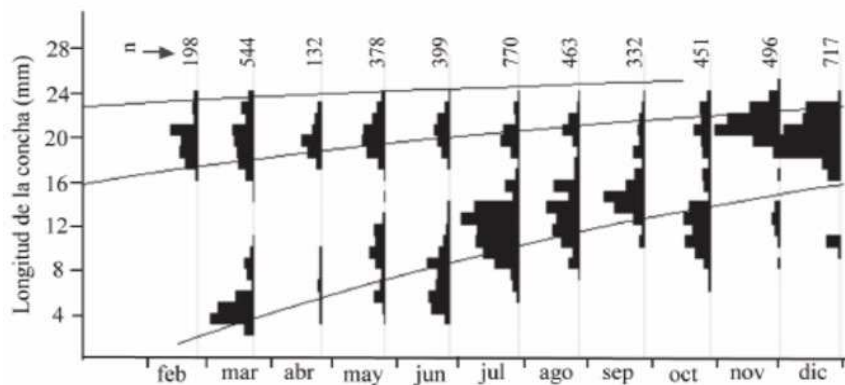


Nota. Las flechas indican el probable seguimiento de los histogramas de una cohorte de hembras. Tomado de Rodrigues Capítulo y Freyre (1989).

Otro ejemplo explicativo es el publicado por Ocaña et al. (2013) donde se siguen las cohortes del bivalvo *Donax denticulatus* en playa Carenero, costa sur oriental de Cuba (Figura 3.2) donde se puede observar el corrimiento modal de las tallas en un período anual.

Figura 3.2

Distribución de frecuencias de tallas del bivalvo Donax denticulatus en una playa de Cuba

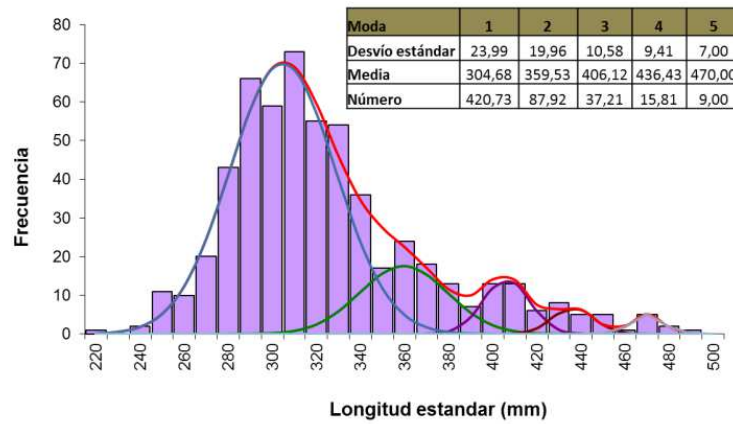


Nota. Tomado de (Ocaña et al, 2013)

De acuerdo con el método de Petersen se asigna una edad a cada moda (talla) y se las sigue en el tiempo (Figura 3.3).

Figura 3.3

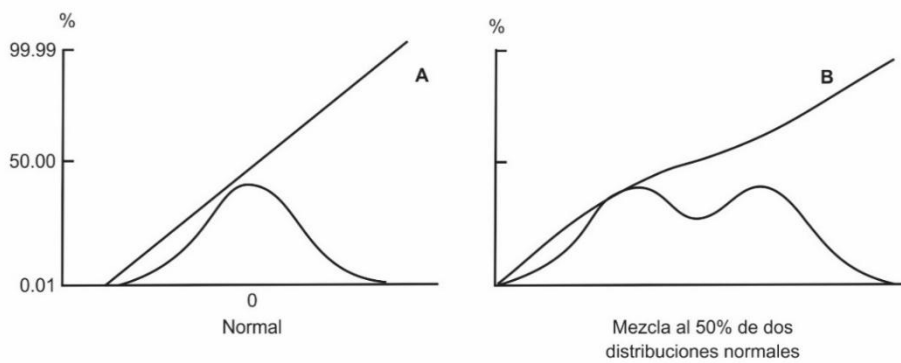
Distribución de frecuencias de tallas y estimación de curvas modales



Para separar las posibles curvas modales en los histogramas puede recurrirse a la descomposición polimodal (Sokal y Rohlf. 1969). (Figura 3.4).

Figura 3.4

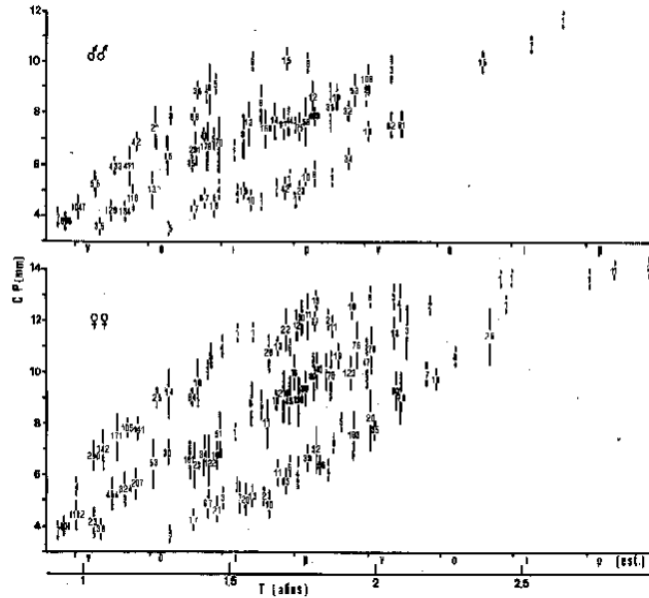
Método de descomposición polimodal para separar distribuciones de frecuencias de tallas mediante distribuciones acumuladas



Nota. A: unimodal; B: bimodal. Adaptado de Sokal y Rohlf (1969)

Figura 3.5

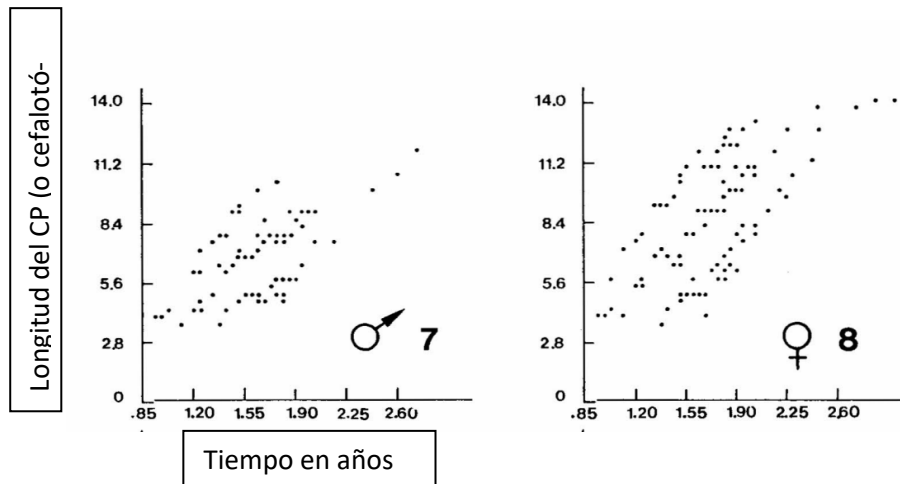
Promedios y desvíos de la longitud del caparazón-rostro de Palaemon argentinus



Nota. Los datos provienen de la descomposición polimodal en machos y hembras y permiten hacer un seguimiento de las cohortes. Tomado de Rodrigues Capítulo y Freyre, 1989)

Figura 3.6

Alineación de las modas para la aplicación de modelos de regresión de Bertalanffy



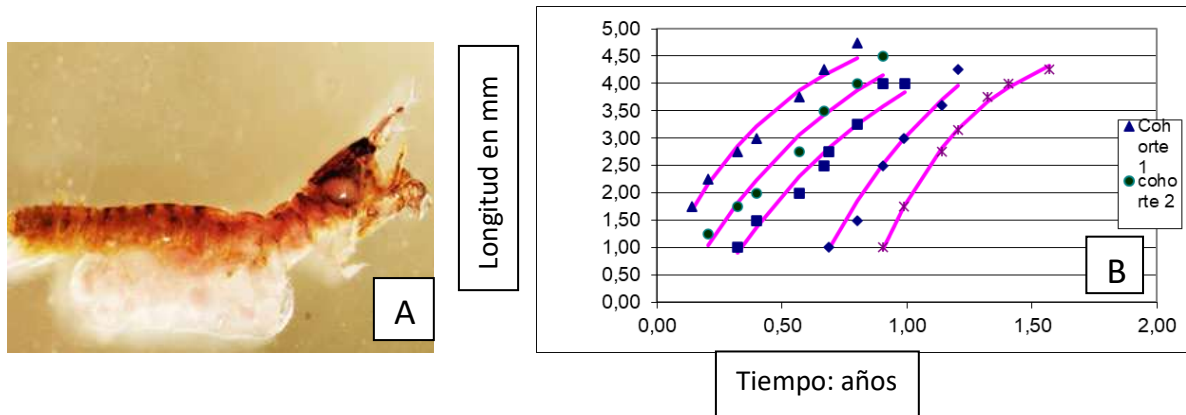
Nota. (Tomado de (Rodrigues Capítulo y Freyre, 1989).

Otros ejemplos de estos estudios fueron realizados en la especie *Sinelobus stanfordi* (crustáceos tanaidáceos) en la costa bonaerense del Río de la Plata (Figura 3.7). Estos artrópodos viven en tubos subsuperficiales arenosos, alimentándose de detritos y materia orgánica del sedimento. En estas poblaciones fue posible detectar la presencia de 5 cohortes anuales.

Viven en tubos subsuperficiales arenosos, alimentándose de detritos y materia orgánica del sedimento. En estas poblaciones fue posible detectar la presencia de 5 cohortes anuales.

Figura 3.7

A: *Sinelobus stanfordi* (Crustacea Tanaidacea). B: Cohortes poblacionales en el Rio de la Plata

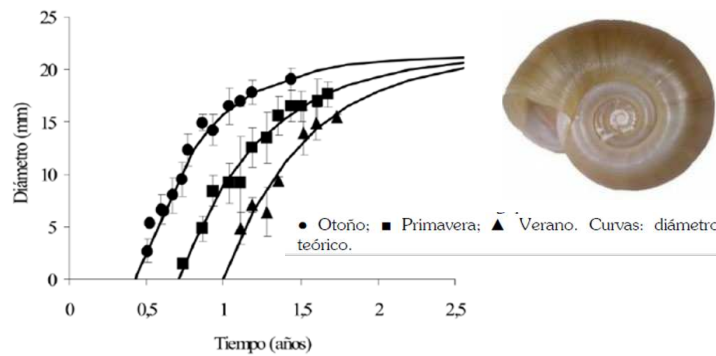


Nota: Tomado de Ferreira, et al., 2015.

El caso de las poblaciones de *Biomphalaria tenagophila* (Planorbidae) en la Cuenca del Plata fue ilustrado por Rumi et al. (2009), (Figura 3.8). Los autores pudieron estimar la presencia de 3 cohortes anuales de este taxón en un sector denominado La Balandra del Rio de la Plata.

Figura 3.8.

Crecimiento en diámetro en poblaciones de *Biomphalaria tenagophila* en el Rio de la Plata, en diferentes épocas del año



Nota: Tomado de Rumi et al. (2009)

Análisis y conteo de marcas de crecimiento en estructuras duras

Relación entre estructura considerada y el crecimiento individual.

Objetivos:

- 1- Periodicidad, naturaleza y momento de formación
- 2- Relación entre talla y estructura dura
- 3- Considerando período + talla se corresponde con la edad del animal

Estructuras duras más frecuentemente usadas (Figura 3.9)

Peces: escamas (zona pectoral: simétricas, mayores y de aparición temprana en el desarrollo).

Se emplean para asegurarse la edad de los ejemplares cuando hay incertidumbre de colocarlos en una u otra cohorte de la especie

Otolitos (par más grande)

Radios de aletas

Huesos operculares

Vertebras

Espinas

Otros organismos: Anillaciones en cornamentas de mamíferos

Dientes en focas

Deposiciones calcáreas en ostras y otros moluscos con valva.

Septos en nautilídeos.

Anillos de cambium en árboles (Dentrológica)

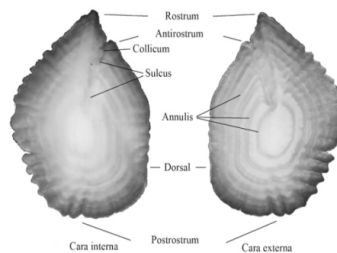
Anfractos en caracoles

Figura 3.9

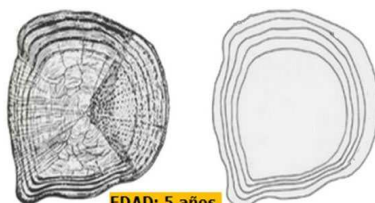
Estructuras duras normalmente utilizadas para confirmar la edad de los individuos de la población



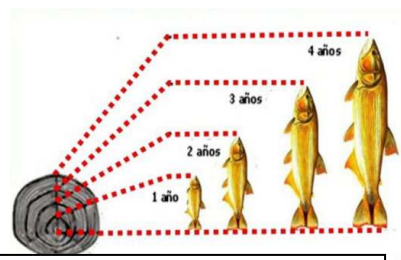
Anfractos de caracoles



Cortes de otolitos en peces



Lectura de anillos en escamas



Relación radio de los anillos en escamas y tamaño del ejemplar



Anillaciones de cambium en troncos de árbol.

Modelos de estimación que se pueden aplicar para representar al crecimiento en longitud y peso

Antes de iniciar este apartado resulta interesante conocer algunos aportes de Ludwing von Bertalanffy (1901-1972), que fue un teórico de sistemas, quien desarrolló modelos ecológicos utilizando un enfoque interdisciplinario. Su objetivo era comprender y representar la complejidad de los ecosistemas de manera holística. Para lograr esto integró principios de la biología, la física y la matemática en sus modelos. Promovió la idea que los sistemas ecológicos son sistemas abiertos, influenciados por factores externos como el clima y la actividad humana. Su comprensión de los sistemas complejos fue fundamental para crear modelos ecológicos más realistas.

El modelo de **von Bertalanffy** ha sido uno de los más frecuentemente utilizados en el estudio del crecimiento de los individuos de las poblaciones de peces y varios invertebrados (moluscos y crustáceos). Está basado en un razonamiento biológico lo que significa una característica ventajosa del modelo. Los organismos absorben por su superficie, que en general es mayor al inicio de su crecimiento dado la mayor superficie en relación con el volumen, con predominio de anabolismo sobre catabolismo. En cambio, a medida que el individuo crece se va equilibrando la relación superficie de absorción en relación con el volumen corporal, y al final se invierte la relación (con predominio de la respiración sobre la asimilación). Esto explicaría la forma asintótica de la curva al ir disminuyendo el crecimiento. Este concepto, que suele verse claramente en organismos unicelulares antes y posterior a su división en dos, también ocurre en otros organismos de mayor complejidad, donde existe una sola entrada para la alimentación, órganos especializados para la respiración y eliminación de excreciones, aparatos circulatorios complicados. Bertalanffy (1938) distingue aquellos organismos como vertebrados, crustáceos y otros donde el consumo de oxígeno es más proporcional a su superficie corporal, que algunos insectos donde la relación tiene más que ver con el peso, existiendo otros como moluscos planórbidos que siguen una relación intermedia.

La ecuación de Bertalanffy (1938) supone una longitud de un animal en un tiempo t (L_t) y una longitud máxima (L_∞) alcanzable por el mismo al hacia el final de su vida:



$$L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)}) \dots\dots\dots (1)$$

Ludwing von Bertalanffy (1901-1972)

Derivando la ecuación:

$$dL/dt = K (L_\infty - L_t) \dots \text{Lo que le falta al individuo para alcanzar la longitud máxima.}$$

De (1) aplicando logaritmos se llega a: $\ln(L^\infty - Lt) = Kt - K t_0$

$$L^\infty$$

$$y = a + b x$$

Otros autores como Knight (1969) utilizan expresiones equivalentes, aunque en lugar de una edad máxima prefieren utilizar una edad media (t_i).

$$Lt = A + \frac{B}{K} (1 - e^{-k(t-t_i)})$$

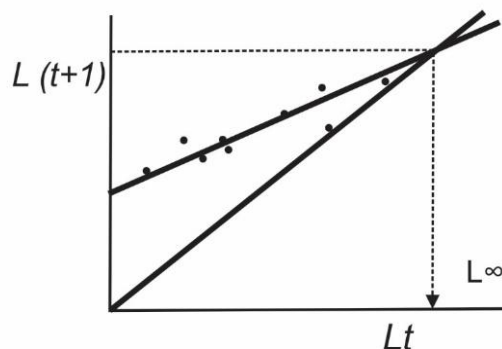
Cálculo de los parámetros que definen el modelo de Bertalanffy

Para utilizar estas fórmulas (o expresiones) es necesario estimar ciertos parámetros como por ejemplo una longitud máxima o infinita L^∞ a la dimensión que se estudia. Para ello se puede recurrir a métodos de regresión (o en forma gráfica) donde se compara por ejemplo la longitud de un pez en una edad (L_t) y la que tendría un año después (L_{t+1}) (Walford, 1946). Cuando en un gráfico se disponen diferentes valores de L_x para una edad determinada en el eje de abscisas (X), y valores de la longitud ($L_x + 1$) (un año después) en el eje de ordenadas (Y), se traza una línea sobre los puntos alineados de una recta imaginaria hasta que corta a la diagonal en un punto determinado (L^∞) (Fig. 3.10).

Longitud infinita L^∞

Figura 3.10

Método de regresión para determinar la longitud infinita según Walford (1946)

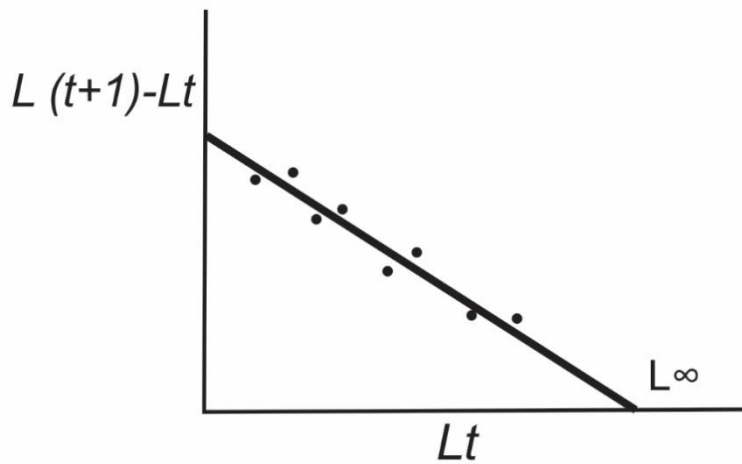


L^∞ puede deducirse también a partir de la expresión de las rectas correspondientes.

Existe otra expresión (Dickie, 1978) para la estimación de la longitud máxima, que prefiere considerar en un gráfico L_t (eje X) contra el incremento que tendría un año después (o tiempo después) en el eje de las Y: $L_{t+1} - L_t$. (Fig. 3.11).

Figura 3.11

Método de regresión para determinar la longitud infinita según Dickie (1978)



L_∞ puede deducirse también a partir de la expresión de las rectas correspondientes.

Deducción matemática de L_∞

Si $L_{t+1} = L_t$: luego L_∞

$$y = a + b x$$

$$L_{t+1} = a + b L_t$$

$$L_t = a + b L_t$$

$$L_t - b L_t = a$$

$$L_t (1-b) = a$$

$$L_t = \frac{a}{1-b} = L_\infty$$

Partiendo de la ecuación

$$L_t = L^\infty (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

Deducción de K y to

$$L_t = L^\infty - L^\infty (e^{-k(t-t_0)})$$

$$\frac{L^\infty - L_t}{L^\infty} = e^{-k(t-t_0)}$$

$$\ln \left(\frac{L^\infty - L_t}{L^\infty} \right) = -k(t-t_0)$$

$$" = -kt + kt_0$$

$$y = b x + a$$

Luego **a = k to**, es decir que **to= a/k**

De esta manera, al deducir todos los componentes de la ecuación de Bertalanffy, podemos aplicarlo a las diferentes cohortes de la población en estudio.

Allen (1966): Utiliza una alternativa a partir de una expresión logarítmica de la ecuación de Bertalanffy. Es un método de prueba y error. Al darle diferentes valores a L^∞ se obtienen diferentes valores de r (coeficiente de correlación). Se elige el valor de L^∞ que da el mejor ajuste de linealidad
 Allen (1966): Utiliza una alternativa a partir de una expresión logarítmica de la ecuación de Bertalanffy. Es un método de prueba y error. Al darle diferentes valores a L^∞ se obtienen diferentes valores de r (coeficiente de correlación). Se elige el valor de L^∞ que da el mejor ajuste de linealidad.

$$\ln \left(\frac{L^\infty - L_t}{L^\infty} \right) = -K T + Kt_0$$

$$y = bx + a$$

r = 0,71
 0,90
 0,92 (se elige la curva donde r dio el mejor ajuste).

Curva de crecimiento en peso según la expresión de von Bertalanffy

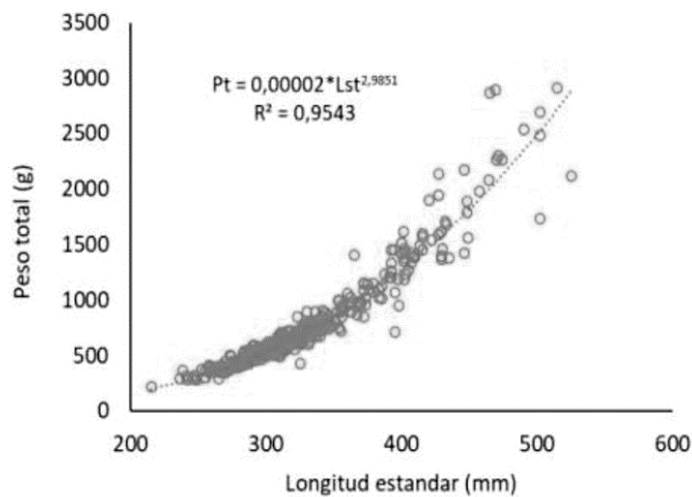
Para obtener una expresión de crecimiento en peso según von Bertalanffy se puede graficar una curva donde se dispone la longitud en el eje de abscisas y el peso en el eje de ordenadas. Por ejemplo, para la tararira (*Hoplias malabaricus*) de una laguna pampeana (Fig. 3.12). Balboni

(2021) trazó una curva considerando el peso fresco (gr) en función de la longitud estándar (mm) de los ejemplares de esta especie.

Para ello es necesario considerar una relación entre la longitud de los individuos y su peso correspondiente. Hay varias expresiones, pero utilizamos una de tipo exponencial que es generalizable a muchos organismos animales.

Figura 3.12

Curva de la relación Pt-Lst de tarariras en lagunas pampeanas



Nota. Modificado de Leandro Balboni. Tesis FCNyMUNLP, (2021)

Para el cálculo de la **relación longitud – peso** suele utilizarse la siguiente expresión:

$$W_t = c L_t^n$$

y para la longitud máxima

$$W_\infty = c L_\infty^n$$

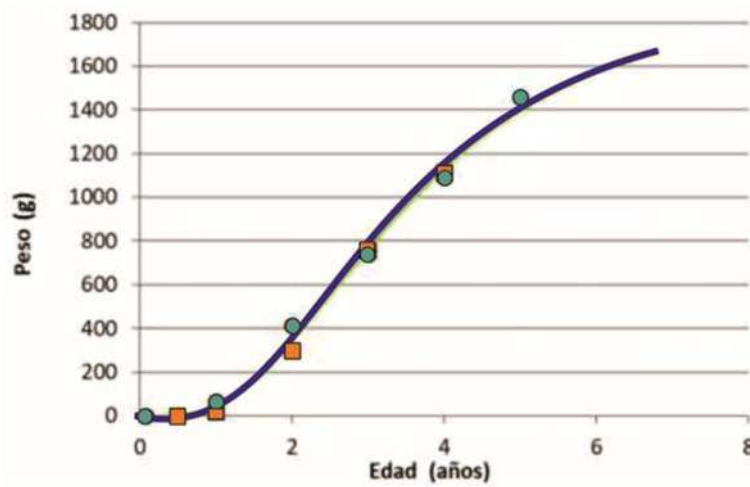
Luego reemplazamos en la expresión de Bertalanffy:

$$W_t = W_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)})^n$$

Siguiendo el ejemplo de las tarariras este modelo permite obtener una curva de crecimiento en peso (W_t) ejemplificado en la Figura 3.13.

Figura 3.13

Curva de crecimiento promedio (línea negra) en peso de un pez de agua dulce de ambientes pampeanos



Nota: Se detallan los datos medios anuales de la cohorte 1 (cuadrados naranjas) y cohorte 2 (círculos azules), (modificado de Leandro Balboni-Tesis FCNyM-UNLP, 2021).

Si bien estos modelos generalizados simplifican mucho el entendimiento del proceso de crecimiento en longitud y biomasa de algunas poblaciones de peces y macroinvertebrados, conviene seguirlos con cierta cautela ya que los individuos con frecuencia presentan discontinuidades en su ciclo de vida o épocas del año, cambios de hábitat o dimorfismo sexual. (Rodrigues Capítulo y Freyre 1989; 1997; Gómez Márquez et al., 2020).

Obtención de la Biomasa

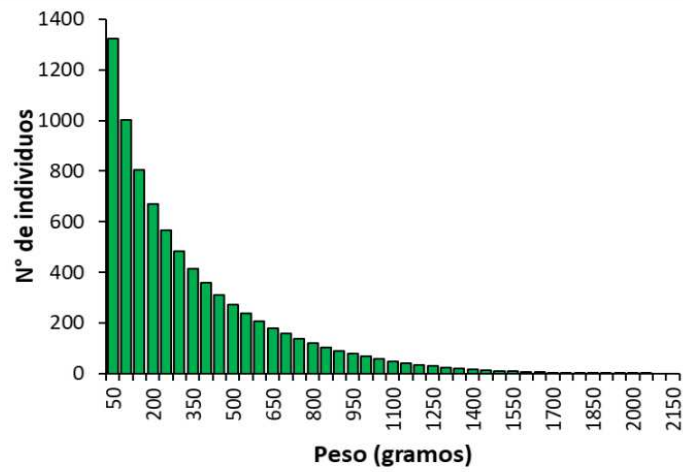
La biomasa (BM), resulta de multiplicar el número de individuos en un momento dado de la cohorte (N_t) (o bien del conjunto de cohortes de la población) por el peso medio de los individuos en ese momento (W). (Figura 3.14; Fig. 3.15).

$$BM = N_t W \quad (W \text{ es el peso medio en cada edad o tamaño})$$

En un primer paso se puede representar en un gráfico el número de individuos en función del peso de estos a lo largo de su vida (Fig. 3.14).

Figura 3.14

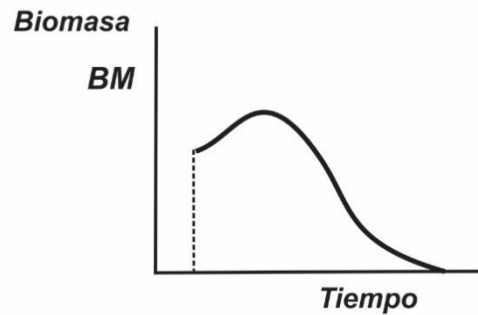
Representación de la supervivencia (Número de individuos) en función del peso medio en cada edad



Posteriormente se puede representar la curva de biomasa corporal (BM) a lo largo del tiempo (Fig. 3.15).

Figura 3.15

Curva de Allen que representa la producción neta de una población hipotética



Estimación de la producción neta

A partir de los parámetros de crecimiento y mortalidad y el número total de ejemplares capturados en los muestreos es posible estimar la **producción neta (Pn)**. Es la integral o superficie total limitada por la curva y representa la suma de los productos de cada aumento de peso por el número de individuos que experimenten dicho cambio:

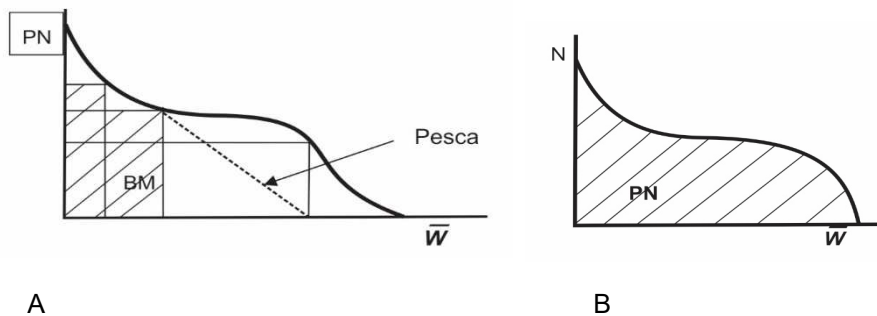
$$\Sigma \Delta BM \dots\dots\dots (Fig. 3-16).$$

$$\Sigma \Delta BM = Pn$$

El cociente producción biomasa se obtiene a partir de la curva de Allen (Fig. 3.14).

Figura 3.16

A: Diagrama de Allen para la producción Neta (1966)



Nota. En línea punteada se señala la superficie de la curva provocada por la mortalidad por pesca. B: Esquema de la producción neta bajo la curva integral.

Se muestra la curva que describe la cantidad de biomasa que presenta una población de determinada especie a diferentes edades. La máxima biomasa se obtiene cuando la derivada primera de la ecuación ($N_t \times P_t$) asumió el valor 0. En cualquier momento el peso total de una cohorte equivale al área del rectángulo definido por un punto de la curva (Fig. 3.16 A). La Producción Neta es igual a la integral de la curva (Fig. 3.16 B). En línea punteada de esta figura se señala la superficie de la curva ocasionada por la mortalidad por pesca, siendo la diferencia entre ambas la biomasa capturada.

El fundamento de la curva de Allen considera que la superficie total del área bajo la curva equivale a la producción anual promedio de la población de una especie. (Fig. 15 y 16).

En las pesquerías, una de las conclusiones más interesantes según Margalef (1974) es llegar a predecir teóricamente el rendimiento por individuo en función de la edad de primera captura y de la mortalidad por pesca. A cada intensidad de pesca corresponde un valor óptimo de dimensión mínima de captura. La expresión gráfica de estas relaciones proporciona una curva de pesca, que según Beber-ton y Holt, (1957) da la dimensión óptima de la malla que conviene adoptar para determinada intensidad de pesca.

Regulación del crecimiento individual por la densidad de la población

Según Margalef (1974) la variación de la biomasa total de una cohorte no es solo de interés en el estudio de la pesca, sino también en la vegetación. Cuando un área es ocupada por plántulas de una especie, a medida que estas crecen se produce una mortalidad o aclarado del bosque o cultivo, quedando cada vez menos individuos. Como el crecimiento de las plantas es una función de la densidad, y el interés práctico se basa en una densidad óptima para estos casos que optimice la biomasa total de la cohorte, conviene eliminar cierto número de plantas.

El crecimiento también depende de la cantidad de alimento disponible que deberá repartirse entre un número menor o mayor de individuos de similar especie. Por otra parte, en ciertas especies como por ejemplo de renacuajos, los individuos de mayor tamaño inhiben el desarrollo de los más jóvenes (Margalef, 1974).

En todos estos casos la conveniencia es saber si lo que se pretende es una población natural sostenible, con incremento de su biomasa, o bien con una mayor producción comercial.

Como **conclusión** puede afirmarse que los estudios del crecimiento individual son importantes en la pesquería para tener en cuenta las tallas mínimas de captura, ya que la población puede resentirse si se capturan ejemplares jóvenes que aún no han alcanzado la etapa de maduración sexual. Esto implicará un deterioro de la población íctica y la pesquería y el ecosistema no serán sostenibles en el tiempo.

Se deduce entonces la importancia de respetar las leyes derivadas de los estudios poblacionales para las diferentes especies de peces y de otros organismos que estén sometidos a explotación comercial. Para algunas especies sobreexplotadas comercialmente se decretan épocas de veda, asociadas en general con etapas reproductivas, aunque es una medida que no alcanza a cumplir las expectativas.

Referencias

- Allen, R.K. (1966). A Method of Fitting Growth Curves of the von Bertalanffy Type to Observed Data. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 23: 163-179.
- Balboni, L. (2021). Tesis Doctorado. *Estudios del crecimiento poblacional en las tarariras de las lagunas pampeanas*. FCNyM-UNLP.
- Beverton, R.J.H. y Holt, S.H. (1957). On the Dynamics of Exploited Fish Populations. Gt Britain. *Fisheries Investigations*. 19: 1-533.
- Bertalanffy, L. von (1938). A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*; 10: 181- 213.
- Dickie, L. M. (1978). Methods for Assessment of Fish Production in Freshwaters. Mathematical models of growth. En: T.B Bagenal (Ed.) *Blackwell Scientific Publications*, Oxford (pp.130-136).
- Ferreira, A.C., Ambrosio, E.S, y Rodrigues Capítulo, A. (2015). Population ecology of *Sinelobus stanfordi* (Richardson, 1901) in a temperate Southern microtidal estuary. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. <http://dx.doi.org/10.1080/00288330.2015.1089914>
- Freyre, L. R., 1981. Un método semicomputarizado para el análisis de distribuciones polimodales de frecuencias en estudios de dinámica poblacional de peces. *Limnobiós*. 2: 215-225.
- Gómez Márquez, J.L., Mendoza, B.P., Guzmán Santiago, J.L. et al. (2020). *Determinación de la edad y crecimiento de organismos acuáticos con énfasis en peces*. UNAM, FES Zaragoza, noviembre de 2020: 185 pp.
- Knight, O, (1969). A Formulation of the von Bertalanffy Growth Curve when the Growth Rate is Roughly Constant. *Journal of the Fisheries Board of Canada*. 26: 3069-3072.

- Margalef, R. L., (1974). *Ecología*. Ediciones Omega. Barcelona. 951pp.
- Ocaña, F. A., Apín, Y. C., and Cala, Y. R. (2013). Population dynamic of *Donax denticulatus* (Bivalvia: Donacidae) at Carenero Beach, Southeastern Cuba. *Revista De Biología Tropical*, 61(4), 1637–1646. <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i4.12806>
- Rodrigues Capítulo, A. y Freyre, L.R. (1989). Demografía de *Palaemonetes* (P.) *argentinus* Nobili. (Decapoda Natantia). I. Crecimiento. *Limnobiós* 2: 32-44.
- Rodrigues Capítulo, A. y Freyre, L.R. (1997). Demografía de *Palaemonetes* (P.) *argentinus* Nobili (Decapoda Natantia). II. Supervivencia, migraciones, biomasa y fecundidad. *Limnetica*. (España). 11 (1): 39-47.
- Rumi, A., Gutiérrez Gregoric, D. E. y Roche, A., (2009). Tendencias del crecimiento individual en poblaciones naturales de *Biomphalaria* spp. (Gastropoda, Planorbidae) en la cuenca del Plata, Argentina. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 9: 185-193.
- Sokal, R.R. and Rohlf, F.J. (1969). *Biometry. The principles and practices of statistics in biological research*. 2nd Edition, W.H. Freeman, San Francisco.
- Walford, L. A. (1946). A new graphical method of describing the growth of animals. *The Biological Bulletin* 90: 141-147.

CAPÍTULO 4

Crecimiento numérico de las poblaciones

Alejandra Rumi

Organismos y ciclos de vida

El desarrollo de la demografía matemática yace en la necesidad de generar herramientas cuali y cuantitativas que permitan estimar y proyectar en tiempo y/o espacio los posibles cambios numéricos de una población, sobre la base de las condiciones ambientales que inciden sobre ella y de sus propias capacidades reproductivas, considerando su posible contribución y distribución en las diferentes edades, y de acuerdo a la posibilidad de su explotación de recursos ambientales. Así como, a la interacción entre los individuos de la población o con otras unidades organizmicas. Además, estas herramientas permiten generar estrategias de control y adecuación numérica de las poblaciones, según el objetivo de manejo se dirija a su conservación, explotación o control como en el caso de las plagas.

Ahora bien, ordenar los individuos y reconocer los eventos más importantes que determinan sus ciclos vitales, desde el nacimiento a la muerte de los organismos de la población, así también como crecen y se reproducen. Según sus cualidades diferenciadas y abundancia, se pueden obtener parámetros y estadísticos que generan aproximaciones de la dinámica de su cambio numérico. Del mismo modo, es necesario obtener y analizar los conocimientos básicos previos, vinculados a las características de los organismos que conforman la población y al menos los rasgos esenciales de su historia y estrategias de vida (Begon et al., 1995). A saber:

Tipo de organismos

Unitarios: El cigoto da lugar a un **individuo**, cuya sucesión de fases y la forma final es predecible. Pasan por diferentes etapas a lo largo del ciclo de vida, tienen cambios de tamaño, etc. Este tipo de individuos es característico de las llamadas poblaciones mendelianas.

Modulares: El cigoto (**Genete**) origina una unidad estructural denominada **módulo** que produce otros módulos iguales, ramificados e inmóviles. Característico de las plantas, esponjas, hidrozooos, corales, briozooos, hongos modulares. El resultado del crecimiento modular no es totalmente predecible en su forma.

Rizomas: También existen en la naturaleza tipos de plantas que se reproducen por **gemación** a través de rizomas o ramificaciones, donde es imposible delimitar donde termina un individuo y empieza otro, como los individuos modulares, con propiedades emergentes muy similares a las verdaderas poblaciones mendelianas.

Los rizomas son tallos subterráneos y perennes que se reproducen de forma asexual. En general crecen horizontalmente y pueden ocupar grandes superficies y crecer indefinidamente, siempre y cuando las condiciones del hábitat lo permitan. Se reconocen dos tipos: los **definidos o simpoidales** (el eje principal deja de crecer y continúa en ramas laterales, que a su vez también se bifurca) como es el caso de los árboles como los nogales. En los **indefinidos o monopoidales** del eje principal se originan ramificaciones laterales, como en coníferas. En los primeros, la planta originaria puede morir y si otra muy próxima sobrevive, por ejemplo, por competencia por nutrientes, entre ellas se forma un nudo, muy frecuentes de encontrar en los simpoidales. En cambio, los rizomas de crecimiento indefinido, la planta no muere y de ella se generan muchas plantas nuevas.

Figura 4.1

Organismos: A. Unitarios (caracoles terrestres). B. Modulares (corales marinos) y C. Modulares que producen rizomas (sansevieria)



Tipos de ciclos de vida

Aquí se presentan los aspectos más importantes a tener cuenta del ciclo de vida de una población, de la cual se pretende conocer, por ejemplo: respuestas numéricas a determinados cambios ambientales, con fines de conservación. Posibilidades de extracciones prefijadas de individuos, con fines productivos agropecuarios. O generar estrategias de control epidemiológicos o plagas en especies dañinas. Entre estas condiciones es importante conocer cómo ocurren los

eventos reproductivos a lo largo de su vida: si se superponen o no, si se repiten o solo presentan un solo evento reproductivo, si se observan pulsos reproductivos, entre otros atributos.

Es importante señalar que muchas veces no se dispone de una información detallada o mínima sobre el ciclo de la población en cuestión, y debemos construirlo. Es así que se debe entonces alcanzar a delinear estos patrones poblacionales básicos para avanzar en cuestiones más puntuales que nos permitan realizar o aplicar metodologías de análisis más complejos.

Tipos de generaciones

1.a. **Discretas**: Separadas en el tiempo y fáciles de identificar, como sucede en las poblaciones de ciclos anuales- plantas anuales.

1.b. **Superpuestas**: cuyos eventos reproductivos provenientes de diferentes edades o estados se superponen o solapan temporalmente -muchas especies de caracoles continentales.

Número de eventos reproductivos

2.a. Con un solo evento reproductivo: **Semélparas**. Muchos cereales como el trigo, maíz, avena, sorgo, arroz, soja, etc. Igualmente, muchas de las especies plagas de cultivos también son semélparas, como el caso de más de 20 especies de caracoles plaga (Heller, 2001). Tal el caso de un caracol plaga de la zona del área mediterránea, *Theba pisana* (Heller, 1982), hallada por primera vez en la Argentina en el Partido de la Costa, en el 2009 (Rumi, 2010).

2.b Con más de un evento reproductivo: **Iteróparas**. Por ejemplo, las langostas, tucuras (Orthoptera) plagas de cultivos y caracoles de agua dulce (*Biomphalaria* spp).

Estrategias vitales

A partir de estos atributos o condiciones poblacionales es que aparecen en la naturaleza diferentes **estrategias de ciclos de vida**. Por ejemplo, organismos **anuales**, pueden ser **semélparos** o **iteróparos**.

En aquellos organismos semélparos cuyos ciclos de vida superan el año, es frecuente observar **semelparidad superpuesta**, ya que a menudo el evento reproductivo se produce en una estación climática y allí encontramos individuos adultos nacidos en determinado año y juveniles o neonatos producto del evento reproductivo del año siguiente.

Por otro lado, aquellos que pueden vivir varios años y que presentan el evento reproductivo en cualquier época del año, se los denomina de **semelparidad continua**. Este tipo de ciclo se suele presentar en ambientes benignos, y como ejemplo lo presentan los pulpos de arrecife (*Octopus cynea*) que habita en la región marina Indo-Pacífica.

En aquellas plantas o animales longevos que anualmente coinciden en la misma estación climática, los eventos reproductivos de organismos de diferentes edades se denominan de **iteroparidad superpuesta**.

Por último, en el caso que los eventos reproductivos sucedan varias veces al año y a su vez el ciclo de vida se extiende más allá de ese tiempo, el ciclo de vida se lo denomina de **iteroparidad continua**. Como en caracoles planorbídeos de agua dulce.

Otros aspectos importantes a tener en cuenta, si es posible caracterizarlos dependiendo del tipo de individuos son:

- ❖ **Atributos de los individuos:** en distintos momentos.
- ❖ **Supervivencia y fecundidad** específica por edad.
- ❖ **Estructura de edades:** se denomina a la proporción de individuos en cada edad o estados. Es importante en este caso caracterizar la contribución en descendencia de cada edad, así como su supervivencia. Este aspecto es muy importante a tener en cuenta ya que dos poblaciones con idénticos esquemas de supervivencia y fecundidad específica por edades, pueden crecer a diferentes tasas si la proporción de individuos reproductivos es diferente.

Una condición muy importante para la proyección y manejo de una población es conocer cuando alcanza la **estructura estable de edades**, donde su supervivencia y fecundidad específica por edad, sostiene sus proporciones de individuos de generación en generación.

- ❖ **Estadísticos y parámetros demográficos:** la contribución cuantitativa de cada una de las edades interpretadas como los estadísticos de **supervivencia** (tabla 4.1) específica por edad y su contribución a la generación siguiente interpretada como **fecundidad o fertilidad** específica por edad (tabla 4.2), permiten obtener parámetros de la población tales como: Tasas de crecimiento (R_0 , r , λ) Tiempo generacional (T) y Valor reproductivo (V_t , V_x , V_r^*).

Análisis de los cambios numéricos poblacionales

Modelos Básicos: exponencial y logístico

Según los atributos ya mencionados de la población, es necesario elegir el modelo (recorte de la realidad) adecuado para analizar y proyectar los cambios numéricos poblacionales, considerando también el tipo y atributos característicos de los organismos.

Begon *et al.* (1988), propone un modelo esencial para comprender los cambios numéricos poblacionales, derivados de los atributos arriba mencionados y construido inicialmente para organismos unitarios y posteriormente para modulares, que denominó:

La verdad ecológica de la vida

Como se señaló al inicio de este capítulo, nos ocuparemos de determinar los tamaños numéricos de las poblaciones y evaluar y proyectar sus posibles cambios numéricos en tiempo o espacio, así como identificar las fuerzas o factores ambientales que inciden en ellas.

Según Begon et al. (1988), existe una realidad indiscutida: **la verdad ecológica de la vida** que propone:

$N \text{ ahora} = N \text{ antes} + \text{Nacimientos} - \text{Muertes} + \text{Inmigración} - \text{Emigración}$

$N \text{ futuro} = N \text{ ahora} + N - M + I - E$

El número de individuos de una población existentes en un determinado momento (**N ahora**) está dado por el número de individuos preexistentes (**N antes**). Se debe sumar el número de nacimientos entre antes y ahora (**N**), menos el número de muertes (**M**), más los inmigrantes (**I**) menos los que emigran (**E**). Como se ve, está planteada en términos de **organismos unitarios**.

Podríamos decir que esta **verdad de la vida** define el objetivo general de la ecología: Describir, explicar y comprender la distribución y abundancia de los organismos y si es posible, proyectar o estimar los cambios numéricos futuros.

Para organismos modulares

Repasando el concepto de **población**, decíamos que para que un grupo de individuos deben real o potencialmente poder cruzarse sexualmente (sincrónicos) lo que implica que están compartiendo el hábitat (simpátricos). Por otro lado, como se vio más arriba los individuos unitarios sexualmente producen un **zigoto** del que se generará un solo individuo de forma predecible. En cambio, por ejemplo, en las plantas, los modulares, por reproducción sexual generan a los **genes** que devienen en un módulo original que, por reproducción asexual, produce módulos secundarios denominados **rametes o clones** y cuya forma final no es predecible.

Entonces la verdad de la vida se plantea como:

Módulos ahora = Módulos antes + nacimiento modular – muerte modular

Tipos generales de crecimiento poblacional

Los modelos generales para la estimación y en algunos casos proyección del cambio numérico de los individuos de una población (exponenciales y logístico), han sido presentadas en asignaturas del ciclo básico de la carrera (Ecología General). Del mismo modo, presentaremos una reseña de las tablas de vida. Por último, desarrollaremos aquí específicamente la implementación de los modelos matriciales de diferente grado de complejidad.

Entradas y salidas

$$N_{t+1} = N_t + N - M + I - E$$

N_t = n° individuos ahora

N_{t+1} = n° individuos en el tiempo futuro

Crecimiento exponencial Denso-Independiente

Es un modelo muy simple que predice cambios temporales en el tamaño poblacional. Considera que solo dos grupos de procesos contrastantes afectan el tamaño de una población, como ya se vió más arriba para la verdad ecológica de la vida.

Condiciones para aplicar el modelo denso -independiente:

Se asume:

- a.- La Inmigración y la inmigración están balanceadas, entonces los nacidos vivos y los muertos son los únicos factores que determinan la densidad de la población.
 - b.- Todos los individuos son idénticos especialmente respecto a sus probabilidades de muerte y de producir descendencia.
 - c.- La población consiste solamente de hembras partenogénicas, por lo cual ignora cambios numéricos asociados con el apareamiento.
 - d.- Los recursos ambientales son infinitos, por lo cual los únicos factores que afectan el tamaño de la población son las tasas intrínsecas de nacimiento y mortalidad de los organismos.
- Estas asunciones le permiten implementar el modelo en dos alternativas de ciclos de vida.

Crecimiento geométrico con generaciones discretas

Este modelo de crecimiento denso-independiente puede ser implementado en muchas especies de plantas, insectos, moluscos, mamíferos y en otros organismos que presentan reproducción estacional.

Condiciones para aplicar el modelo:

Se asume:

- a.- Los individuos de estas poblaciones comprenden determinado número de cohortes que están en el mismo estado de desarrollo.
- b.- Que un intervalo se inicia con la aparición de neonatos o recién nacidos.
- c.- Si los individuos sobreviven lo suficiente, producen otra cohorte de descendientes en el inicio del siguiente intervalo.
- d.- Los padres mueren todos antes que la descendencia nazca, como en las plantas anuales o pueden sobrevivir para reproducirse nuevamente, así estas generaciones están parcialmente superpuestas, como muchos mamíferos. En cualquier caso, los juveniles aparecen en grupos prácticamente sincrónicos separados por intervalos sin reclutamiento. Este crecimiento discreto de las poblaciones está mejor descrito por una ecuación de diferenciación finita.

Si:

N_t = tamaño de la población en el tiempo t

b = nacimientos / hembra / intervalo

p = probabilidad de sobrevivir el intervalo

Entonces:

$$N_{t+1} = p N_t + pb N_t = (p+pb) N_t \quad (1)$$

Si se define el término común con tasas de natalidad y mortalidad como un parámetro simple $\lambda = (p + pb)$, que define el número de sobrevivientes más sus aportes en progenie,

Entonces:

$$N_t = \lambda N_{t-1} = \lambda (\lambda N_{t-2}) = \lambda^t N_0 \quad (2)$$

λ es la tasa de crecimiento geométrico o también denominada tasa de cambio en la población en un intervalo discreto t . Uno de los atributos de λ es que puede operar en intervalos de tiempo que no necesariamente correspondan a una generación.

De acuerdo a los valores de λ ,

Si: $\lambda = 1 \rightarrow$ los individuos pueden mantener el reemplazo de sí mismos, entonces el tamaño de la población se mantiene constante.

Si: $\lambda < 1 \rightarrow$ la población disminuye numéricamente hacia su extinción.

Si: $\lambda > 1 \rightarrow$ la población aumenta de tamaño.

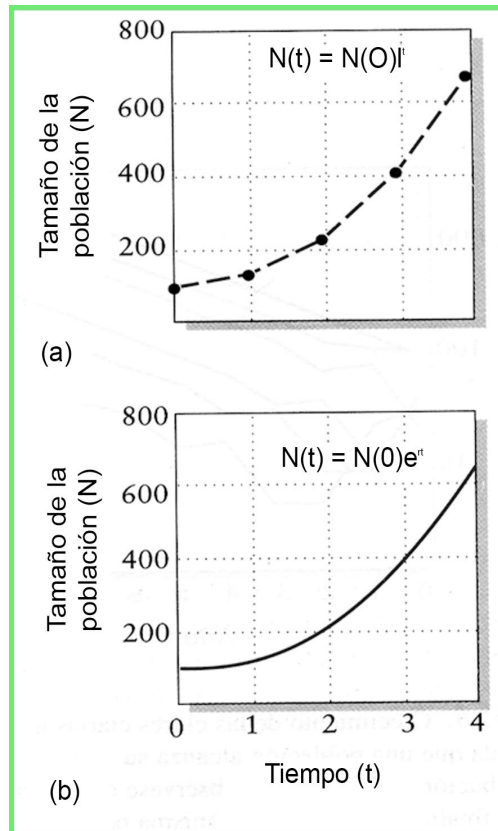
Si: λ puede permanecer constante, es posible predecir el tamaño de la población a futuro y a partir de una tasa de crecimiento λ conocida. Asimismo, si conocemos el tamaño inicial de la población (N_0) y el intervalo sobre el cual ocurre el crecimiento es (t) y empleando la ecuación:

$$N_t = \lambda^t N_0 \quad (3)$$

El crecimiento de las poblaciones discretas y denso-independientes es geométrico y sucede sobre intervalos iguales de una generación, puesto que los nacimientos y muertes rara vez están uniformemente distribuidos a lo largo de su vida.

Figura 4.2

Modelo lineal de crecimiento geométrico denso-independiente con crecimiento continuo exponencial



Nota. (Recuperado de Rodríguez 1999)

Crecimiento exponencial con generaciones continuas

Supongamos ahora que debemos analizar una población de caracoles o de nuestra propia especie (*Homo sapiens*) que presentan una estrategia de vida con reproducciones continuas, a desde que alcanzan la edad reproductiva (adultos reproductivos), y cuyas generaciones se superponen. Así, a lo largo del año es factible observar, al mismo tiempo, todas las edades y estados de desarrollo. O sea, que es posible proponer un crecimiento continuo de la población y que se define y se ajusta mejor empleando una ecuación diferencial. Ésta última presenta tasas instantáneas de crecimiento. La tasa de crecimiento instantáneo está definido por intervalos infinitesimalmente pequeños.

Si:

N_t = tamaño de la población en el tiempo t

b = nacimientos / hembra / intervalo

p = probabilidad de sobrevivir el intervalo

Entonces el crecimiento de la población estará dado por:

$$dN / dt = (b - d) N_0 \quad (4)$$

Si reunimos las tasas de natalidad y mortalidad en una variable simple: $r = b - d$, que llamaremos tasa intrínseca de crecimiento natural o crecimiento exponencial,

Entonces tendremos:

$$dN / dt = r N_0 \quad (5)$$

Nuevamente, el crecimiento de la población es proporcional a N (r es la proporcionalidad constante). Si:

$r = 0$ → las tasas de nacimiento y mortalidad están balanceadas, los individuos rigen su propio reemplazo y el tamaño de la población es constante.

$r < 0$ → la población se contrae hasta la extinción.

$r > 0$ → la población crece.

Si se divide la tasa de crecimiento poblacional por el tamaño de la población N Entonces:

$$dN / Nd_t = r \quad (6)$$

A partir de aquí r también es llamada tasa de crecimiento *per capita*. El crecimiento denso-independiente implica que la tasa de crecimiento por individuo es constante.

La forma diferencial de este modelo continuo de crecimiento (ecuación 5) puede ser integrada para predecir tamaños futuros de la población (análoga a la ecuación 3 para el caso discreto):

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (7)$$

Si bien r es una tasa instantánea, su valor numérico está solamente definido sobre un intervalo finito. Es posible definir este intervalo como el promedio de la longitud de una generación, por comparación con los modelos discretos. Si esta tasa permanece constante, entonces se podría predecir el tamaño de una generación futura (N_t) a partir de una tasa constante y conocida de crecimiento (r), el tamaño de población actual (N_0) y el tiempo en el que ocurre (t).

¿Es posible relacionar modelos discretos y continuos?

Comparando los modelos discretos y continuo de crecimiento denso-independiente: sus tasas de crecimiento: λ y r son ambas constantes.

Por ejemplo, si calculamos el doble del tiempo poblacional en ambos modelos para una generación, la comparación asume que el intervalo por el cual el valor numérico de r está definido como el mismo intervalo para λ .

A saber:

Para Crecimiento geométrico discreto:

$$N_t = \lambda^t N_0 = 2 N_0 \quad (8)$$

$$\lambda^t = 2 \quad (9)$$

$$t \cdot \ln(\lambda) = \ln(2) \quad (10)$$

$$t = \ln(2) / \ln(\lambda) \quad (11)$$

Para Crecimiento continuo exponencial:

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad N_0 = 2 N_0 \quad (12)$$

$$e^{rt} = 2 \quad (13)$$

$$r t = \ln 2 \quad (14)$$

$$t = \ln 2 / r \quad (15)$$

Agrupando las expresiones 11 a 15 para el doble del crecimiento poblacional e igualando y resolviendo λ en términos de r , o para r en términos de λ obtenemos:

$$\ln(2) / \ln \lambda = \ln(2) / r \quad (16)$$

$$\lambda = e^r \quad (17)$$

$$\ln \lambda = r \quad (18)$$

¿Por qué analizar el paralelismo y similitud entre modelos discretos y continuos?

Porque las diferencias reflejan la variación natural en los factores biológicos reales. En modelos que incorporan un *feedback* denso-independiente estas diferencias en los ciclos de vida son evidentes y también en los efectos en el comportamiento de la dinámica de poblaciones. Asimismo, las comparaciones entre los modelos continuos y discretos son muy interesantes.

¿Cuán ajustado pueden los modelos geométrico y exponencial describir el crecimiento poblacional en el mundo real?

Las expresiones $\lambda > 1$ o $r > 0$ brindan una descripción matemática explosiva, la población crece de un modo que podría ocupar enteramente la superficie del planeta y presionarse a sí misma a morir (Von Forest, 1960). Los modelos ofrecen una descripción pobre del crecimiento real de una población pues se apoyan en dos asunciones que no son enteramente reales: La primera es que todos los individuos de la población son idénticos y la segunda es que el ambiente es ilimitado, por lo que r puede mantenerse constante.

¿Por qué proponer estos modelos de crecimiento si no son buenos descriptores?

Se proponen estos modelos lineales pues reflejan la lógica de ideas simples, que generalmente se emplean como líneas de base para generar y explorar modelos más realistas y ajustada a una población determinada, pues el comportamiento del cambio numérico de las poblaciones no es ni universal ni estático.

Crecimiento logístico. Denso-Dependiente

“El estadístico belga Pierre François Verhulst (1804-1849), que era discípulo de Quetelet, elaboraba en 1838, la ecuación logística, representada por una curva de crecimiento que expresaba por un lado el potencial biótico de crecimiento exponencial y por el otro la resistencia ambiental a dicho crecimiento. De acuerdo con Verhulst, la tasa de crecimiento de la población humana disminuye, a medida que aumenta el número de habitantes.” (Schnack 2013).

El modelo logístico de crecimiento poblacional denso-dependiente, asume que el tamaño de una población depende de una función lineal que cuya función demuestra un efecto negativo en el tamaño de la población a medida que el crecimiento *per capita* aumenta. Para la aplicación de este modelo es necesario conocer el tamaño inicial de la población (N_0), el tamaño sostenible por el ambiente o hábitat ocupado por la población, también conocido como capacidad de carga (K); la tasa intrínseca de crecimiento de la población (r) y, según el tipo de población, el retraso temporal de la respuesta numérica (T) frente al límite de crecimiento dado por la carga ambiental. En definitiva, el modelo denso-dependiente impone un *feedback* o retroalimentación negativa a la tasa de crecimiento *per capita*.

Generalmente, las poblaciones crecen inicialmente muy rápido y a presión constante. Esto hace que, al aumentar significativamente el tamaño poblacional, comiencen a aparecer presiones entre los individuos de la población, como la competencia intraespecífica. Así es que se alcanza un estado de equilibrio, alrededor del límite K .

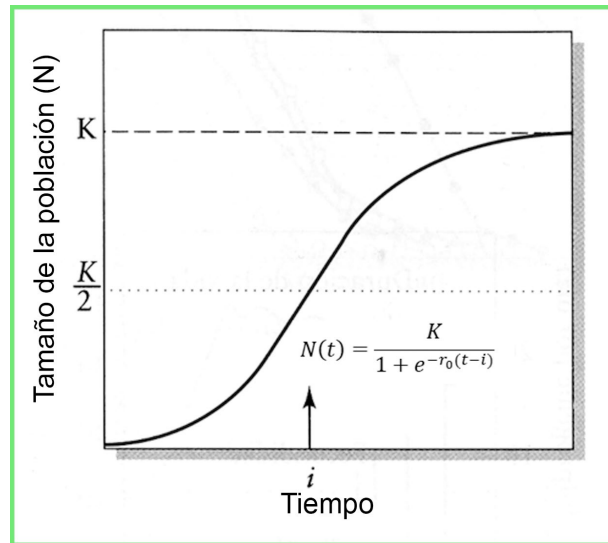
Por otro lado, es importante señalar que la capacidad de carga ambiental K se expresa en número de individuos N . La expresión $(K-N)$ ofrece una medida de la capacidad de carga no utilizada por los individuos y $(K-N/K)$ estima la fracción de la capacidad de carga aún no empleada. Así:

$$dN/dt = r N \{(K - N) / K\} \text{ o simplificando } dN/dt=rN (1-N/K).$$

Como se desprende de la figura 4.3, el modelo logístico genera curva sigmoidea de la distribución del crecimiento numérico poblacional entre 0 y K . Dado que la tasa de crecimiento continuo r es exponencial, la tasa máxima de aceleración se observa en $K/2$. En adelante se empieza a generar la interferencia de los individuos dado que al acercarse a la K el crecimiento tiende a 0 .

Figura 4.3

Curva de modelo de crecimiento logístico



Nota. Recuperado de Rodríguez (1999)

Si **N** es bajo y cercano a **0**, significa que el ambiente está muy poco utilizado por parte de la población, y en ese caso **dN/dt** es cercano a **r**. Si **N = K** implica que el ambiente está totalmente explotado o usado, y **dN/dt = 0**. En este modelo de ecuación diferencial, **r** es una tasa instantánea, pero este valor numérico está definido sobre un periodo finito de tiempo. Para simplificar la comparación con su análogo modelo discreto, se puede estimar el arbitrario periodo de tiempo medio de longitud generacional.

Asimismo, en varios casos particulares de poblaciones, el *feedback* de la densidad no es instantánea, generando lo que se conoce como retraso en la respuesta numérica. Donde **T** es el tiempo de retraso, medida en unidades del tiempo promedio generacional.

Entonces:

$$dN/dt = r N \{(K - N_{(t-T)}) / K\}$$

donde:

T = tiempo promedio del tiempo generacional.

¿Cómo afecta este retraso al comportamiento dinámico del modelo logístico?

Una ecuación de diferencias finitas produce una simulación discreta análoga al modelo logístico continuo:

$$N_{t+1} = N e^{r(1-r)(K)}$$

En este caso **r** es una tasa finita de incremento o factor multiplicativo de crecimiento por generación. Puesto que este modelo simula el crecimiento en generaciones discretas, la retroalimentación denso-dependiente no es instantánea y muestra una interesante dinámica que no

presenta el modelo continuo. O sea que, la respuesta instantánea de dN / dt frente a los cambios naturales es muy poco realista en condiciones naturales (Rodríguez, 1999).

Ahora bien, desde el punto de vista ecológico, lo interesante de este elemento teórico es que sugiere que la existencia de retrasos temporales tiene un efecto desestabilizador en la población (Gotelli 2001, pp. 33-34), en el sentido de que cuando el valor de T supera un determinado umbral, la dinámica de la población pasa de ser sigmoidea a estar caracterizada por ciclos amortiguados o por ciclos con límites estables. La densidad, puede ser amortiguada por los propios organismos de la población y sin considerar factores externos a ella.

En realidad, la respuesta instantánea de dN/dt frente a los cambios de N es poco probable o frecuente en condiciones naturales, generalmente transcurre un tiempo desde que la población alcanza un determinado nivel N , o sea una determinada densidad, y que los efectos se transmitan y repercutan sobre las tasas de natalidad y mortalidad, ya que estas tasas consumen un tiempo para llevar a cabo los procesos biológicos necesarios y que al finalizar impactan (produzcan cambio numérico) sobre las tasas mencionadas. Matemáticamente se ha solucionado introduciendo un factor de corrección, en la ecuación logística denominado tiempo de retardo (T).

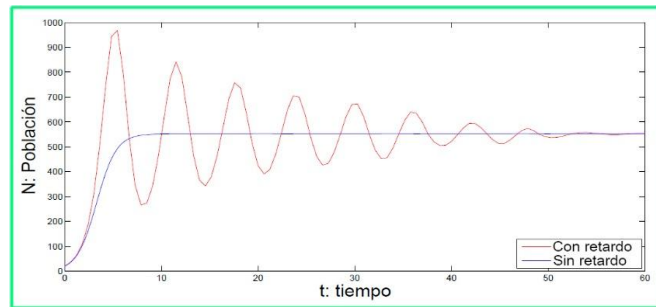
Como se señalara, " T " se mide en unidades de tiempo promedio o generacional. La introducción de este parámetro altera el comportamiento y dinámica del modelo logístico al provocar fluctuaciones alrededor del nivel K . Por otro lado, el grado o nivel de fluctuación depende del producto: (rT) , ya que a medida que aumenta el tamaño de la población pasa de mera oscilación amortiguada en el tiempo a un régimen más permanente de fluctuación sub o sobre compensada alrededor de K . Ahora sí la inclusión de este término de corrección o propiedad matemática adecua mucho mejor el modelo logístico de marras con lo que se observa realmente en condiciones naturales y a los mecanismos de regulación poblacional. En general el tiempo de retardo opera alrededor del año y genera fluctuaciones en las tasas que oscilan entre los 4 años, obviamente depende del tipo de población y lugar donde habitan.

Por último, no es menor realizar una consideración general que, hasta el momento se han tomado modelos deterministas, o sea que, a partir de un número inicial de individuos, es posible predecir el tamaño de la población en el futuro. Sin embargo, es muy frecuente que en la naturaleza se produzcan procesos estocásticos (sucesión de cambios aleatorios) que modifican el ambiente y su influencia sobre la población, además de encontrar también cambios a nivel genético de los organismos. Es así, que si partimos ahora de que cada individuo es una unidad discreta y que aporta una probabilidad de contribuir con descendientes y de una longevidad propia, estimuló fuertemente el desarrollo del modelaje de la dinámica de poblaciones en la llamada Estocasticidad Demográfica (Rodríguez 1999).

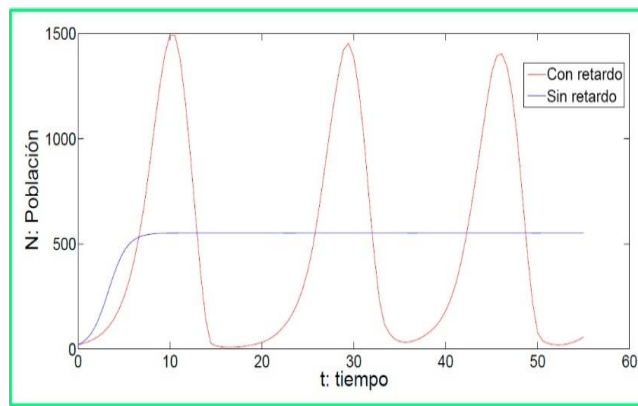
Figura 4.4

A. Modelo Logístico con Retardo = 1.5. **B.** con Retardo = 1.95

A



B



Crecimiento Poblacional y distribución de edades. Tablas de vida

Si bien, la ecología de poblaciones se centra en el estudio del tamaño, dinámica e interacción entre ellas, estamos poniendo atención a las poblaciones cuyos procesos de incremento o disminución en su tamaño poblacional están condicionados por factores intrínsecos o sea por sus nacimientos y muertes.

Respecto al modelo de crecimiento dependiente de la supervivencia y la fecundidad específicas por edad (tablas de vida), cuyos aspectos básicos se consideran en el curso introductorio, aquí refrescamos algunos de ellos, dado que la estructura de esta herramienta permite, entre otras tantas aplicaciones, ajustar el relevamiento de datos y la obtención de estadísticos y parámetros poblacionales confiables que permitan generar proyecciones con metodologías más complejas.

¿Cómo se originan las Tablas de Vida?

Fundamentalmente desarrolladas por compañías de seguros y a efectos de estudios demográficos humanos fueron introducidas por Raymond Pearl (1921-1928). Deevey (1947) fue quien

focaliza la atención de los ecólogos (Pielou 1977). Se considera que la ecuación que mejor podría ajustarse a predecir los cambios numéricos reales era la ecuación discretizada de Euler, que fue concebida a fines del siglo XVIII y que además parte del modelo exponencial (ver para más información Pielou, 1977).

Estos modelos reconocen la existencia de un ciclo de vida en los organismos, que da lugar a poblaciones compuestas por individuos que son distintos en características tales como edad o tamaño, y que su probabilidad de morir y/o su tasa de reproducción varía en función de ellas. Del mismo modo, se asume que la población es cerrada o aislada, cuya dinámica se produce solo por sus reclutamientos (fecundidad) y pérdidas (mortalidad). Estos modelos son discretos, pues consideran que los eventos reproductivos (épocas de apareamiento o de nacimiento) no ocurre continuamente a lo largo del tiempo (en el ciclo de vida del organismo). Si bien la edad es una variable fundamental, puede haber otras variables que condicionan la capacidad reproductiva y la mortalidad. Para analizar los productos en la estructura de edades y su relación con su supervivencia y fertilidad en las distintas edades, es que se desarrolló una herramienta denominada **tablas de vida**. Las tablas de vida pueden evaluar los cambios producidos en la posibilidad de supervivencia de los individuos a determinada edad y/o su fertilidad en las distintas edades. Por otro lado, pueden estar elaboradas en base a los seguimientos de todos los eventos de una sola cohorte de individuos de una población desde el nacimiento a la muerte del último individuo, denominadas **tablas de vida horizontales, de cohorte o dinámicas** o construirse en base a información obtenida a partir de muestreos o censos, denominadas **tablas de vida verticales, estáticas o específicas en el tiempo**. Cabe destacar que las tablas de vida horizontales permiten obtener mejor información poblacional y más confiable. Hasta ahora, los modelos de crecimiento poblacional, han considerado que todos los organismos de la población son **iguales y autorreplicantes**. Se asume que las tasas de nacimiento y mortalidad son independientes de la edad o que los cambios poblacionales ocurren de manera que la distribución de edades permanece inalterada. Con respecto a la ecuación logística, permite interpretar una denso-dependencia o un decrecimiento en la tasa de nacimientos o incremento del número de muertes a medida que la población aumenta.

Ahora bien, se podría asumir que la chance (probabilidad) de un individuo de reproducirse y morir está dada en función de su edad, pero que esta chance no está afectada por el tamaño de la población en la que se encuentra, tal vez porque el número poblacional nunca llega tan alto como para que la denso-dependencia ejerza influencia. Entonces, lo que interesa analizar no es meramente el tamaño de la población después de un periodo de tiempo y a partir de un número inicial de individuos, sino su distribución inicial de edades dentro de la población.

¿ Por qué detectar las edades y su contribución?

Como señala Rodríguez (1999), a pesar de la variabilidad genética (geno y fenotípica) de los individuos de una población, generalmente su caracterización se realiza sobre los **valores promedios** de grupos de individuos de la **misma edad**. Básicamente, sobre la **fertilidad** (capacidad

de dejar descendencia) o **fecundidad** (descendencia efectiva) de las hembras de la población y la probabilidad de muerte de individuos agrupados por edades. Así es que la fecundidad y la probabilidad de muerte por edad, obviamente varía con la edad y determina el comportamiento dinámico de la población como unidad. Así es claro el carácter fundamental de conocer la denominada **estructura de edades**, o sea cómo se reparten los individuos en las diferentes clases de edades identificadas, a las que se les puede asociar probabilidades de **supervivencia, mortalidad y fecundidad o fertilidad**.

La información reunida sobre estos estadísticos específicos para cada (fecundidad o fertilidad, supervivencia o mortalidad) se ordenan en la denominada **tabla de vida**.

Se asume:

- La edad es una variable importante para acercarnos a las proyecciones más ajustadas a los cambios numéricos poblacionales reales.
- Cada edad presenta una cierta supervivencia (o mortalidad) y fertilidad (o fecundidad).
- Los estadísticos específicos por edad y los parámetros se obtienen de la fracción hembras.
- Asumir que la chance (probabilidad) de un individuo de reproducirse y morir está dada en función de la edad, no implica que esta chance esté afectada por el tamaño de la población – no intervienen efectos denso-dependientes.

¿Cómo se construyó el modelo?

A partir del modelo exponencial o geométrico se asume que existe una distribución estable de edades y presenta una sola tasa intrínseca de incremento $r = (b-d)$.

En este modelo el n° de reclutados (recién nacidos) (n_0) al tiempo t , es la suma de los descendientes de cada edad:

1.- $n_0(t) = n_x(t) b_x$ donde $b_x = m_x$ (estadístico específico por edad de la tabla de vida).

El n° de individuos vivos a la edad x al tiempo $t =$ al n° de reclutados x el tiempo antes y que sobrevive en el presente (l_x), entonces:

2.- $n_0(t-x) l_x = n_x(t)$

Entonces:

3.- $n(t-x) = \sum n_x(t-x) l_x m_x$

En una población estable en edades, cada clase crece en forma exponencial de acuerdo a la relación

$n_x(t) = n_x(t) e^{rt}$

Entonces, al calcular el tamaño de la edad anterior debemos revertir el signo de r

4.- Sustituyendo en 3. $n_0(t-x) = n_0(t) e^{-rt} l_x m_x$

5.- Finalmente si divido ambos miembros por $n_0(t)$

Ecuación de Euler (fines Siglo XVIII)

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

¿Qué tipos de tablas de vida se emplean?

Según donde se desarrollen:

Experimentales: en condiciones de laboratorio y/o ambientales controladas. Generalmente se adecuan a organismos de ciclo de vida corto.

Ecológicas: se construyen en condiciones naturales.

Según la estrategia de obtener los datos de la cohorte:

Se han generado dos herramientas básicas de tablas de vida: verticales o estáticas y horizontales o por cohorte. La vertical responden básicamente a la posibilidad de coleccionar los datos a partir de un muestro de campo, y suponiendo que representa a la cohorte. La segunda estrategia permite seguir todos sus eventos a lo largo del ciclo de su vida, siendo mucho más precisa en las estimaciones de las edades y de la supervivencia y mortalidad asociada a ellas.

Verticales o Estáticas: Se basa en una cohorte imaginaria que se obtiene a partir de la estructura de edades de la población en un momento dado, en base a un muestreo o censo. Se adecua a poblaciones de ciclo de vida largos y en condiciones naturales. Para aplicar este tipo de tablas de vida se puede establecer una cohorte siempre y cuando la tasa de supervivencia sea constante. Si las tasas de supervivencia y mortalidad son muy variables los resultados no son muy buenos ni claros. De todos modos, puede brindar aspectos generales de la cohorte.

¿Cómo se obtienen los datos para la tabla de vida vertical?

- 1.- Siguiendo a Rabinovich (1978), se realiza una estimación muestreo o censo en un momento dado.
- 2.- Se asume que la población se halla estacionaria y con una considerable superposición de generaciones.
- 3.- Es requisito fundamental para este tipo de tablas de vida el reconocimiento e identificación de las edades de los individuos de la población.
- 4.- La tabla de vida se basa en el número de individuos vivos al momento del muestreo.

A continuación, en la tabla 4.1 y Figura 4.5, un clásico ejemplo de la correcta aplicación de una tabla vertical es el desarrollado por Lowe (1969), realizada en el relevamiento iniciado en 1957, año tras año, del ciervo rojo en la isla Rhum de Scotland. Al momento del muestreo se relevaban los restos óseos, Así el relevamiento de las edades y estimaciones de la mortalidad fueron indirectas.

Tabla 4.1

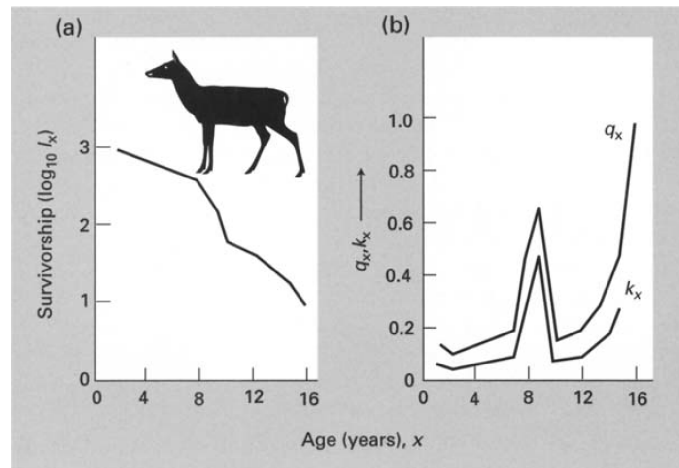
Tabla de vida estática o vertical del ciervo rojo (Tomado de Lowe, 1969)

x (years)	x_x	l_x	d_x	q_x	B_x	Smoothed				
						l_x	d_x	q_x	$\log_{10} l_x$	k_x
1	129	1000	116	0.116	0	1000	137	0.137	3.000	0.064
2	114	884	8	0.009	0	863	85	0.097	2.936	0.045
3	113	876	48	0.055	0.311	778	84	0.108	2.891	0.050
4	81	625	23	0.037	0.278	694	84	0.121	2.841	0.056
5	78	605	148	0.245	0.302	610	84	0.137	2.785	0.064
6	59	457	-47	—	0.400	526	84	0.159	2.721	0.076
7	65	504	78	0.155	0.476	442	85	0.190	2.645	0.092
8	55	426	232	0.545	0.358	357	176	0.502	2.553	0.295
9	25	194	124	0.639	0.447	181	122	0.672	2.258	0.487
10	9	70	8	0.114	0.289	59	8	0.141	1.771	0.063
11	8	62	8	0.129	0.283	51	9	0.165	1.708	0.085
12	7	54	38	0.704	0.285	42	8	0.198	1.623	0.092
13	2	16	8	0.500	0.283	34	9	0.247	1.531	0.133
14	1	8	-23	—	0.282	25	8	0.329	1.398	0.168
15	4	31	15	0.484	0.285	17	8	0.492	1.230	0.276
16	2	16	—	—	0.284	9	9	1.000	0.954	—

Nota: a.- Edades (x) en años. Supervivencia específica por edad ($\log_{10} l_x$) y b.- Tasa de mortalidad específica por edad (q_x) y Killing power (fuerzas de mortalidad) (k_x)

Figura 4.5

a. *Curvas de Supervivencia y b. mortalidad del ciervo rojo*



Este modelo de tablas de vida ha sido utilizado para vertebrados, y especialmente mamíferos de gran porte. En la Argentina, también se ha comenzado y realizado este tipo de estudios en el Sur en las poblaciones de ciervos, entre otros.

Por último, es importante señalar para aquellos interesados en mayor información sobre este tipo de tablas de vida, consultar a Begon et al. (1996).

¿Cómo se obtienen los datos para las tablas de vida horizontal?

Según se mencionó tanto como para las tablas de vida de supervivencia o mortalidad y las de fecundidad o fertilidad, se elaboran en base al seguimiento de todos los eventos de una sola cohorte de individuos, desde el primer nacimiento hasta la muerte del último organismo. Este tipo de información resulta mucho más confiable que la que se obtiene en las tablas de vida verticales.

En la tabla 4.2 se pueden observar los estadísticos cuyos valores se discriminan por edad. A saber:

X = edades. Este estadístico conlleva una adaptación al ciclo de vida de la población en estudio. No presenta una condición de escala temporal. Por ejemplo, podríamos discriminar una población de ratones, que viven entre 1 y 2 años. Por otro lado, una población de elefantes africanos que viven de 60 a 70 años. Para los ratones podría considerar que cada edad corresponde a 1 mes, contabilizando entonces su supervivencia y aportes en descendencia por fecundidad mensualmente, con un total de 24 clases de edades. Del mismo modo puedo plantear 20 edades para los elefantes, donde cada edad equivale a tres años cada una alcanzando también unas 20 edades. Esta condición o atributo de la **edad**, permite que independientemente de la vinculación o no, genética, biológica o distributiva, los productos en estadísticos, pueden ser comparados de acuerdo a esta distribución de las edades. Para ajustar las comparaciones, si es necesario se pueden estandarizar:

N₀ = 1000. El número inicial de individuos se lleva a 1000. Seguramente la población inicial de ratones será mucho mayor que la de elefantes en edad inicial. Sabiendo que estoy trabajando con una población que como dijéramos más arriba, sus cambios dinámicos están sujetos solo a los cambios en nacimientos y sobre vivencia por edad: entonces:

n_x = n° de individuos observados/edad (llevada a 1000). Esta operación hace que los resultados de los estadísticos y parámetros sean comparables entre especies muy disímiles, lo que permite realizar inferencias diversas sobre las tendencias obtenidas

A continuación, en la tabla 4.2 se ordenan los estadísticos específicos por edad la tabla de vida de supervivencia (supervivencia, mortalidad, tasa de mortalidad, expectativa de vida).

Tabla 4.2

Estadísticos de una tabla de vida de supervivencia

SUPERVIVENCIA		
x	Edades	
n_x	n° individuos observados	
N_x	n° individuos llevados a 1000	
l_x	N_x/N_0	Proporción de individuos sobrevivientes a la edad x
d_x	$N_{(x-1)} - N_x$	N° de individuos que mueren entre las edades (x-1) y x
q_x	$d_x/N_{(x-1)}$	Tasa de mortalidad a la edad x. Probabilidad de morir entre las edades (x-1) y x
e_x	$\sum_{y=x}^{\infty} l_y/l_x$	Expectativa de vida. Indica cuánto vivirá en \bar{x} un individuo que haya alcanzado la edad x; donde:
l_y	$(n_x + n_{x+1})/2$	Es el promedio del n° de individuos que sobreviven en el intervalo x y (x+1)

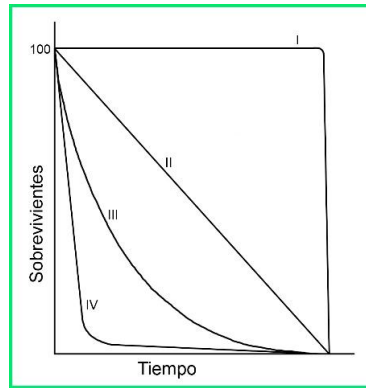
Tipos de curvas de supervivencia

En la siguiente Figura 4.6, se pueden observar los cuatro tipos simple de curvas de supervivencia. según Slobodkin (1966). Entonces, se calcula la expectativa media de vida (e_x) para una edad x además del área de supervivencia para todas las edades subsiguientes y se mide por el valor de l_x .

Para la curva tipo I, la e_x mediana, media y máxima al nacimiento son similares. La mortalidad (dx y qx) se acumula en las últimas edades. Este tipo de curva es característica de los primates y humanos que presentan camadas de pocos descendientes. Estas especies son longevas y si bien suelen presentar un aumento perinatal del riesgo de muerte (mortalidad crítica), han desarrollado cuidados parentales que favorecen su supervivencia y alcanzar o acercarse a su longevidad máxima. La curva tipo II presenta una tendencia de mortalidad dada por una fracción constante de individuos que mueren por unidad de tiempo. En I y II la e_x que le queda por vivir a cada individuo disminuye con la edad. La curva tipo III presentan una misma proporción de individuos que mueren independientemente de la edad. Las curvas II y III son características de aves y reptiles. Por último, en la curva tipo IV concentra la mortalidad en las edades juveniles (pre reproductivas) cuyas camadas suelen ser muy numerosas y carecen de cuidados parentales. Característica de árboles, peces y de invertebrados, como los caracoles.

Figura 4.6

Tipos de Curvas de Supervivencia I a IV



Nota. Tipo I: Mortalidad concentrada en las últimas edades. **Tipo II:** Mortalidad constante por edad. **Tipo III:** Riesgo de mortalidad constante a cada edad. **Tipo IV:** Mortalidad concentrada en las primeras edades.

Estadísticos de tabla de vida horizontal de fecundidad

Recordando que las tablas de vida se ordenan sobre la base del número de hembras de la población, dado que las hembras son las que producen la descendencia, tanto en hembras como en machos. En la tabla 4.3 definimos los estadísticos específicos por edad y tasas, también denominadas parámetros reproductivos. En esta tabla de vida se inicia con **m_x** = número promedio de huevos (descendientes) puestos / hembras.

Tabla 4.4

Estadísticos específicos por edad y tasas reproductivas que se obtienen a partir de la tabla de vida

FECUNDIDAD		
m_x	n° \bar{x} huevos/hembra	Promedio de huevos producidos por los individuos hembra a la edad x
TRB	$\sum_{y=0}^{\infty} m_x$	Tasa reproductiva bruta
Ro	$\sum_{y=0}^{\infty} m_x l_x$	Tasa reproductiva neta
T	$\sum_{y=0}^{\infty} m_x l_x / Ro$	Tiempo generacional (de huevo a huevo)
r	$\ln Ro / T$	Tasa intrínseca de crecimiento natural. A partir de: $1 = \sum_{y=0}^{\infty} l_x m_x e^{-rx}$
V_x	$e^{rx} / l_x \sum_{y=x}^{\infty} e^{-ry} l_y m_y$	Valor reproductivo. Es la suma de su aporte reproductivo a la edad x y su aporte reproductivo residual (combinación de su expectativa de vida y fecundidad en edades futuras), donde:
	$l_y m_y$	Indica todas las edades por las que pasarán las hembras desde la edad x a ∞

Valor reproductivo

El valor reproductivo mide el número de descendientes hembra producido en determinado momento por hembras de edad x . Es decir, intenta medir qué sucede si se elimina un individuo (hembra), cuántos individuos menos habrá en la población en la siguiente generación.

El concepto de V_x se expresa en términos generacionales.

Una cualidad del valor reproductivo, es que se puede obtener por edad y su valor total. Permite implementar diferentes estrategias de manejo poblacional. Por ejemplo, para control de especies dañinas (plagas y de importancia sanitaria) calculando el valor reproductivo específico por edad (V_x), se determinan cuáles son las edades más cercanas y previas al mayor valor reproductivo, importante para implementar medidas de control e inhibir el inicio de los eventos de producción de descendencia. Así, se obtiene el valor reproductivo máximo (alfa α), antes de la primera reproducción y el mínimo (mínimo ω). A los fines de la conservación de especies, α y ω también son útiles y se utilizan en sentido contrario o sea arbitrar estrategias que permitan sostener o aumentar el tamaño poblacional.

Por otro lado, el valor reproductivo no tiene en cuenta directamente comportamientos de cuidados parentales. Por ejemplo, entre los primates las crías nacen muy desvalidas y requieren intensos cuidados para su supervivencia. O sea que, se puede definir como una conducta particular de los progenitores que favorece o aumenta la eficacia de la progenie. Así, la *clase de edad cero*: *0 (*Define la *edad* de independencia *respecto al cuidado parental*). En fin, cada caso requiere de una exhaustiva medición de los costos y beneficios de esa inversión energética, cuyo campo de análisis escapa a nuestros objetivos.

Volviendo al valor reproductivo, como se muestra en la table 4.3, algunas veces es útil dividir el valor reproductivo en dos componentes: la progenie esperada en el futuro inmediato frente a progenie esperada en un futuro más lejano. Para una población que no está creciendo: El segundo término del miembro de la derecha representa la esperanza de progenie de un organismo de edad x en un futuro lejano (cuando la edad es $x + 1$ o más) y se denomina valor reproductivo residual (Williams, 1966 b). Reordenando se demuestra que el valor reproductivo residual (V_a^*) es igual al valor reproductivo de un organismo del intervalo siguiente de edad, $v+1$, multiplicado por la probabilidad de sobrevivir desde la edad x hasta la edad $x + 1$ o más. En resumen, cualquier par de parámetros específicos respecto a la edad de mortalidad y fecundidad presenta sus valores implícitos T , R_0 , r , y de V_x y V_a^* .

Por último, es importante señalar que las tasas reproductivas de crecimiento poblacional tanto de modelos discretos (R_0) y continuos (r) matemáticamente son equivalentes (tabla 4.4), es decir se demuestra que el modelo discreto deriva del modelo exponencial continuo.

Tabla 4.5

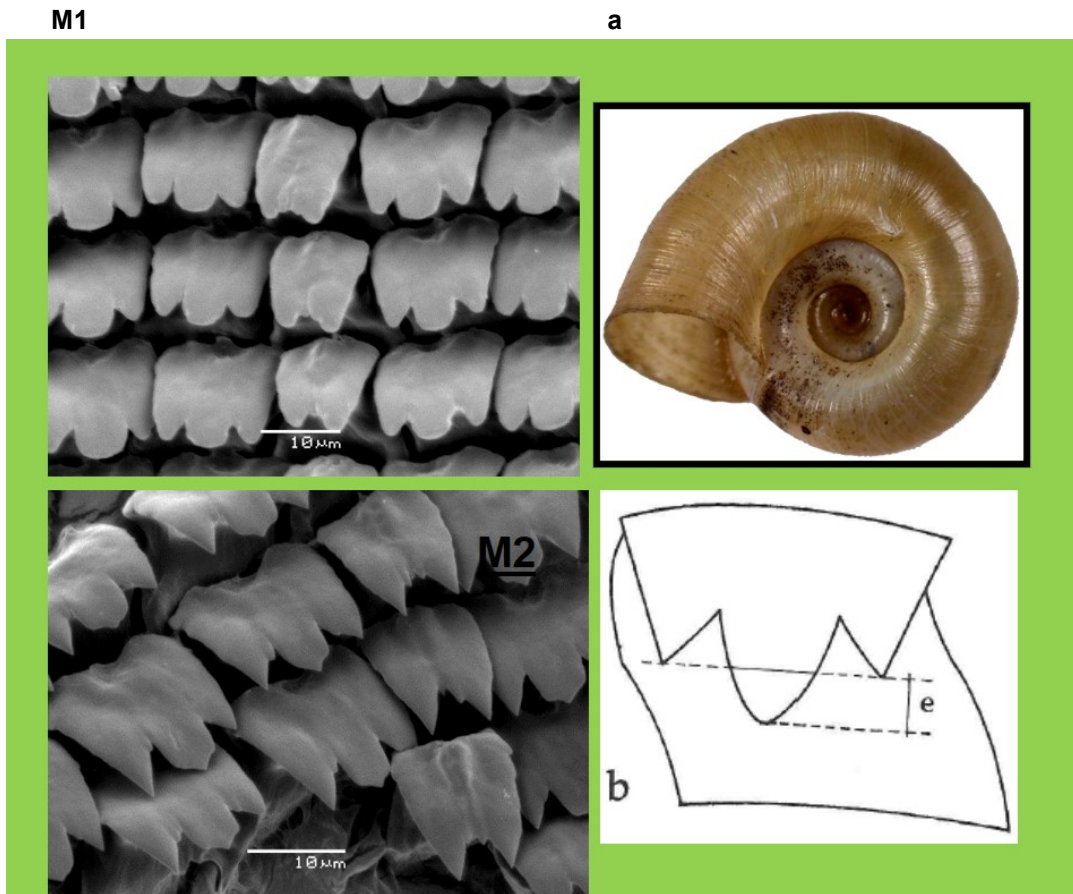
Modelos discretos y continuos y equivalencia entre las tasas reproductivas R_0 y r

Modelos discretos	Modelos continuos
Tasa de reemplazo	
$R_0 = e^{rT}$	$dN / dt = r N_0$
	$N = N_0 e^{rt}$
Tasa instantánea de crecimiento	
$r = \ln R_0 / T$	$N / N_0 = e^{rt}$ $N / N_0 = R_0$
Tasa finita de crecimiento	$R_0 = e^{rT}$ $\ln R_0 = rT$
$\lambda = e^r$	$r = \ln R_0 / T$

Por último, se presenta un caso de tablas de vida horizontal de supervivencia y fecundidad, realizada en condiciones experimentales. Los individuos de una población natural de caracoles de agua dulce (*Biomphalaria peregriana*) - A° Zapata, La Plata- frecuentemente habitan los humedales de la Argentina y son eficaces raspadores y degradadores de la materia orgánica. Además de ser potenciales propagadores de la esquistosomiasis mansónica (Rumi, 1995). Entre los individuos recolectados, unos se alimentaban en carpetas pleustónicas y otros en bentos. A efectos de verificar si existía algún patrón morfológico vinculado al lugar de alimentación o la oferta de alimento, es que se realizó, primeramente, una comparación morfológica y estadística de las diferencias observadas entre sus rádulas (denominadas morfos M1 y M2) (Fig. 4.9). Tales diferencias resultaron altamente significativas. A partir de estos resultados, se inició el estudio demográfico, empleando tablas de vida por cohortes y experimentales, a efectos de relacionar las diferencias morfológicas con la estrategia de alimentación y los posibles cambios numéricos poblacionales.

Figura 4.7

a) Dientes laterales de rádulas de *B. peregrina*. b) e indica la porción del mesocono con diferente altura entre morfos

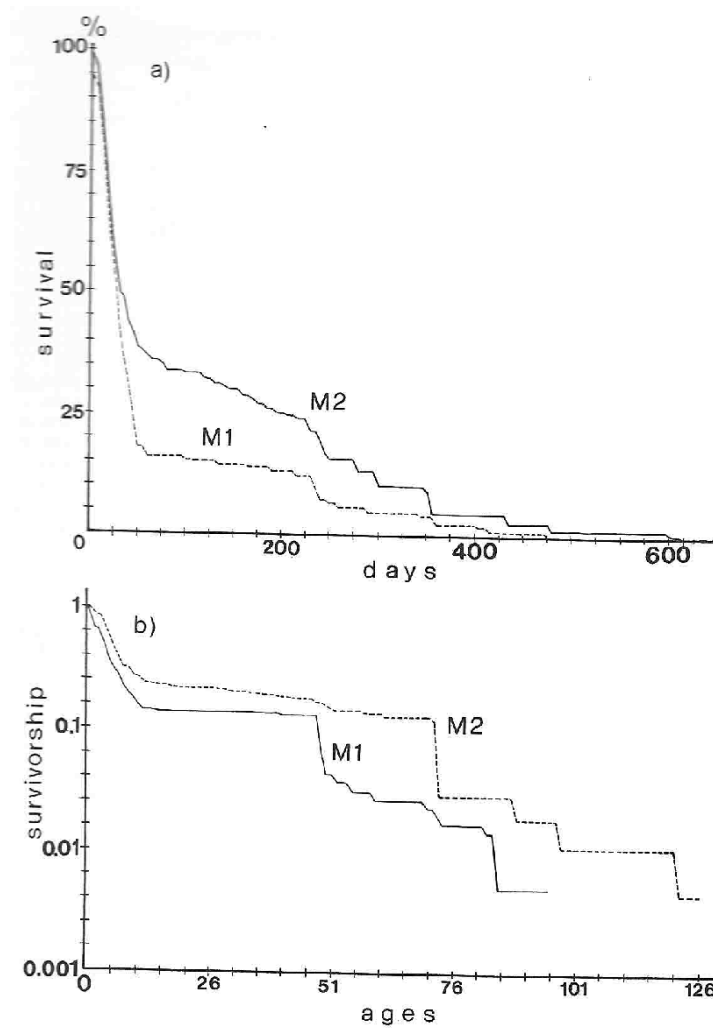


Nota: a) Dientes laterales de rádulas de morfos M1 (MEBx2500) y M2 (MEBx2000) de *B. peregrina*. b) e indica la porción del mesocono con diferente altura entre morfos. **M1**: tipo síncel-plano y **M2**: forma de daga punteaguda y cúspides accesorias.

Respecto a las tablas de vida, ambas mostraron curvas tipo IV (Slobodkin, 1966). La supervivencia fue mayor en M2 (edad 126 o 630 días) que en M1 (edad 95 o días 475) Con una tasa inicial de mortalidad de 38% y 18%, respectivamente (**Figs. 4.10**).

Figura 4.8

a) Porcentaje de sobrevivientes diarios de caracoles con modelos **M1** y **M2** radular. b) Porcentaje de sobrevivientes por edad para **M1** y **M2**.



Observando la **Figura 4.11**, desde las edades 11 a la 23, para M1 la mortalidad es casi constante para los caracoles, y escasamente variable para M2. La expectativa de vida y el valor reproductivo muestran un aumento exponencialmente positivo. De acuerdo a lo esperado, la expectativa de vida es prácticamente constante. Próximo al comienzo de las edades reproductivas, el valor reproductivo, como es de esperar, alcanza su máximo, justo en la edad anterior a la primera reproducción, decreciendo mientras aumentan las puestas de huevos: a los 245 días para los caracoles M1 y a los 360 días para los M2. El incremento en la tasa de mortalidad (q_x) al comenzar este periodo podría deberse a la inversión reproductiva empleada durante las posturas de huevos.

Por otro lado, cuando se tienen en cuenta juntos los estadísticos de sobrevivencia y fecundidad, M1 muestra los valores de V_x , TRB, R_0 y r más altos, mientras que exhibe comparativamente

más bajo T, supervivencia específica l_x y N_x y expectativa de vida por edad : e_x . En cambio, M2 exhibe las más baja tasa reproductiva y la más alta de supervivencia.

Figura 4.9

Sobrevivencia (l_x); expectativa de vida (e_x) y la fecundidad específica por edad (m_x) de M1 y M2

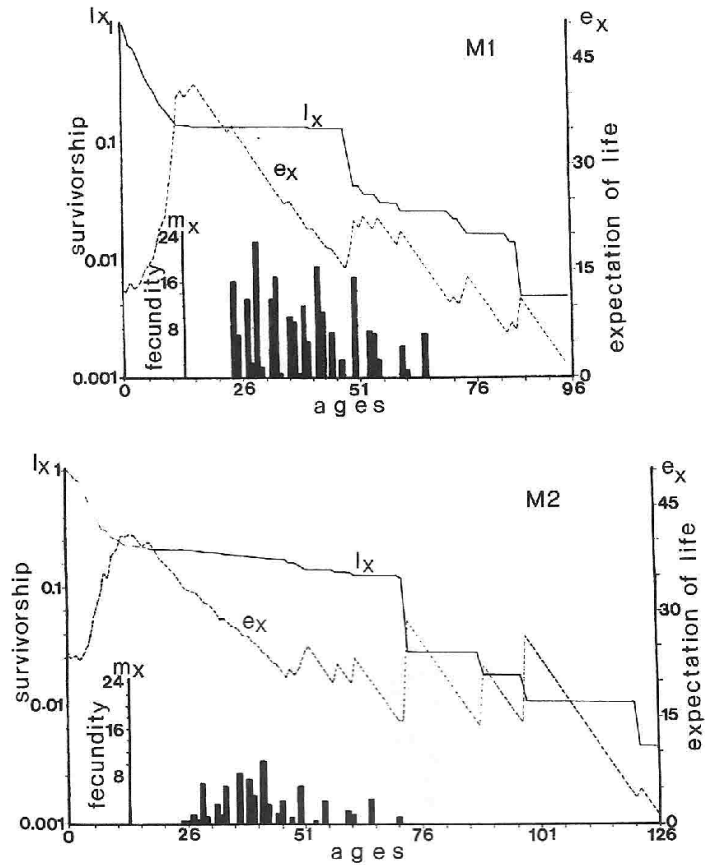


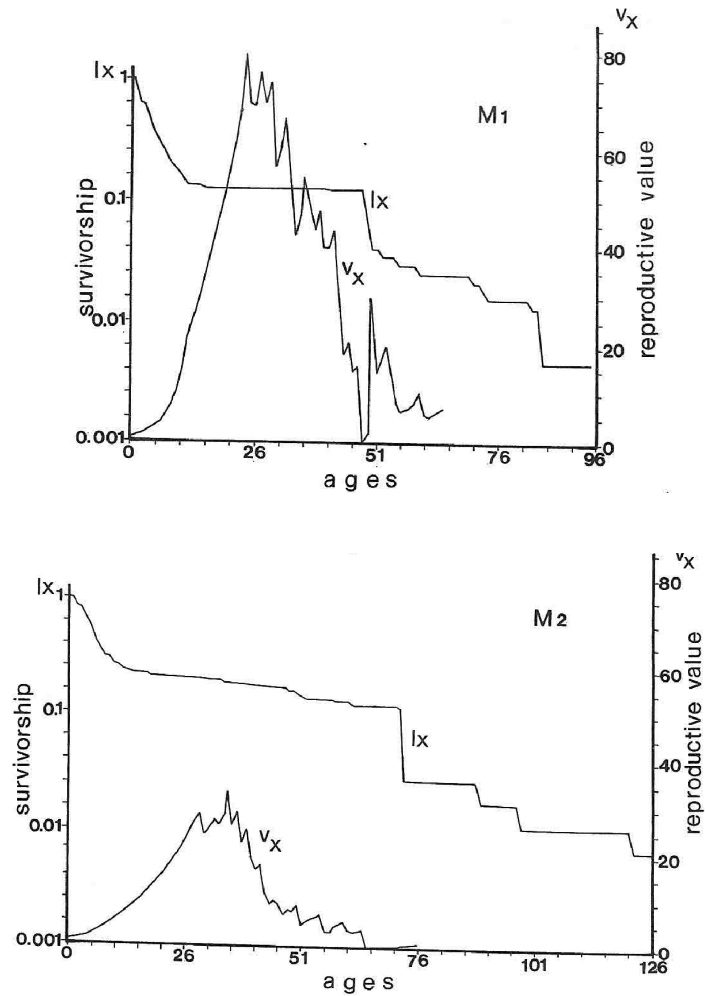
Tabla 4.6

Estadísticos y tasas de supervivencia y reproducción estimados. (TRB): tasa reproductiva bruta; (Ro) tasa reproductiva neta; (r) tasa intrínseca de crecimiento natural, (T) tiempo generacional y longevidad máxima

	M1	M2
TRB	221.97	76.92
Ro	22.97	18.83
T (in ages)	35.97	39.24
r	0.095	0.079
Maximum longevity	95	126

Figura 4.10

Valor Reproductivo por edades (V_x) para **M1** y **M2**



En síntesis, en términos de estrategias de colonización, curvas tipo IV (alta mortalidad inicial y altas tasas de recambio (P/B: producción secundaria / biomasa) se asocian a estrategias “r” como lo sería M1 respecto a M2.

Es posible proponer que la presencia en los dientes radulares de pequeñas cúspides accesorias y los mesoconos en forma de daga podrían favorecer o que sea más eficiente el pastoreo o ramoneo a los caracoles que presentar las rádulas tipo M2.

Matrices de Proyección Poblacional

Modelos: básico y complejos

Los modelos matriciales, en base al ordenamiento, proporción y diferenciación de edades o estados que presentan los individuos de una población a lo largo de su ciclo de vida, permiten

proyectar (calcular) en tiempo y/o espacio los cambios numéricos derivados de la estrategia reproductiva, así como de la proporción de individuos que sobreviven en cada edad y la identificación de aquellas edades o estados en la que es posible la reproducción y que se interpreta y cuantifica como el aporte de individuos a las generaciones futuras.

En definitiva, los modelos matriciales permiten proyectar la dinámica de la población y considera el ciclo de vida de los organismos y reconoce que no son idénticos, que sus diferencias cuali y cuantitativas cambian en el tiempo, por ejemplo: tamaño, forma, estado, edad, contribución a la generación siguiente, y efectos la variabilidad individual sobre la probabilidad de mortalidad y reproducción, entre otros atributos. Es por esto que las denominan **Matrices de Proyección Poblacional**, y que en adelante las señalaremos como **MPP**.

Las proyecciones o también llamadas **simulaciones** nos permiten también visualizar la evolución total de la población o una fracción de ella. También nos permite plantear problemas y/o perturbaciones naturales o inducidas sobre su estructura (edades) o simplemente probar o diseñar estrategias de monitoreo o manejo de las poblaciones, sin necesidad de incurrir en muestreos permanentes que muchas veces suelen resultar invasivos y nocivos, interfiriendo con la evolución natural de la población sujeta a estudio.

Se ha tomado como referencia para cuali-cuantificar el aporte de esta herramienta de trabajo al manejo de poblaciones -naturales, experimentales, bajo conservación, control o explotación- al estudio de **MPP** realizado por Battros (1985), generado inicialmente como un trabajo de tesis de doctorado del autor y posteriormente publicado.

¿Quiénes generaron las MPP?

Los modelos de MPP fueron propuestos por Lewis (1942) y Leslie (1945) en forma independiente. Es importante señalar que las MPP, no reemplazan sino complementan a los modelos discretizados del continuo Euler-Lotka (Lewis, 1942). Según Battros (1985) *“Si bien, sirven para comprender la realidad, no debe confundirse con ella”*.

Entonces, para acercarse lo mejor posible a esa realidad, es que se considera que existe una variable muy importante que es la **edad**. A cada edad identificada se le asocia cierta supervivencia y fertilidad o fecundidad.

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

En el modelo discretizado de Euler:

l_x = proporción de sobrevivientes en el tiempo **x** , de una cohorte originada en el tiempo **0**.

m_x = n° promedio de crías nacidas en una unidad de tiempo a partir de un individuo y cuya edad está en el intervalo ($x \rightarrow x+h$) donde h es un lapso discreto suficientemente pequeño.

Esta ecuación discretizada permite obtener soluciones aproximadas por iteración de **r** .

¿Las MPP qué nos permiten analizar?

Mediante simulaciones (proyecciones) permiten analizar:

- ❖ La Dinámica de las poblaciones.
- ❖ La Evolución total o parcial de las mismas.
- ❖ La Estructura poblacional.
- ❖ Los Problemas de sensibilidad de la población a cambios de fertilidad o mortalidad o supervivencia o frente a perturbaciones naturales o inducidas.
- ❖ Los Sistemas de manejo de poblaciones y optimizarlos.
- ❖ Comparativamente, poner a prueba diferentes métodos de monitoreo o manejo de una población sin necesidad de “Invadir” nuevamente la población y solo implementando situaciones o escenarios diferentes mediante el uso de modelados virtuales.

¿Cuáles son los usos fundamentales?

- ❖ Planificación de estudios de campo.
- ❖ Definición de la información básica a obtener.
- ❖ Control de la información obtenida en campo.
- ❖ Aceptación, rechazo y proposición alternativa de hipótesis.
- ❖ Análisis de sistemas de manejo.
- ❖ Permite el análisis de poblaciones con estructura de edades no estabilizada.

Aspectos poblacionales a tener en cuenta

- ❖ La edad es una variable fundamental. Sin embargo, otras variables pueden condicionar fuertemente la capacidad reproductiva y la mortalidad. Entonces conviene usarlas en lugar de las edades. Por ej.: tamaño en longitud o biomasa.
- ❖ Cuando la ontogenia se da por estadios (larva-pupa-ninfa-adulto). Necesita reunir ciertas condiciones particulares para llevarlos a un modelo de proyección poblacional (mpp).
- ❖ En algunos casos el peso corporal (ovinos adultos) está fuertemente asociado a la capacidad reproductiva.

Previamente al abordaje de la descripción y aplicaciones de las MPP, recordamos que es necesario realizar un repaso general de la estructura y operación en el marco del álgebra matricial. A continuación, mencionamos lo elemental a tener en cuenta para alcanzar algunos objetivos de trabajo.

Repasemos Álgebra matricial

- ❖ **Matriz:** Arreglo de números (o funciones) llamados elementos o componentes de la matriz. Pueden presentar **n** columnas y **m** filas.

❖ **Matriz cuadrada:** igual número de columnas y filas.

❖ **Vector columna:** presenta una sola columna.

❖ **Operaciones matriciales:**

Suma (resta): se suman /restan los componentes homólogos sólo en matrices de igual orden.

Igualdad: dos matrices son iguales cuando lo son todos sus elementos.

Multipliación: NO es conmutativa.

a.- Por lo tanto, $AxB \neq BxA$ (premultiplicación y postmultiplicación).

b.- Por vector columna: el vector columna debe tener tantas filas como columnas la matriz.

c.- Por un escalar: el escalar multiplica a cada elemento de la matriz.

Restricciones de las MPP

El estudio se realiza sobre la fracción de ♀. Se considera que hay suficientes ♂ para fecundarlas.

La probabilidad de supervivencia y reproducción es función de la edad y no está afectada por la densidad.

Las ♀ son iteróparas y la unidad de tiempo discreto se toma entre dos períodos reproductivos. La influencia de los factores ambientales sobre los parámetros de supervivencia y fecundidad son constantes.

No hay migración.

Ningún individuo vive más de m años 0 .

El incremento poblacional es denso-independiente.

Construcción de la MPP

Matriz cuadrada y su dimensión es igual al número de clases de edad o estadios

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{bmatrix}$$

Elementos de la matriz

F_j: reproducción (Fecundidad)

P_{ij}: probabilidad de supervivencia

G_{ij}: probabilidad de transición (cambio de estadio)

Cada elemento a_{ij} representa la contribución de los individuos de la clase j en el censo actual y el conjunto de individuos de la clase i en el censo siguiente.

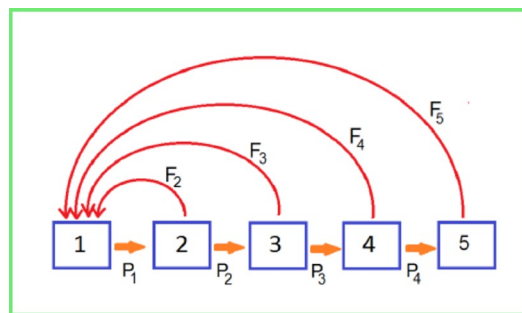
Modelo básico (Leslie 1945)

Ecuación Vectorial $N_{(t+1)} = A N_{(t)}$

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ \vdots \\ n_s \end{pmatrix} (t+1) = \begin{pmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & \dots & F_s \\ P_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \dots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & P_{s-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ \vdots \\ n_s \end{pmatrix} (t)$$

Figura 4.11

Según la matriz anterior, el ciclo de vida de la población indicada abajo, presenta una sola edad de reclutamiento (n_1)



Nota. Todas las edades, menos la primera realiza aportes por fecundación que corresponden a los individuos reclutados en la primera edad en el vector columna.

Descripción de parámetros P y F

- ❖ Supervivencia específica por edad (P_x): probabilidad de que una hembra de edad x a $x+1$ en el tiempo t , esté viva en la clase de edad $x+1$ a $x+2$ en el tiempo $t+1$.
- ❖ Fecundidad específica por edad (F_x): cantidad de hijas producidas en el intervalo t a $t+1$ por cada hembra de edad x a $x+1$, que están vivas en la clase de edad 0-1, en el tiempo $t+1$.
- ❖ Estructura de edades de la población (vector columna): número de individuos en cada edad (n_x). La suma de los n_x nos da el número total de individuos de la población.

Parámetros: Continuos/Discretos

Variables: $l_x, m_x/P_x, F_x$

Relación entre Parámetros continuos y discretos:

valor de r exacto

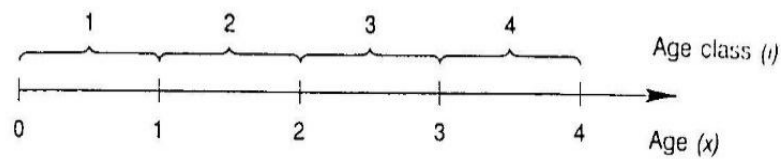
$$\sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x e^{-rx} = 1$$

valor de r aproximado

$$r \approx R_0/T$$

Figura 4.12

Clases de edad para MPP (P_x y F_x) (arriba). *Clases de edad para l_x y m_x en tablas de vida (abajo)*



Otras cuestiones a tener en cuenta

- ❖ **Tipo de población:**
- ❖ **Doméstica:** Límites de las poblaciones, estructura de edades e inmigración y emigración conocidos.
- ❖ **Silvestres:** datos de menor calidad y abundancia.
- ❖ **Calidad de datos:** En ambos tipos se requieren los mismos datos, deben ser de muy buena calidad a efectos de realizar proyecciones (simulaciones) que se acerquen a lo posible.

Aplicaciones de las MPP

- ❖ Muy útiles para el manejo de poblaciones. Si el muestreo o censo es correcto, permite simular los cambios poblaciones, sin necesidad de volver a relevar datos.
- ❖ **Conservación:** objetivo: aumentar la densidad en poblaciones pequeñas. Monitoreo: verificar si existe estabilidad estructural y si la declinación de F y P se debe al ambiente (sensibilidad y elasticidad).
- ❖ **Control:** objetivo: estabilizar la población o disminuir su densidad.
Monitoreo: Se concentra la simulación en determinar la sensibilidad de F y P a factores ambientales a efectos de disminuir la densidad.
- ❖ **Explotación:** La extracción puede ser proporcional o absoluta (n° constante de individuos) objetivo: máxima extracción (beneficio) sin dañar la población.
Proporcionales: se extraen individuos después del periodo reproductivo.
Absolutas: se tiende a extraer ♂ adultos disminuye competencia.

Modelos Complejos de Matrices de Proyección Poblacional

❖ Incorporación de ♂

La consideración biológica más importante a tener en cuenta para la construcción operativa en el cálculo, es que sólo las hembras dejan descendencia. Las hembras producen hembras y también producen los machos. Muchas veces los investigadores generan dos matrices una calcula la producción de hembras por hembra y la otra la producción de machos por hembra.

f_0	0	f_1	0	f_2	0	$n_{0♀}$	$f_0 n_{0♀}$	$f_1 n_{1♀}$	$f_2 n_{2♀}$
F_0	0	F_1	0	F_2	0	$n_{0♂}$	$F_0 n_{0♀}$	$F_1 n_{1♀}$	$F_2 n_{2♀}$
P_0	0	0	0	0	0	$n_{1♀}$	$P_0 n_{0♀}$	$P_0 n_{0♂}$	
0	p_0	0	0	0	0	$n_{1♂}$	$P_0 n_{0♂}$	$P_0 n_{1♂}$	
0	0	P_1	0	0	0	$n_{2♀}$	$P_1 n_{1♀}$	$P_1 n_{1♂}$	
0	0	0	p_1	0	0	$n_{2♂}$	$P_1 n_{2♂}$		
M						N_t		N_{t+1}	
$\sum f_x n_{x♀} = (n_{0♀})_{t+1}$						$\sum F_x n_{x♀} = (n_{0♂})_{t+1}$			

❖ Incorporación de ♀ postreproductivas

El vector columna obtenido a partir de la matriz donde constan todas las edades reproductivas, se multiplica por otra matriz de edades post-reproductivas que presentan en su diagonal principal “unos” para las clases reproductivas y los Pi correspondientes a las clases postreproductivas.

$$n_{\text{postreprod.}} = n_0 \times \pi \text{ Pi} \quad \text{Donde } \pi \text{ es la última edad fértil (r)}$$

❖ Matriz Inversa

Permite proyectar hacia el pasado y estimar tamaño de la población original $N_{t-1} = M^{-1} N_t$

$$N_{t-2} = M^{-1} N_{t-1} \text{ sigio proyectando hacia atrás sucesivamente}$$

❖ Matrices Variables

Cuando la influencia ambiental sobre F y P es muy marcada se debe variar M en cada período. Recordar que los elementos de M son constantes, la variable es el vector columna (en la frecuencia de las clases). No debe alterarse la frecuencia de matrices

$$N_{t+1} = A \times N_t$$

$$N_{t+2} = B \times N_{t+1} = A \times B \times N_t$$

❖ Denso-dependencia

Si F y P están deprimidos por un factor q , densodependiente y constante para todos los i , entonces construimos una matriz diagonal Q_t

$$N_{t-1} = M Q^{-1} N_t$$

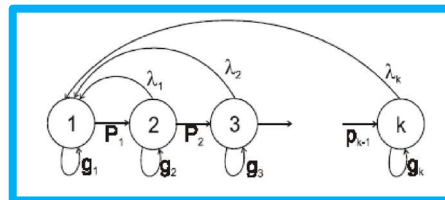
$$N_{t+1} = M_t N_t = M Q_{t-1} N_t$$

❖ **Matrices de estado**

Estas MPP de Estado son también llamados MPP de Lefkovitch (1965) que se agrupan por clases de tamaño o tipos de estados que presenta el ciclo de vida del organismo, como, por ejemplo: en plantas (semillas, plántulas y plantas) o en insectos: como en estadios larvarios en mosquitos y adultos; moluscos bivalvos: como *Panopea globosa*. Una condición particular es que es posible que los individuos no pasen al estado siguiente y sobrevivan un tiempo y mueran en el mismo estado.

Figura 4.13

Ciclo de vida de organismos que presentan la probabilidad de no pasar de estado



Nota. **G**: indica la proporción de individuos que no pasan de estado. **P**: proporción de individuos que sobreviven y pasan a la edad siguiente y **λ**: aportes reproductivos de cada edad a la siguiente generación.

Un individuo en clase de tamaño x puede sobrevivir y crecer al tamaño $x+1$ con probabilidad **P x** , o puede sobrevivir y permanecer en la clase x con probabilidad **G x** . La reproducción produce nuevos individuos del tamaño más pequeño.

$$A_s = \begin{pmatrix} g_1 & \lambda_2 & \dots & \lambda_k \\ p_1 & g_2 & 0 & 0 \\ 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & 0 & p_{k-1} & g_k \end{pmatrix}$$

El Caso de una almeja comerciable del Golfo de California *Panopea giblosa*

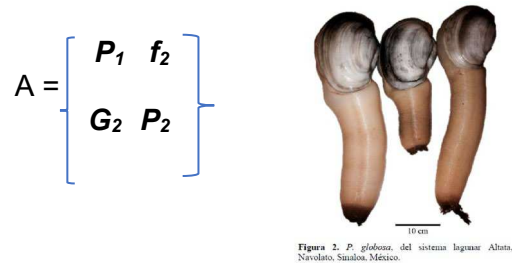
Datos Biológicos

Las almejas de sífon *Panopea* spp, mejor conocidas como almeja generosa (*Panopea generosa*) y almeja globosa (*Panopea globosa*), son uno de los moluscos bivalvos de mayor demanda en el ramo pesquero en las costas de la península de Baja California y Sonora (Ramírez Felix. et al., 2005). El estudio de la almeja generosa comenzó a finales de los 90 cuando investigadores del Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera (CRIAP) Ensenada y de Canadá des-

cubrieron la especie en el Golfo de California. En los últimos diez años esta pesquería ha mostrado un incremento en la producción pesquera. Por el valor que este producto alcanza en el mercado, se buscó el contar con la biotecnología para la producción de semillas de ambas especies, por lo cual, en 2007, el Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO) de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC), inicia la investigación para la reproducción de la almeja. Para 2008 se logra la reproducción de la almeja en el Golfo de California y en el 2010 en el Pacífico, lo cual crea el interés de algunas empresas del noroeste para desarrollar actividades de cultivo. La población de *Panopea gibosa* vive entre 10 y 110 m de profundidad (bentónicos). Alcanzan los 25cm en tamaño y la longevidad media es de unos 65 años y un máximo registrado de unos 120 años.

Figura 4.14

Ejemplares de la almeja comercial Panopea gibosa de baja california y Sonora



En la matriz **A**: P_1 , define la probabilidad de permanencia en el mismo estadio, G_2 , representa la probabilidad de que un individuo sobreviva y pase al siguiente estadio (crecimiento); y f_2 representa la fecundidad.

Sensibilidad y elasticidad

Es importante tener en cuenta que, en los últimos años, se han incorporado estas dos variables, que permiten realizar pequeños ajustes (cambios) en los elementos de la matriz. Si bien como dijéramos al principio, su contenido es constante.

La **Sensibilidad**: evalúa pequeños cambios en cada elemento de la matriz.

La **Elasticidad**: permite pequeños cambios de “escala”. Aproximando la importancia relativa de cada elemento de la matriz en la tasa de crecimiento poblacional (λ).

Según Well (2019) sostiene que, los análisis de sensibilidad constituyen una herramienta que permite hacer inferencias y delinear importantes conclusiones respecto a los objetivos demográficos planteados. Estos estudios son muy útiles pues brindan diferentes perspectivas al momento de generar las discusiones respecto a los objetivos centrales en estudio.

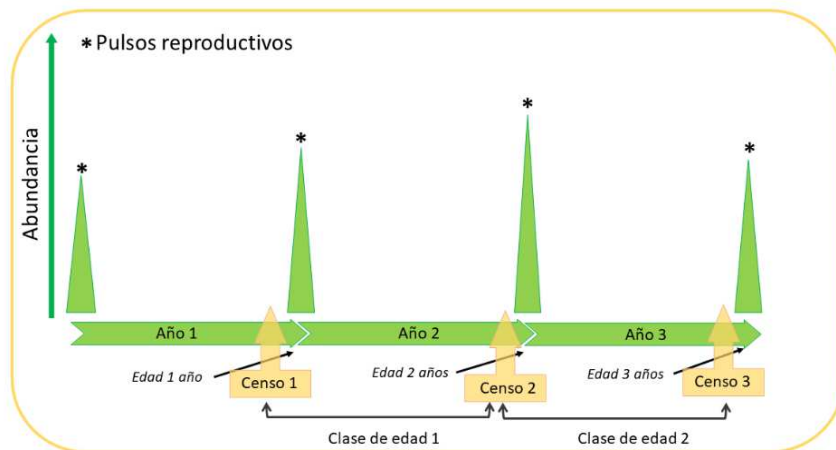
Matrices estacionales

Tipos de Censos

1.- **Prereproductivos:** Con supervivencia y sin reproducción (verano, otoño, invierno)

Figura 4.15

Si los muestreos estacionales son previos a los eventos reproductivos, no logran identificar los reclutamientos



$$MO = MI = MV = \begin{pmatrix} P00 & 0 & 0 \\ 0 & P11 & 0 \\ 0 & 0 & P22 \end{pmatrix}$$

$$NP = MP Nt$$

$$NV = MV NP = MV MO Nt$$

$$Nt+1 = MI MO MV MP Nt$$

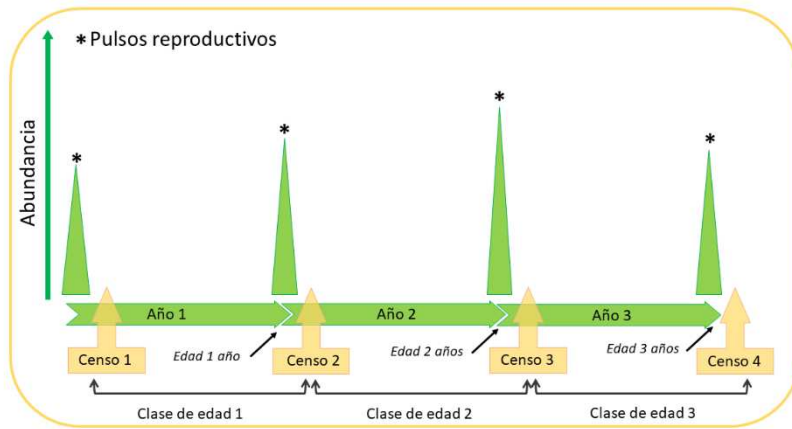
$$MA = (MI MO MV MP)$$

$$Nt+1 = Ma MP Nt$$

2.- **Posreproductivos:** Con reproducción en primavera y solo supervivencia y (verano, otoño, invierno)

Figura 4.16

Los muestreos estacionales son posteriores a los eventos reproductivos (primavera), logran identificar los reclutamientos



$$MP = \begin{pmatrix} F0 & F1 & F2 \\ P0 & 0 & 0 \\ 0 & P12 & 0 \end{pmatrix}$$

$$NV = MV Nt$$

$$NO = MO NV = MO MV Nt$$

$$NI = MI NO = MI MO MV Nt$$

$$Nt+1 = MP NI = MP MI MO MV Nt$$

$$Ma = (MI MO MV)$$

$$Nt+1 = MP Ma Nt$$

❖ **Estabilidad Estructural. ¿Qué nos permite inferir?**

La proporción de individuos en cada edad se denomina **estructura de edades**.

Las poblaciones cambian en forma continua o a “saltos” a lo largo de su ciclo de vida y de generación en generación. Tanto por efectos intrínsecos (potencial biótico, supervivencia, mortalidad, fecundidad) o ambientales que en conjunto afectan al tamaño poblacional.

Entonces, cómo llegamos a inferir si una población logrará persistir en el tiempo o está en declinación. El determinar el grado o probabilidad de persistencia de una población es una cuestión que debe resolverse al tener como objetivo, por ejemplo, el manejo de esa población.

Si la proporción de individuos en cada edad (expresada por ejemplo en %) se mantiene constante a lo largo de las generaciones (o tiempos “t”) Se puede afirmar que su **estructura de edades ha alcanzado la estabilidad**.

❖ **¿Cómo lo modelamos en las MPP?**

Si la proporción relativa de cada clase de edad permanece constante.

Entonces

$$n_{i,t} / \sum_{i,t} = n_{i,t+1} / \sum_{i,t+1}$$

Que es igual a:

$$\sum_{i,t} / \sum_{i,t+1} = n_{i,t} / n_{i,t+1} = \text{Cte.}$$

- ❖ Recordemos que $\sum_{i,t}$ es la suma de todos los individuos de todas las clases tomadas en el tiempo “t” (o sea la suma de todos los elementos del vector columna de la población N_t)

❖ Si la constante es reemplazada por la matriz **M** y nuestra población tiene ESTABILIDAD ESTRUCTURAL, podemos reemplazar a la constante equivalente a **M** por λ y si partimos de una estructura estable de edades.

$$N_{t+1} = M \cdot N_t$$

$$N_t = N_0 \lambda^t$$

rt rt

- ❖ Recuerdan que λ y e son constantes entonces $N_t = N_0 e$

Toda población que haya alcanzado una estructura estable de edades se comporta como dicta la teoría clásica de la dinámica de poblaciones (Modelo Exponencial continuo de Lotka).

Conclusiones

La dinámica del cambio numérico de las poblaciones, naturales o no, es tema nodal de la ecología, más aún, habiéndose erigido entre los diferentes niveles de ordenamiento de la materia

a la población como concepto central de la disciplina. Desde los primeros modelos matemáticos que alrededor de la mitad del siglo XX, promovieron fuertemente la atención de los ecólogos por su capacidad y posibilidad de ser empleados en estimaciones de cambio numérico en poblaciones animales y plantas e incluso en microorganismos de interés sanitarios. Los modelos de crecimiento exponencial, el logístico y las ecuaciones de Euler (integrada o discretizada) plantaron las bases y el cambio fundamental desde la ecología descriptiva a la ecología numérica y de proyección que empezaba a delinearla como una ciencia de los procesos ecológicos. Desde los organismos indiferenciados a los más informativos de estructura de edades, las comprobaciones, aplicaciones y predicciones se han multiplicado y su carácter cuantitativo se ve fuertemente respaldado por los modelos matemáticos (muestrales o probabilísticos) y la física. Este carácter de concepto central de las poblaciones, también se vio favorecido por el desarrollo de las investigaciones genéticas y evolutivas, que escapan de la ecología de poblaciones, pero no de su importante rol e incidencia en su cambio cualitativo y cuantitativo.

Referencias

- Astad, D. (1987) *Populus 3.4r programm. Simulations of populations biology. Population growth. Age-structure population growth*. Dto. Of Ecology, Evolution & Behavior, Univ. Minesota, USA.
- Battros, P. (1985) *introducción al estudio de los modelos matriciales en dinámica de poblaciones*. Centro Nacional Patagónico CONICET. Puerto Madryn, Chubut, Arg., ISSN 0326-4017. Publicaciones Especiales Nro. 5:81pp.
- Begon M. Harper J.L. & C.R. Townsend (1988) *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Ed. Omega, 2º ed., Barcelona: 886pp.
- Begon M., Mortimer M., Thompson D.J. (1996) *Population Ecology, An Unified Study of Animals and Plants*. 3º Edition. Blackwell Science Ltd. Oxford.:247pp.
- Deevey E. S. (1947) Life Tables for Natural Populations of Animals. *The Quarterly Review of Biology*. Univ. Of Chicago Press. 22 (4): 283-314.
- Heller J. (1982) Natural history of *Theba pisana* in Israel (Pulmonata: Helicidae). *J. Zool.* 196: 475-487.
- Heller J. (2001) Life history strategies. In: Baker G. M. (ed.) *The biology of terrestrial Molluscs*, CABI Publishing Series, New York, USA: 413-446.
- Lefkovitch LP. 1965 The Study of Population Growth in Organisms Grouped by Stages. *Biometrics International Biometric Society* Vol. 21, No. 1:1-18. DOI: 10.2307/ 528348.
- Leslie P.H. (1945) O use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* (3): 183-212.
- Lewis, E.G.1942. On the Generation and Growth of a Population. *Proceedings of the Indian Statistical Conference* 1941. 6(1): 93-96.
- Pearl, R. (1928) Experiments on longevity. *Qhuart. Rev. Biol.* 3: 391- 407.
- Pielou, E.C. (1977) *Mathematical Ecology*. Wiley, New York.

- Ramírez Félix E., J. F. Márquez-Farías, Z. G. Esquivel, S. G. Castillo y S. G. Vargasmachuca (2015) Análisis de elasticidad de *Panopea globose* con base en la matriz de Lefkovitch. *Hydrobiológica* 25 (1): 120-126.
- Ravinovich, J. (1978) *Ecología de Poblaciones animales*. Washington. 113pp.
- Raymond Perl (1921). *The biology of death. Monographs on experimental Biology*. Philad. & London Lippincott Comp. :275pp
- Rumi, A. (1995) Radular variability and life tables of two morphs of *Biomphalaria peregrine* (Pulmonata, Planorbidae). *Journal of Medicine & Applied Malacology*, 5: 21-30.
- Rumi, A., J. Sánchez & N.S. Ferrando (2010) *Theba pisana* (Müller, 1774) (Gastropoda, Helicidae) and others alien land molluscs species in Argentina. *Biological Invasions* 12(9): 2985-2990 (DOI 10.1007/s10530-010-9715-x). ISSN: 1387-3547.
- Schnack. J.A. (2019). *Coleccionista, explorador y sabio. La vida y el legado de Charles Darwin*. (Ed.) G. Delucchi. Edit. L.O.L.A. (Literatura of Latín América) La Plata, Bs.As., Argentina:192pp.
- Schnack. J.A. (2023). *¿Hablamos de Evolución? Antes y a partir de Darwin*. Ed. La Plata, Bs. As. Argentina: 160pp.
- Well, C. H. (2019). Sensitivity analysis: Matrix methods in demography and ecology. Springer Open Access. Demographic Research Monographs. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-10534-1>

CAPÍTULO 5

Evolución teórica del concepto de nicho ecológico

Alejandra Rumi

Marco Teórico- empírico general

Uno de los desafíos más importantes y centrales que se plantea la *Ecología*, es llegar a proyectar, con un grado de certeza estimable, los cambios y persistencia de la diversidad (Biodiversidad) de especies (Hutchinson, 1959 y otros). Según Hubbell (2001) la biodiversidad es la “*Riqueza de especies y su abundancia relativa en el espacio y el tiempo*”. De esta definición se desprende fácilmente la importancia de conocer los atributos emergentes de las poblaciones, como los demográficos -supervivencia, fecundidad, abundancia, densidad- y los procesos evolutivos y ecológicos -deriva ecológica, evolución y extinción.

Así, el estudio de los procesos de cambio espacio-temporal de las poblaciones involucran el análisis de sus respuestas numéricas frente a las interacciones de las unidades orgánicas entre sí y al permanente *ajuste* a las diferentes variables ambientales, que promueven o limitan la posibilidad de la generación de diferentes ensambles de poblaciones y/o especies. Los conocimientos mencionados resultan esenciales para la interpretación y predicción de los posibles desplazamientos (dispersión, migración) de las poblaciones de las especies que conforman y dinamizan diferentes ensambles, como las metapoblaciones, comunidades, metacomunidades y/o unidades de paisajes regionales. Vale considerar entonces la importancia del *nicho ecológico* al momento de resolver también lo que se denomina ecología evolutiva de poblaciones y de ecosistemas (históricamente tratadas como disciplinas específicas para cada nivel de organización) y que, según Chase & Liebold (2003), el concepto de *nicho* es el *nexo* que vincula ambas disciplinas.

En primera instancia, es oportuno señalar que, así como los sistemas naturales son dinámicos y evolucionan en tiempo y espacio, los ecólogos interesados en analizar estos procesos se ven obligados a replantear y adecuar sus herramientas de análisis teóricas y empíricas. A pesar de que aún faltan muchas cuestiones que resolver, y siguiendo a Haemig (2011), se han establecido algunas *Leyes de la Ecología* (principios y alometrías) que se parecen a las de la física (Ginzburg 1986). Como se viera en el Capítulo 1, Una ley científica es una descripción generalizada de cómo las cosas se comportan en la naturaleza bajo una variedad de circunstancias y consta de principios y alometrías.

Otra de estas herramientas teórico-empíricas fundamentales en ecología son Los *Niveles de organización o Jerarquización biológica*, que constituye uno de los temas iniciales en *ecología* y que involucra desde el nivel *molecular* a *ecosistemas* y hasta la *biosfera*. Brown (1995), cuestiona la utilidad de este esquema tradicional jerárquico y funcional y presenta una jerarquía alternativa: de *molécula* a *individuos* y *poblaciones* y propone a las *especies* como siguiente y último nivel. Considera que la jerarquía tradicional tiene tres desventajas. 1: mezcla diferentes tipos de unidades: los niveles más bajos son exclusivamente entidades biológicas y a partir del ecosistema se empiezan a considerar los componentes bióticos y abióticos. Este aspecto es inconsistente pues todos los niveles inferiores están también influidos por el ambiente físico-químico. 2: la caracterización de las comunidades y ecosistemas es inconsistente pues sus límites son arbitrarios. 3: como entidades biológicas, las comunidades y ecosistemas no tienen una integridad inherente o cohesividad: como consecuencia no presentan límites diferenciados, ni comparten información genética, ni se reproducen, ni evolucionan como consecuencia de una dinámica malthusiana-darwiniana. El uso de la *especie* como siguiente nivel a poblaciones resuelve la mayoría de las dificultades mencionadas.

A principios del siglo XX, emerge el concepto de *Nicho* o *Nicho ecológico* que, de la mano de la transformación de la *Ecología* -desde una disciplina descriptiva hacia un abordaje de análisis de procesos ecológicos- desarrolla metodologías dirigidas a diagnosticar y proyectar la dinámica de las estrategias cuali-cuantitativas que presentan las diferentes unidades orgánicas como respuesta a las presiones ambientales y biológicas que sufren durante su ciclo de vida y, en el mejor de los casos, resultan en el asentamiento y persistencia de su progenie.

Conceptos de Nicho en Ecología

El concepto de *Nicho*, con sus diferentes alcances, interpretaciones y funciones, ha sido uno de los más importantes planteados en la historia de la ecología, cuya evolución conceptual fue paulatinamente modelada críticamente a lo largo del tiempo y conforme al desarrollo de nuevas herramientas de análisis de los procesos ecológicos.

La palabra *nicho* proviene del italiano *nicchio* (conchilla de molusco, escondrijo, recoveco). Respecto al origen del vocablo: Podría provenir del latín **onicula* (especie de molusco) y éste del griego ὄνυξ (onyx = uña).

Johnson (1910) utilizó por primera vez la palabra *nicho* como un término ecológico, dándole de manera intuitiva uno de sus significados (En: http://www.sisal.unam.mx/nicho_ecologico.ppt.pdf).

Grinnell (1917) fue el primero en desarrollar el concepto del nicho: "... *la unidad de distribución más pequeña, dentro de la cual, cada especie se mantiene debido a sus limitaciones instintivas y estructurales*" (1924). De este modo, cada una sostiene su propio perfil fisiológico, morfológico y de comportamiento. Esto las hace adecuadas para ocupar territorios particulares. Es

decir, si fuera posible clasificar de manera sistemática el medio, se podrían identificar los lugares donde habita o habitaría una especie. Así, Grinnel considera que:

- Los factores físicos limitan a una especie a un estrecho intervalo de condiciones ambientales que favorecen su distribución restringida.
- El ambiente sigue una jerarquía, que va desde regiones del mundo hasta *nichos*. Por lo tanto, el nicho sería la última unidad de distribución.
- El nicho es una característica del ambiente, no de las especies, por lo que algunos autores consideran su definición similar a la de “hábitat”.

La limitación más importante del concepto de Grinnel (op. cit.) es que enfatiza los factores ambientales, e ignora los efectos de otras especies sobre el nicho.

Elton (1927) realiza un salto conceptual de *nicho* -publicado en su libro “*Animal ecology*”. La base de su teoría es que: la ecología debe estudiar qué están haciendo los animales en su medio ambiente. Así:

- El nicho describe lo que *hace* un animal en su comunidad.
- Sigue un enfoque principalmente trófico, por lo cual caracteriza los nichos en función de quién es comido por quién.
- Esta visión del nicho se orienta hacia cómo un organismo afecta al medio, ya sea consumiendo recursos o sirviendo como recurso para niveles tróficos mayores.
- El nicho es el lugar que ocupa en el medio biótico, su relación con el alimento y sus enemigos.

Entonces, según lo propuesto por Elton (op.cit), un nicho no está restringido solamente a una especie y señala diversos *equivalentes ecológicos*, o sea especies que se presentan en diversas partes del mundo y desempeñan roles ecológicos similares (Grupos funcionales: carroñeros, carnívoros, ramoneadores, etc.). Es un concepto que no incluye los factores abióticos y sólo le da importancia a su rol en la cadena trófica.

Sin embargo, Grinnell y Elton (op.cit), identifican al nicho como una propiedad del ambiente, ya sea como el lugar que ocupa o el rol que desempeña una especie. La distinción que generalmente se establece entre sus conceptos de nichos atribuye un carácter principalmente abiótico al primero y biótico al segundo, por esta razón a la definición de Grinnell se le ha llamado como el nicho de “hábitat” y a la de Elton como el “nicho funcional”.

Colwell (1992), agrupa estas dos definiciones bajo lo que él llama el nicho ambiental.

Hutchinson (1944, 1957) realiza una propuesta paradigmática sobre el concepto del *nicho* al definirlo como “*la suma de todas las variables ambientales (factores) que actúan sobre un organismo*”. Por tanto, el nicho es una región en un espacio n-dimensional y es definido entonces como un *hipervolumen de la región del espacio n-dimensional* conformado por todos los factores que actúan sobre una especie. Vale recordar que, en matemáticas, el hipervolumen de n-dimensiones es una medida que generaliza el concepto de volumen a espacios de dimensión superior a tres. El hipervolumen se define a partir de la medición de distancias definidas por el tensor métrico o en su defecto por una función distancia adecuada.

El propio Hutchinson señaló algunas restricciones en su representación del nicho:

- Algunas regiones del nicho deben de ser mejores que otras en términos de probabilidades de sobrevivencia de la especie.

- No todas las variables que afectan a un organismo pueden ser representadas de manera lineal (por ej.: tipos de presas o de asociaciones vegetales, etc.)

- No considera una dimensión temporal, es decir, su modelo se refiere a un solo instante en el tiempo. Por ejemplo, una especie de hábitos diurnos y nocturnos ocupa nichos distintos.

Por otro lado, Hutchinson establece el principio de *exclusión competitiva* dado que dos especies que coexisten forzosamente ocupan nichos distintos. Además, define al *nicho fundamental* como el intervalo de factores ambientales que le permiten a una especie sobrevivir indefinidamente. Mientras que el *nicho realizado* es una fracción del nicho fundamental en la cual la especie actualmente existe. En términos del hipervolumen se definen como:

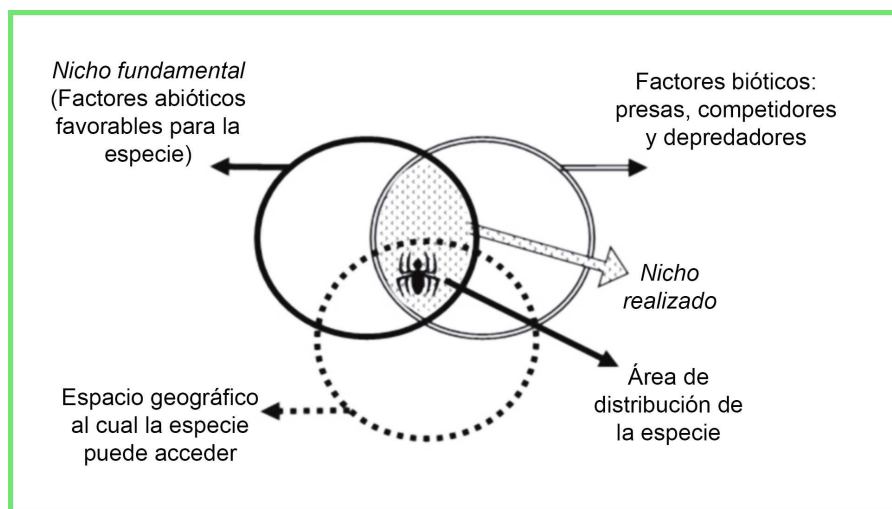
Nicho fundamental: todas las condiciones del hipervolumen n-dimensional en las que podría vivir la especie.

Nicho realizado (observado): zona del hipervolumen al que se restringe la especie debido a las interacciones bióticas. O sea que, los rangos de condiciones en las que las especies podrían vivir son más amplios que los rangos de las condiciones en las que realmente viven. Esto se debe a las interacciones bióticas.

Sin embargo, la definición de Hutchinson es estática, atemporal y no considera representar cómo los organismos utilizan la variabilidad del ambiente o de las poblaciones o especies a lo largo del tiempo.

Figura 5.1

Interacción de los factores bióticos, abióticos y geográficos, relacionados con el área de distribución de las especies



Nota. (Fuente: Matas et al. 2015)

Reconsideración del nicho hatchinsoniano

La importancia histórica del concepto hatchinsoniano de nicho radica en su formalización matemático-geométrica que permite ser definido respecto a una serie de ejes continuos. El nicho dejó de ser considerado como una característica del ambiente, como lo habían hecho Grinnell (1917 y 1924) y Elton (1927), pasó a ser definido como una característica del organismo (Schoener 1989; Liebold 1995).

Limitaciones del nicho hutchinsoniano

Así la idea del nicho se define como *fundamental* de una especie como la distribución en ausencia de la competencia y nicho *realizado* se lo denomina también nicho ocupado en presencia de competidores o de la distribución en presencia de competidores. Del mismo modo, se realiza el rol de las interacciones antagónicas como la depredación, sin reconocer el papel que pueden tener las interacciones positivas, como el mutualismo (Boucher 1985, y otros). A modo de ejemplo, las interacciones con mutualistas resultarían siempre en un *nicho realizado* mayor que el *nicho fundamental*. Chase & Laibold (2003) se refiere al nicho fundamental de Hutchinson como todas las condiciones en las que una especie podría potencialmente existir, y el nicho realizado como las condiciones en las que la especie existe en presencia de especies interactuantes. En síntesis, si bien los conceptos de nicho hutchinsoniano fundamental y realizado son útiles para el análisis de las consecuencias de la competencia interespecífica en algunos casos, en otras condiciones ecológicas también reales es difícil de aplicar). Las consideraciones que se describen aquí fueron resumidas de Vázquez (2005).

1.- Conceptualmente supone que todos los puntos dentro del hipervolumen -nicho fundamental- implica la misma probabilidad de supervivencia y que todos los puntos fuera del nicho fundamental implican una probabilidad de supervivencia igual a 0. Es más probable que exista una región óptima en la cual la probabilidad de supervivencia sea máxima, y regiones sub-óptimas donde la probabilidad de supervivencia sea menor (Maguire 1973).

2.- No todas las combinaciones de factores ambientales son posibles por lo que el espacio definido por las variables ambientales es menor que si todas las combinaciones posibles existiesen (Jackson & Overpeck 2000). De alguna manera refleja la limitación que observó el propio Hutchinson, mencionada más arriba.

3.- Existe el problema de la dificultad de refutar hipótesis que involucren el concepto de nicho, debido a la imposibilidad de medir todos los factores que lo componen (McArthur 1968).

4.- La definición del concepto estuvo estrechamente ligada a la competencia interespecífica, lo cual dificulta su aplicación en muchas situaciones ecológicas en las que tal competencia es débil o no es el único proceso ecológico operante. Sin embargo, la conexión entre nicho y competencia se ha mantenido en general. Por ejemplo, La llamada “teoría del nicho” se ha convertido en sinónimo de la teoría de la competencia.

Impacto de los organismos sobre el ambiente

A pesar de que ha estado vigente por casi cien años, el concepto del nicho ha recibido diversas críticas. Tanto Schoener (1989) como Looijen (1998) señalan que es común utilizar los términos nicho y hábitat como sinónimos, asimismo, el uso común del término en otras áreas como la economía, únicamente han empeorado la situación, dada la falta de claridad y estandarización de los términos. Críticas más severas han sido la de los botánicos, quienes consideran al concepto de nicho limitado o inadecuado para las plantas, ya que éstas presentan requerimientos similares y el reparto substancial de recursos parece imposible.

Teoría Moderna de Nicho

MacArthur (1968) y Levins (1995) plantean la *teoría moderna del nicho*, cambiaron el enfoque del concepto de nicho, ya no considerándolo como el intervalo de condiciones ambientales que permiten sobrevivir a una especie, sino como la distribución de la utilización de recursos por las especies. Es definida entonces para poblaciones de especies particulares y nos da el uso fraccional de los recursos arreglados a lo largo de una o más dimensiones llamados ejes del nicho, por lo que puede representarse como un histograma de frecuencias del uso de un recurso por una población. Esta representación nos permite evaluar algunas propiedades del nicho como su amplitud o el traslape entre nichos.

Whitfield (2002), considera que el modelo neutral es aún limitado. En primer lugar, el modelo no funciona en grandes escalas espaciales y únicamente puede aplicarse dentro de un mismo nivel trófico, es decir, puede explicar la diversidad de plantas, pero no como el número de especies de árboles puede afectar el número de especies de herbívoros.

Ajustes del concepto de Nicho

Chase y Leibold (2003): Definen al nicho fundamental como *las condiciones en las que una especie puede persistir*: si el punto de suministro de dos recursos está por encima de la isoclima de crecimiento neto cero de una especie, entonces esas condiciones del recurso son parte de su nicho fundamental. Estas condiciones son específicas de un instante y una comunidad (o hábitat) particular, ya que el nivel de suministro puede variar en el espacio y en el tiempo.

Según Vázquez (2005), un concepto de nicho libre de los problemas señalados más arriba debería incluir todos los componentes bióticos y abióticos del ambiente como parte del conjunto de variables que definen el nicho de un individuo, población o especie focal. El autor, tomando en cuenta y realizando una combinación de ideas y propuestas de Hutchinson (1957), Maguire

(1973), Jackson & Overpeck (2000) y Pulliam (2000), e incluyendo además todos los componentes bióticos y abióticos del ambiente dentro del conjunto de variables que definen el nicho, propone utilizar las siguientes definiciones.

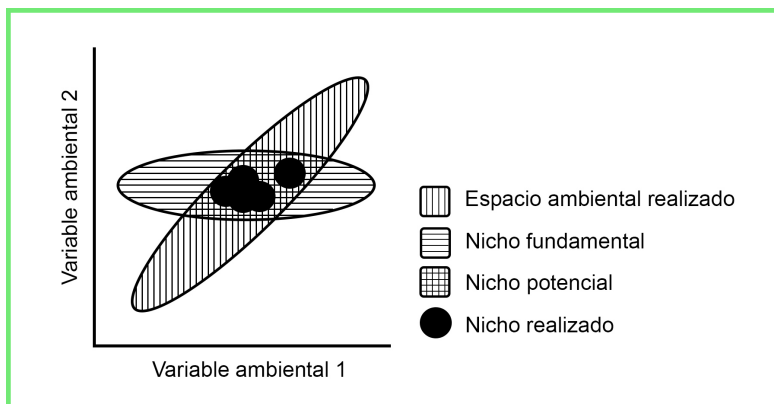
Nicho fundamental: definido como la suma de las condiciones ambientales bióticas y abióticas bajo las cuales un individuo, población o especie tiene la capacidad (genéticamente determinada) de persistir; esta definición la propone el autor para el nivel de organización, individual, poblacional y específico.

Espacio Ambiental realizado: definido como la combinación de factores ambientales bióticos y abióticos que ocurre durante el período de existencia del individuo, población o especie focal.

Nicho potencial: definido como la intersección entre el nicho fundamental y el espacio ambiental realizado. Y, el **Nicho realizado**, definido como un subconjunto del espacio ambiental en el cual el individuo, población o especie focal existe por restricciones impuestas por la estocasticidad demográfica y la dispersión. Por lo tanto, bajo esta definición las interacciones interespecíficas afectarían el nicho potencial de una especie. Es decir, las interacciones definirían el rango de condiciones bióticas bajo las que la población focal podría persistir (ver figura 5.2 modificada de Vázquez op. cit.).

Figura 5.2

Simplificación de la explotación ambiental por parte de una población y en referencia a solo un par de variables ambientales



Alternativa al concepto de nicho ecológico

Hubbell (2001) ha planteado recientemente la “*Teoría neutral unificada de biodiversidad y biogeografía*”, en la cual las diferencias de nichos son irrelevantes. Su argumento es que el principio de exclusión competitiva frecuentemente tarda demasiado tiempo, por lo que otros procesos como la dispersión y la *deriva ecológica* aleatoria se vuelven dominantes junto con ciertas características poblacionales (natalidad, mortalidad y reproducción).

- Los patrones ecológicos de manera muy amplia pueden ser entendidos y estudiados asumiendo que en esencia todas las especies tienen un *nicho ecológico idéntico*.

- Incorpora elementos de la biogeografía de islas, migraciones y procesos de extinción para construir lo que llama *deriva ecológica*.

Concepto de Deriva ecológica

La teoría de la competencia de nicho (TCN) prevé que las comunidades poseen una estructura estable que fue históricamente modelada por la competencia. Si un evento disponibiliza recursos, el equilibrio es restablecido. Ahora, la *Teoría Unificada Neutra de Biodiversidad* (TUNB) no espera que la estructura sea estable, sino dinámica cada vez que los recursos son disponibilizados, ocurre una *deriva ecológica* y una nueva estructura es establecida, donde los cambios en la presencia y abundancia de especies en la metacomunidad se dan por procesos estocásticos (aleatorios).

Concepto de Nicho a escalas micro y macroecológicas

Uno de los objetivos de la ecología es entender las reglas de ensamblajes ecológicos de comunidades naturales a escalas locales y globales (Casseiro & Padial 2008, Zhou & Zhang, 2008). Los ecólogos han realizado significativos progresos en pequeñas escalas espaciales y temporales, principalmente usando importantes cuestiones teóricas y empíricas en las pequeñas escalas mencionadas, principalmente usando abordajes reduccionistas (Hubbell 2001). A pesar de esto, importantes cuestiones teóricas y empíricas en grandes escalas todavía permanecen sin respuestas. Por ejemplo, la distribución y la abundancia entre especies, la relación entre distribución y abundancia, la variación de la diversidad entre ambientes y el aumento de diversidad como el área, son objetos de constantes investigaciones, parece que todavía hay mucho para ser dilucidado (Ricklefs & Schluter 1993). Todas estas relaciones parten de la macro ecología (Brown 1995), la cual se preocupa de describir e interpretar amplios patrones ecológicos y evolutivos. Estos patrones generalmente son reflejos de procesos y mecanismos subyacentes e inherentes a cada especie.

Los procesos que gobiernan la generación y mantenimiento de la diversidad biológica son complejos y variados que involucran desde procesos genéticos a geológicos en escalas globales. La vasta cantidad de variables y detalles que serían necesarias para describir toda esa complejidad seguramente es inmensurable y difícil de analizar. Como consecuencia es necesario encontrar alguna forma de sumarizar la complejidad para la comprensión de la diversidad global (Maurer & McGill 2004). Tradicionalmente, los ecólogos tratan de explicar patrones observados en la naturaleza basados primordialmente en procesos en microescala espacial que reflejan las características adaptativas de las especies. Por otro lado, los biogeógrafos se preocupan de estos procesos a microescala espacial, por lo cual la dispersión, área de distribución, especiación

y extinción de las especies asumen un papel de crucial importancia, así las características adaptativas tienen menos valor para explicar tales patrones (Hubbell 2001). Tratando de aunar las dos perspectivas (micro y microescala), Hubbell (2001) propuso la *Teoría Neutra de Biodiversidad y Biogeografía* (TNB), construida con base en los fundamentos de la biogeografía de islas (Mac Arthur & Wilson 1967) y en los conceptos establecidos sobre la abundancia relativa de las especies (May 1975). Según Hubbell (2001) la TNB es una teoría general de la biodiversidad que trata de explicar los patrones observados en la naturaleza, basados principalmente en la dispersión de individuos. Así, el autor mencionado acredita que los procesos probabilísticos de colonización y extinción de individuos en los hábitats pueden explicar las diferencias de composición y abundancia relativa de las especies. Así es que la teoría neutra asume que no existen diferencias entre los individuos en términos de *tasa de vida per capita* o en sus respuestas a las fuerzas básicas que actúan sobre la comunidad (Zhou & Zhang 2008). De acuerdo a lo expuesto una de las principales ventajas de la TNB es que puede ser considerada una *hipótesis nula*.

En Hubbell (2001) el modelo neutro de las dinámicas de biodiversidad usa la misma estructura matemática de la teoría neutra de la genética de poblaciones para poblaciones finitas (Kimura & Ohta 1971, entre otros), que postula que eventos aleatorios afectan la frecuencia de alelos en una población. Análogamente, la abundancia de especies de una comunidad podría seguir estos patrones probabilísticos. Entonces, la propuesta de Hubbell (2001): Todos los organismos de todas las especies tienen propiedades ecológicas idénticas (simpátricos y de propiedades tróficas similares -equivalentes funcionales), contradicen el concepto multidimensional de Hutchinson (1957).

Por último, sería interesante señalar las discusiones más actuales, frente la posibilidad de generar nuevos y más complejos sistemas de modelado ecológicos para TCN y TUNB. Han surgido comentarios tales como que la deriva ecológica puede volverse cada vez más plausible a medida que los nichos pasen a ser concebidos como *nichos-ontogénicos* y no como *nichos-fenotípicos*. Esta plasticidad debería ser considerada un ruido, pues debilita las suposiciones de TCN. (<https://nucleodecenio.blogspot.com/2007/07/deriva-ecologica.htm>).

Modelados de la distribución de las especies

Siguiendo a Lodoño (2008), el modelado de nichos y distribuciones es una disciplina en proceso de maduración, apoyada en un marco teórico robusto. Describiendo además sus fortalezas y limitaciones, a saber:

Fortalezas:

- . Potencializa el uso de datos de registros geográficos de especies.
- . Es posible modelar distribuciones geográficas confiables para un gran número de especies con muy pocos datos.
- . Es posible generar hipótesis espaciales en escenarios geográficos distintos en tiempo y espacio.

Limitaciones:

. La representatividad de los datos de entrada.
 . La incertidumbre de algoritmos es todavía muy alta, especialmente en las proyecciones en espacio y tiempo.

. No incorpora otros aspectos relevantes de la distribución de las especies, como la capacidad de dispersión, interacciones bióticas, barreras biogeográficas, procesos históricos.

Peterson (2003), Grinnell y MacArthur destacan los factores limitantes de la distribución de las especies. Elton y Hutchinson se concentran en el rol funcional. En definitiva, para modelar la distribución de una especie suelen ser sobre la base de la definición de los principales factores limitantes, que pretenden definir el nicho fundamental sobre la base del nicho realizado y algunos parámetros ambientales que permitan proyectar su distribución en regiones más amplias (regionales, continentales, globales). Como se desprende de la Figura 5.2, se han desarrollado diferentes tipos de modelos que responden o tratan de explicar hipótesis diferentes, frente a diferentes supuestos, referidos al tipo y calidad de datos relevados.

Tabla 5.1

Modelos de distribución de especies según Pearson (2008)

Method(s) ¹	Model/software name ²	Species data type	Key reference/URL
Gower Metric	DOMAIN*	presence-only	Carpenter et al. 1993 http://www.cifor.cqjar.org/docs/_ref/research_tools/domain/ http://diva-gis.org
Ecological Niche Factor Analysis (ENFA)	BIOMAPPER*	presence and background	Hirzel et al. 2002 http://www2.unil.ch/biomapper/
Maximum Entropy	MAXENT*	presence and background	Phillips et al. 2006 http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/
Genetic algorithm (GA)	GARP ^{3*}	pseudo-absence ⁴	Stockwell and Peters 1999 http://www.lifemapper.org/desktopgarp/
Artificial Neural Network (ANN)	SPECIES	presence and absence (or pseudo-absence)	Pearson et al. 2002
Regression: generalized linear model (GLM), generalized additive model (GAM), boosted regression trees (BRT), multivariate adaptive regression splines (MARS)	Implemented in R ⁵	presence and absence (or pseudo-absence)	Lehman et al. 2002 Elith et al. 2006 Leathwick et al. 2006 Elith et al. 2007
Multiple methods	BIOMOD	presence and absence (or pseudo-absence)	Thuiller 2003
Multiple methods	OpenModeller	depends on method implemented	http://openmodeller.sourceforge.net/

Por ejemplo, el Modelo de Máxima entropía (MAXENT), modela la distribución geográfica de las especies, utilizando como datos sólo los sitios de presencia y las variables ambientales asociadas a cada uno de esos puntos de presencia. El modelado se basa en el *principio de Máxima entropía*. Concepto derivado de la teoría de la información y que plantea que todos los elementos de un conjunto son equiprobables, o sea la entropía máxima es igual al evento más probable.

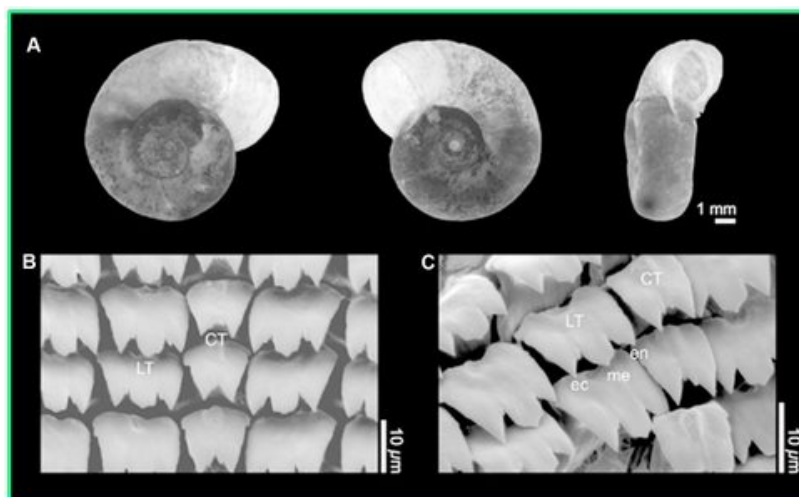
La distribución de los valores bioclimáticos asociados con la presencia (registro o punto de muestreo) de especies son llamadas “**características**”. MAXENT trata de encontrar la distribución de probabilidad de máxima entropía sujeta a las limitaciones de la información disponible de la distribución observada de las especies y las condiciones ambientales en el área de estudio.

Es interesante tener en cuenta que es posible realizar análisis de *Equivalencia*, donde la H_0 es que los nichos de dos especies no son estadísticamente diferentes y/o análisis de *Similitud*: donde la distribución de una especie no aporta dato alguno para predecir la distribución de otra.

Por último, se ha incluido un ejemplo. Según Rumi et al. (2017), la esquistosomiasis es una grave enfermedad parasitaria, endémica en gran parte de América del Sur. Caracoles de agua dulce del gr. *Biomphalaria* (Planorbidae) actúan como hospedadores intermediarios (HI) del parásito (*Schistosoma mansoni*) en cuerpos de agua naturales, mientras que otras biomphalarias han demostrado ser susceptibles en infecciones experimentales, denominados HI potenciales. El HI potencial de distribución más extendida es *Biomphalaria peregrina*, con registros confirmados desde Venezuela a la Patagonia austral, Río Pinturas, Argentina. Después de confirmar morfológica y genéticamente (marcadores COI y 16S.rRNA) la correspondencia específica, se realizó un modelo de distribución potencial de *B. peregrina* para América del Sur e identificaron las variables ambientales que mejor predicen esa distribución. El modelo fue estimado a través de un algoritmo de máxima entropía y se ejecutó con puntos de ocurrencia obtenidos a partir de varias fuentes, incluyendo la literatura científica y bases de datos internacionales, junto con variables climáticas e hidrográficas. Como resultado, se observó que las áreas con una mayor adecuación al hábitat estaban principalmente vinculados a las zonas subtropicales y templadas. Regiones de América del Sur entre los 15° y 45° de latitud sur, con diferentes temperaturas moderadas y áreas de baja idoneidad fuera de este rango. También se identificaron a las temperaturas más frías como las principales predictores de la distribución potencial de este caracol (Figura 5.3 y 5.4).

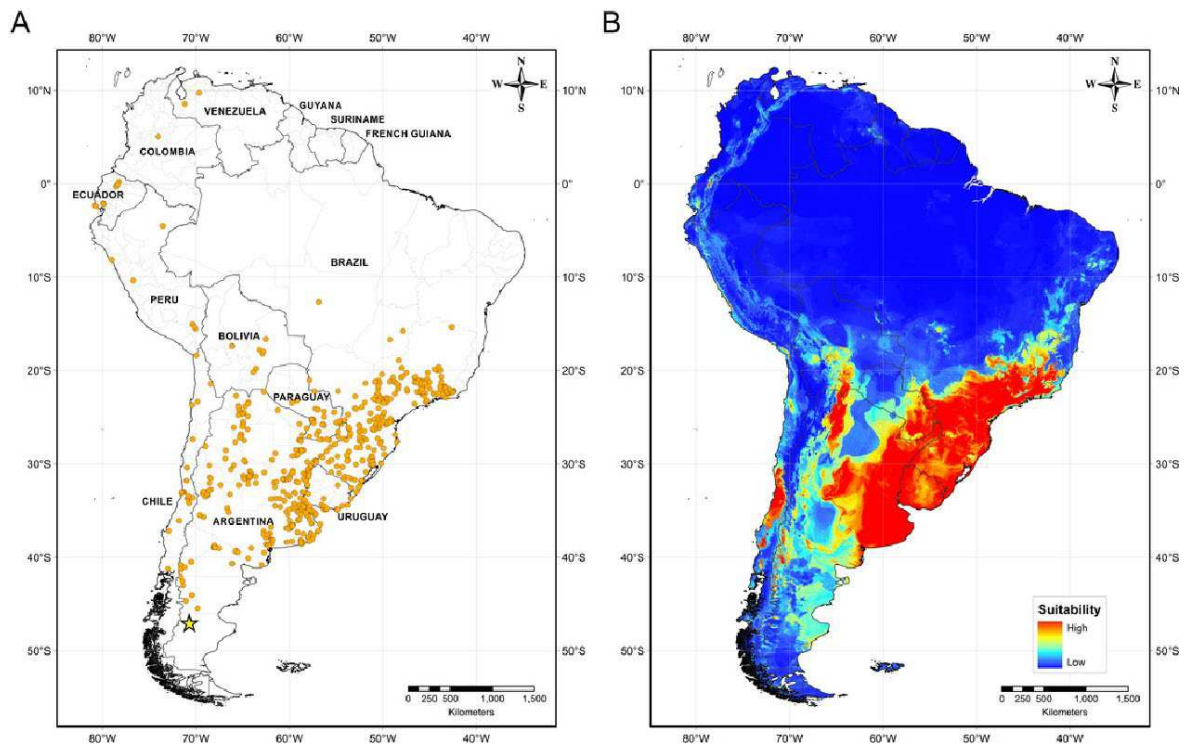
Figura 5. 3

Biomphalaria peregrina del Río Pinturas. Vistas de conchilla y rádula



Nota. A. Morfología externa de la conchilla (Vistas derecha, izquierda lateral. B y D. Rádula (cinta raspadora con numerosos dientes) bajo el microscopio electrónico de barrido (MEB): detalle de diente central (CT) y lateral (LT)

Figura 5. 4
Distribución de Biomphalaria peregrina en Sudamérica



Nota. A: Registro de presencia de caracoles, modelo de aproximación. Registro del Río Pinturas (estrella).
 B: Distribución potencia, formato logístico. Locación posible de caracoles: Zonas más rojas (más probable) a azules (menos probables).

Conclusiones

El concepto de *Nicho*, con sus diferentes alcances, interpretaciones y funciones, ha sido uno de los más importantes planteados en la historia de la ecología, cuya evolución conceptual fue paulatinamente modelada críticamente a lo largo del tiempo y conforme al desarrollo de nuevas herramientas de análisis de los procesos ecológicos que remodeló los paradigmas de trabajo.

Actualmente la evolución conceptual del *Nicho*, y partiendo desde el reconocimiento de la existencia de un nicho efectivo (que realmente ocupa y explota la población) y el potencial (el que podría ocasionalmente ocupar por reunir condiciones que le permitiría sobrevivir a la población). Y, sumando el acceso de los investigadores a los registros de la ubicación histórica y actual de las especies a nivel global y el desarrollo de potentes procesadores de información ambiental disponible, que en muchos casos está estandarizadas, es que es posible predecir y proyectar, cuales serían esos espacios adecuados a ocupar, especialmente modelados a futuro en diferen-

tes escenarios de condiciones climáticas globales, que actualmente es una de las mayores preocupaciones de los especialistas y ambientalistas, como lo es el cambio climático y la situación de las especies que efectivamente se podrían ver muy perjudicadas o extinguirse.

Referencias

- Begon M., J.H. Harper, C.R. Townsend (1995) *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega. S.A. Barcelona: 880pp.
- Begon M., J.H. Harper, C.R. Townsend (1998) *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega. S.A. Barcelona: 886pp.
- Brown, J. H. (1995). *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago: 1-284.
- Boucher, D.H. (1985). *The biology of mutualism: ecology and evolution*. Oxford University Press.
- Chase, J.M. & Leibold M.A. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University Of Chicago Press.
- Casemiro, F.A.S. & Padiá A.A. (2008). Teoría Neutra da Biodiversidad e Biogeografía: aspectos teóricos, Impactos na litura e perspectivas. *Oecol. Bras.*, 121 (4): 706-719.
- Colwell, R.K. (1992). The niche: environmental or population attribute? Pp: 241-248 En E. Fox-Keller & EA Lloyd (eds). *Keywords in evolutionary biology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Elton, C. (1927). *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson. London, England.
- Ginzburg, L.R. (1986). The theory of population dynamics: 1. Back to first principles. *Journal of Theoretical Biology*, 122: 385-399.
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* 34:427-433.
- Grinnell, J. (1924). Geography and Evolution. *Ecology* 5: 225-229.
- Haemig, P.D. (2011). Leyes de la Ecología Poblacional. *ECOLOGÍA. INFO* 23.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press. New Jersey, 396pp.
- Hutchinson, G.E. (1944). Limnological studies in Connecticut. VII. A critical examination of supposed relationship between phytoplankton periodicity and chemical changes in lakes waters. *Ecology*, 25: 3-26.
- Hutchinson, G.E. (1957). Population studies – animal ecology and demography- concluding remarks. *Cold spring harbor symposia on quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animal? *American Naturalist* 93: 145-159.
- Jackson S.T. & Overpeck J.T. (2000). Response of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology* 26: 194-220.
- Johnson, R. H. (1910). *Determinate evolution in the color-pattern in the lady beetles*. Carnegie Institution of Washington, Washington. Publication 122.

- Kimura, M. & Ohta, T. (1974). On Some principles Governing Molecular Evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of America*, 71: 2848-2852.
- Leibold, M.A. (1995). The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76:1371–1382.
- Levins R. (1995). Toward to integrated epidemiology. *Trends Ecol. Evol.* 10: 304.
- Londoño M.C. (2008). Nociones de Modelización de Nicho Ecológico. Lab. Biogeografía Aplicada y Bioacústica. Instituto de Investigación de recursos Biológicos. Alexander von Humboldt
- Mac Arthur, R. & Wilson, E.O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, New Jersey: 1-224.
- Mac Arthur, R. (1968). *The theory of the niche*. Pp. 159–176 En R.C. Lewontin (ed.). Population Biology and Evolution. Syracuse Univ. Press.
- Maciel-Mata C.A., Manríquez-Morán N., Octavio-Aguilar P., Sánchez-Rojas G. (2015). El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria. Multidisciplinary Scientific Journal*, Mx., 25(2): 3-19. Doi_ 10.15174/au.2015.690
- Maguire Jr. B. (1973). Niche response structure and the analytical potentials of its relationships to the habitat. *American Naturalist*. 107(954):213-246.
- Martínez N. (2010) *Apuntes sobre Modelación de Nicho Ecológico*: 33pp. http://www.sisal.unam.mx › nicho_ecologico.ppt.pdf
- Maurer, B.A. & Mac Gill, B.J. (2004). Neutral and non-neutral macroecology. *Basic and Applied Ecology*, 5: 413-422.
- May, R.M. (1975). Patterns of species abundance and diversity. In: Cody, M.L. & Diamond, J.M. *Ecology and Evolution of communities*. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachussets: 81-120.
- Parker S.P. (1989). *McGraw-Hill Dictionary of Scientific and Technical Terms*. 4th Edition. McGraw-Hill, NY.
- Pearson, R.G. (2008). Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and Practitioners. Synthesis. *American Museum of Natural History*. Available at <http://ncep.amnh.org>. (Public. 2010).
- Peterson A.T. (2003). Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Q. Re. Biol.* 78: 419-433.
- Pulliam H.R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecol. Lett.* 3: 349-361.
- Ricklefs R.E. & Schluter D. (1993). Species diversity: regional and historical influences: 350-363. En Ricklefs R.E. & Schluter D. (eds.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University Chicago Press.: 1-432.
- Rumi, A., Vogler R.E., Beltramino A.A. (2017). The South-American distribution, southernmost record of *Biomphalaria peregriana* - a potential intermediate host of schistosomiasis. *PeerJ Open Access* DOI:10.7717/peerj.3401: 24pp.
- Schnack J.A. (1983). La población como unidad evolutiva. *Ciencia divulgada, año II*: 140-156.

- Schoener T. W. (1989). The ecological niche. Cap. 4. PP: 79-113 in. m. Cherrert (ed.) En *Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural*. Wd. Blackwell Scientific Publications.
- Vázquez D.E. (2005). Reconsideración del nicho hutchinsoniano. Asoc. Arg. Ecología. *Ecología Austral* 15: 149-158.
- Zhou S. & Zhang D. (2008). Neutral theory in community ecology. *Frontiers Biology in China*, 3: 1-8.

CAPÍTULO 6

Interacciones competitivas

María Fernanda Cingolani y Nancy Greco

Generalidades

En la naturaleza, una población no existe sola en un área sino junto a poblaciones de otras especies, y los individuos suelen interactuar con efectos positivos o negativos. La evidencia de tales interacciones es a través de cambios en el tamaño poblacional de una población cuando se producen cambios en la otra. Una de las interacciones con efectos negativos es la competencia.

A nivel individual, la competencia puede definirse como una interacción biológica entre dos o más individuos, que se establece para la obtención de un recurso que es escaso o de difícil acceso. Por su parte, un recurso es un componente del ambiente requerido por un organismo para su crecimiento, mantenimiento y reproducción normales. Por lo tanto, el agotamiento de ese recurso reduce el crecimiento, la supervivencia o la reproducción de los competidores. Para que la competencia sea significativa, el recurso debe escasear en el presente o en el futuro inmediato. En general, las plantas compiten por espacio, luz, agua o nutrientes, mientras que los animales compiten por alimento, sitios de anidamiento, refugio o pareja.

La competencia es una interacción recíprocamente negativa, es decir que todos los individuos que participan en la competencia pierden energía y/o tiempo que podrían haber invertido en su propio crecimiento, supervivencia o reproducción. Si bien puede haber un “ganador” que logra, por ejemplo, aparearse con la hembra y por lo tanto su aptitud aumenta en relación con la del macho perdedor, si el macho ganador hubiera podido aparearse con las hembras sin entrar antes en competencia, su aptitud a largo plazo sería aún mayor, ya que habría evitado los costos asociados con la interacción.

Los efectos de la competencia se manifiestan de diversas formas. Por ejemplo, algunos individuos pueden no obtener suficiente alimento para sustentar la vida y morir de hambre. Otros pueden sobrevivir, pero con sus capacidades reproductivas reducidas, debido a una alimentación inadecuada. A su vez, los individuos debilitados pueden ser más vulnerables a los depredadores y parásitos, y menos resistentes a las enfermedades. El hacinamiento puede conducir a interacciones competitivas entre los individuos en su búsqueda por lugares para anidar o para esconderse de sus depredadores, y también puede causar cambios en los patrones normales de comportamiento, resultando en un aumento de la emigración o canibalismo. La suma de estos efectos de la competencia produce mayores tasas de muerte y emigración, y menores tasas de natalidad

e inmigración a nivel poblacional, a medida que aumenta la densidad. A su vez, cuando esa competencia ocurre entre individuos de la misma especie se denomina intraespecífica, y cuando ocurre entre individuos de diferentes especies se denomina interespecífica.

En general se reconocen tres tipos de competencia, dos formas básicas de competencia real, por explotación y por interferencia, y un caso particular denominado competencia aparente. En la Figura 6.1 se representan los tres tipos de competencia y en ella las líneas continuas indican interacciones directas entre las especies en el mismo nivel trófico, mientras que las líneas punteadas marcan interacciones indirectas. La competencia por explotación del recurso implica el consumo del mismo por parte de los individuos de una de las especies competidoras, en detrimento del consumo de los individuos de la otra, pero sin interferencia directa entre ellos. En la competencia por interferencia directa el acceso a los recursos está limitado por parte de uno de los competidores, ya sea por comportamientos agresivos o que impiden el acceso al recurso (p. ej. territorialidad, comportamientos de cuidado) o por medios químicos. Algunas plantas emiten químicos que se acumulan en el ambiente y previenen que otras plantas germinen o crezcan (alelopatía).

Hablamos de competencia aparente cuando dos poblaciones de especies que no compiten directamente por los recursos, se afectan entre sí indirectamente al ser presas del mismo depredador (Hatcher et al., 2006). La competencia aparente, que es una interacción indirecta, puede ser difícil de identificar en la naturaleza, a menudo debido a la complejidad de las interacciones que involucran a múltiples especies.

Un **ejemplo de competencia por explotación** se da entre el conejo silvestre europeo *Oryctolagus cuniculus* (Mammalia, Lagomorpha), una especie exótica invasora que ingresó a la Patagonia argentina en 1945, y el ganado ovino. Bonino (2006) estudió la composición dietaria de ambas especies, y determinó un solapamiento dietario del 62%, lo cual indica un gran potencial del conejo para la competencia por el alimento con el ganado. Como resultado de la interacción competitiva, la producción ganadera se ve afectada ya que se reduce la carga animal, es decir el número de ovinos que pueden pastorear por unidad de superficie en un tiempo determinado.

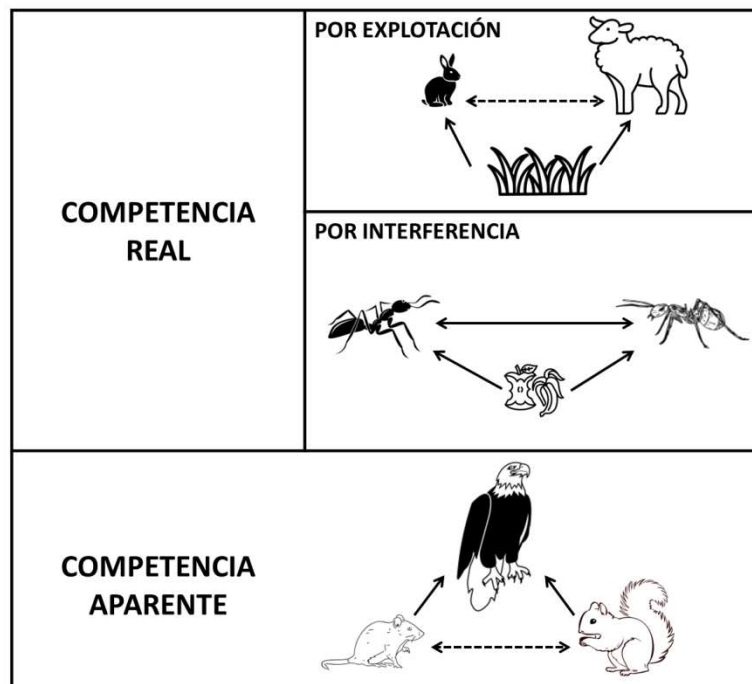
Un **ejemplo de competencia por interferencia** es el que ocurre entre las hormigas *Ectatomma quadridens* y *Pheidole fallax* (Hymenoptera, Formicidae) en claros de bosques amazónicos (Fowler, 1994). Las obreras de *E. quadridens*, activas sólo durante el día, llegan a los nidos de *P. fallax* al amanecer, y comienzan a llenar los orificios del nido con partículas de tierra. Durante el día, obreras de *E. quadridens* se quedan encima del nido como guardias, y vuelven a llenar con tierra los orificios si éstos comienzan a abrirse. Colonias de *P. fallax* distantes de nidos de *E. quadridens* están activas durante todo el día, pero las colonias próximas están limitadas a una actividad nocturna. Por otra parte, este patrón solamente fue observado a distancias cercanas a lugares donde se depositaban desechos alimenticios, siendo la proximidad del recurso un factor esencial en este comportamiento. Como resultado de la interacción

competitiva, las colonias de *P. fallax* cercanas a los nidos de *E. quadridens* y a restos alimenticios, solamente consiguieron el 60% de los recursos que obtuvieron colonias que pudieron mantenerse activas durante todo el día.

Un **ejemplo de competencia aparente** es el caso de un halcón (depredador) que se alimenta tanto de ardillas como de ratones. Si la población de ardillas aumenta, entonces la población de ratones puede verse afectada positivamente ya que habrá más ardillas disponibles como presa de los halcones. Sin embargo, una mayor densidad poblacional de ardillas puede eventualmente llevar a una mayor densidad poblacional de halcones que requieren más presas, lo que afecta negativamente a los ratones a través de una mayor presión de depredación a medida que disminuye la población de ardillas. El efecto contrario también podría ocurrir a través de una disminución de los recursos alimenticios para el depredador. Si la población de ardillas disminuye, indirectamente puede conducir a una reducción en la población de ratones, ya que serán la fuente de alimento más abundante para los halcones.

Figura 6.1

Tipos de interacciones competitivas



Nota. Banco de imágenes libres IStock (<https://www.istockphoto.com/>)

Competencia intraespecífica

Los individuos de una misma especie tienen necesidades muy similares para sobrevivir, crecer y reproducirse, y el requerimiento combinado de varios individuos por un mismo recurso puede exceder la oferta del mismo, desencadenando interacciones competitivas entre los individuos. Cabe esperar que estos individuos, al utilizar recursos similares, reaccionen de un modo muy parecido a las condiciones. Sin embargo, los individuos competidores de una misma especie no son completamente equivalentes, ya que existe variabilidad genotípica y fenotípica entre ellos. Algunos serán más hábiles para encontrar los recursos o más eficientes en su utilización y ganarán en la competencia por explotación. En este sentido, la competencia puede aumentar la contribución proporcional de los genotipos y fenotipos de los competidores más fuertes a la siguiente generación. Muchas especies poseen un mecanismo particular que implica el consumo de individuos de la misma especie, denominado canibalismo, que puede ser considerado competencia por interferencia.

La competencia intraespecífica se manifiesta a través de modificaciones densidad dependientes de las tasas de natalidad y muerte, y del tamaño de los individuos. Es decir que el efecto último de la competencia es una menor contribución a la generación siguiente, en comparación con lo que hubiera sido dicha contribución sin competencia.

Al analizar el efecto de la competencia intraespecífica sobre la dinámica poblacional (ver capítulo 4), es evidente que la fecundidad y la supervivencia de los individuos están influenciadas por la disponibilidad de recursos, por lo tanto, las poblaciones no aumentan de tamaño indefinidamente, sino que oscilan alrededor de un cierto valor, es decir que presentan un rango de densidad acotado. Este valor de densidad alrededor del cual fluctúa la población se denomina capacidad de carga del ambiente (K), y representa el número máximo de individuos que puede ser mantenido en forma sostenida por el ambiente. En este sentido, la competencia intraespecífica se manifiesta como una desaceleración del crecimiento a medida que la población incrementa su densidad y alcanza la capacidad de carga, lo cual se evidencia como crecimiento densidad dependiente. Así, las interacciones competitivas deberían estabilizar las poblaciones en la densidad de equilibrio (K).

Competencia interespecífica

Las distintas especies han evolucionado diversos modos de evitar la competencia y sus efectos adversos. Una estrategia es la del generalista, el cual evita la competencia por explotación utilizando una variedad más amplia de recursos. Un individuo generalista puede cambiar rápidamente de un recurso a otro alternativo a medida que cambian las presiones de sus competidores. Otra estrategia es la de las especies oportunistas, las cuales poseen una alta tasa máxima de incremento y un estilo de vida migrante, mediante lo cual pueden evitar a los competidores. Una variación de la forma de vida oportunista es la del pionero, el cual ocupa rápidamente un nuevo

entorno que ha sido disturbado, y posee una superioridad frente a los competidores a través de la ventaja numérica. El competidor fuerte y el generalista, en cambio, están más adaptados a vivir en entornos estables donde sus estrategias competitivas son de mayor ventaja. Una tercera estrategia es expulsar o excluir a los rivales, o apoderarse de los recursos en disputa, mediante la agresión u otro comportamiento especializado (competencia por interferencia). Estos competidores fuertes tenderán a ser especialistas, concentrándose en recursos particulares.

Los primeros intentos de modelar la competencia interespecífica fueron ideados por Lotka (1932) y Volterra (1926, 1931), quienes basaron sus modelos en la ecuación logística de la competencia intraespecífica (ver Capítulo 4). Lotka y Volterra asumieron que la tasa de crecimiento de cada especie decrece a medida que la población de sus competidores incrementa. Así, la competencia interespecífica entre dos especies es modelada por medio de dos ecuaciones, una para cada especie, basadas en la ecuación logística, pero incluyendo el coeficiente de competencia (α_{ij}), un término que describe el efecto de una especie (j) sobre la otra (i).

Para trasladar el efecto de la competencia interespecífica a la ecuación de crecimiento logístico, N_1 es reemplazado por $(N_1 + \alpha_{12} * N_2)$. Así, $\alpha_{12} * N_2$ representa a los individuos de la especie 2 cuyo efecto equivale al efecto ejercido por los de la especie 1 en la competencia intraespecífica. Entonces la ecuación $dN / dt = r N ((K - N) / K)$ quedará expresada como,

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - (N_1 + \alpha_{12} * N_2)}{K_1}$$

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} * N_2}{K_1}$$

Del mismo modo, para la especie 2 la ecuación será,

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} * N_1}{K_2}$$

En las ecuaciones,

N_1 = número de individuos de la especie 1, N_2 = número de individuos de la especie 2, r_1 = tasa intrínseca de incremento de la especie 1, r_2 = tasa intrínseca de incremento de la especie 2, K_1 = capacidad de carga de la especie 1, K_2 = capacidad de carga de la especie 2, α_{12} = coeficiente de competencia de la especie 2 sobre la especie 1, α_{21} = coeficiente de competencia de la especie 1 sobre la especie 2, t = tiempo.

Los coeficientes de competencia buscan modelar el impacto de adicionar un individuo de la especie i sobre la población de la especie j , y representan el efecto de la especie i sobre la tasa de crecimiento de la especie j relativa al impacto de esta última sobre su propia tasa de crecimiento.

El valor de los coeficientes de competencia es 0 cuando no existe competencia y es mayor que 0 para las especies que compiten, ya que un coeficiente de valor negativo indicaría que la especie i beneficia a la especie j , y por lo tanto no se trataría de competencia sino de mutualismo. Por otro lado, en la competencia interespecífica las dos especies competidoras deberían tener diferentes nichos para coexistir, y por lo tanto un individuo de la especie i debería competir menos intensamente con un individuo de la especie j que con un individuo de su propia especie. Supongamos que 10 individuos de la especie i tienen el mismo efecto competitivo inhibitor sobre la tasa de crecimiento de la especie j que un individuo de su propia especie, entonces α_{ji} será $1/10$, y la tasa de crecimiento se reducirá menos por la competencia interespecífica que por la intraespecífica. Por lo tanto, cuando $\alpha_{12} < 1$ significa que los individuos de la especie 2 tienen menor efecto inhibitor sobre el crecimiento poblacional de la especie 1 que los de la propia especie, mientras que si es > 1 significa que la especie 2 es una competidora fuerte que desplazará a la otra.

Hay cuatro resultados posibles en este modelo, 1) que gane la especie 1, 2) que gane la especie 2, 3) que ambas coexistan en un equilibrio estable, ya que ninguna alcanza densidades suficientes para eliminar a la otra, y 4) que cada especie tenga sobre la otra un efecto inhibitor del crecimiento poblacional mayor que el de la propia especie, y entonces existe un equilibrio inestable y el resultado de la interacción depende de las proporciones iniciales de las dos especies. $K_1 < K_2/\alpha_{21}$ and $K_2 < K_1/\alpha_{12}$.

Las condiciones necesarias para la coexistencia de ambas especies competidoras están explícitas en la inecuación. Cada población debe inhibir su propio crecimiento poblacional más que la inhibición causada por la otra especie. Para que esto ocurra, si K_1 es igual a K_2 , α_{12} y α_{21} deben ser menores que 1. Cuando las capacidades de carga no son iguales, α_{12} o α_{21} pueden tomar un valor mayor que 1, y la coexistencia puede ser posible si el producto de ambos coeficientes competitivos es menor que 1 ($\alpha_{12}\alpha_{21} < 1$) y la relación K_1/K_2 toma valores entre α_{12} y $1/\alpha_{21}$. Otra característica de la interacción es que el tamaño que alcanzan las poblaciones en competencia siempre es menor que sus respectivas capacidades de carga creciendo solas.

Algunas combinaciones de N_1 y N_2 harán que la especie 1 crezca en detrimento de la especie 2, extinguiéndola. Otras combinaciones tendrán el efecto inverso, otras harán que crezca una u otra especie dependiendo de las N_1 y N_2 iniciales, y otras harán que ambas especies coexistan. Para poder predecir estos efectos, se calculan las combinaciones de valores de N_1 y N_2 que hacen que una u otra especie no crezca ni decrezca. Estas combinaciones se denominan “isoclinas 0” para cada especie.

Entonces, en el equilibrio, para la especie 1,

$$\frac{dN_1}{dt} = 0$$

$$0 = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} * N_2}{K_1}$$

$$\frac{0}{r_1 N_1} = \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} * N_2}{K_1}$$

$$0 = \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} * N_2}{K_1}$$

$$0 * K_1 = K_1 - N_1 - \alpha_{12} * N_2$$

$$0 = K_1 - N_1 - \alpha_{12} * N_2$$

$$N_1 = K_1 - \alpha_{12} * N_2$$

y también

$$0 = K_1 - N_1 - \alpha_{12} * N_2$$

$$\alpha_{12} * N_2 = K_1 - N_1$$

$$N_2 = \frac{K_1 - N_1}{\alpha_{12}}$$

Entonces, si la especie 1 gana y la especie 2 se extingue,

$$N_1 = K_1 \quad (A)$$

y si la especie 2 gana y la especie 1 se extingue,

$$N_2 = \frac{K_1}{\alpha_{12}}$$

Del mismo modo, a partir de las ecuaciones para la especie 2, obtenemos,

$$N_2 = K_2 - \alpha_{21} * N_1$$

$$\text{y } N_1 = \frac{K_2 - N_2}{\alpha_{21}}$$

Entonces, si la especie 2 gana, $N_2 = K_2$

y si la especie 1 gana,

$$N_1 = \frac{K_2}{\alpha_{21}} \quad (B)$$

Por consiguiente, si la especie 2 se extingue, y considerando las ecuaciones (A) y (B), tenemos que

$$N_1 = K_1 = \frac{K_2}{\alpha_{21}} y$$

$$\alpha_{21} = \frac{K_2}{K_1}$$

De un modo similar, si la especie 1 se extingue,

$$N_2 = K_2 = \frac{K_1}{\alpha_{12}} \quad y \quad \alpha_{12} = \frac{K_1}{K_2}$$

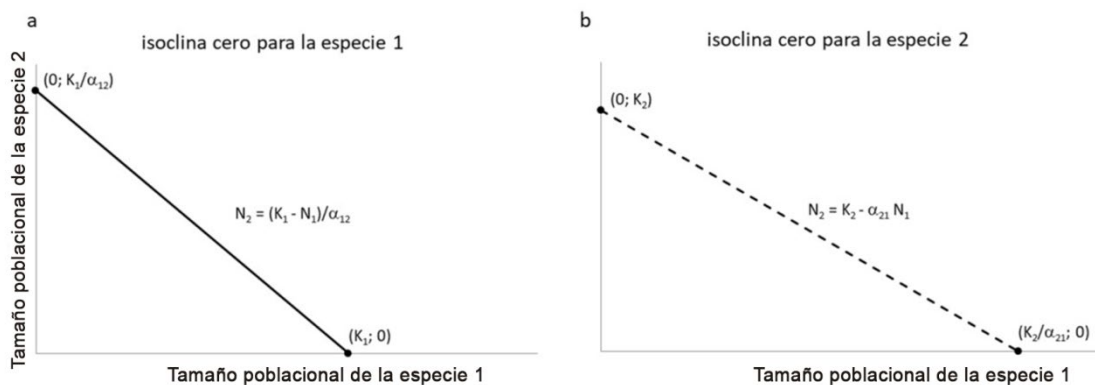
Como es evidente, los coeficientes de competición quedan determinados por la relación de las capacidades de carga. Cuando la especie 2 = 0, luego $N_1 = K_1$. Del mismo modo, cuando la especie 1 = 0, $N_2 = K_2 / \alpha_{12}$.

Si graficamos N_1 en función de N_2 , podemos usar los dos puntos $(K_1, 0)$ y $(0, K_1/\alpha_{12})$ para producir la isocline 0 para la especie 1. Las combinaciones de las poblaciones 1 y 2 por debajo de la línea (a la izquierda de la línea) son tales que la población 1 continúa creciendo. Las combinaciones por arriba de la línea (a la derecha de la línea) conducen a una disminución en el tamaño de la población 1 (Figura 6.2a).

Del mismo modo, cuando la especie 1 = 0, luego $N_2 = K_2$, y cuando la especie 2 = 0, $N_1 = K_2 / \alpha_{21}$. A partir de los puntos $(0, K_2)$ y $(K_2 / \alpha_{21}, 0)$ podemos trazar una segunda isocline 0, que represente los niveles de saturación para la especie 2. De nuevo, las combinaciones de las poblaciones 1 y 2 por debajo de la línea (a la izquierda de la línea) son tales que la población 2 continúa creciendo. Las combinaciones por arriba de la línea (a la derecha de la línea) conducen a una disminución en el tamaño de la población 2 (Figura 6.2b).

Figura 6.2

Isoclinas cero para dos especies competidoras



Si colocamos ambas isoclinas en un mismo gráfico, obtenemos un diagrama en el que pueden observarse las cuatro combinaciones posibles,

1. $K_1/\alpha_{12} > K_2$ combinado con $K_1 > K_2/\alpha_{21}$ (Figura 6.3a). Podemos ver, con un simple pasaje de términos, que $K_1 > K_2 \alpha_{12}$ y $K_1 \alpha_{21} > K_2$. Esto nos permite interpretar la magnitud del efecto de la competencia interespecífica en relación al efecto de la competencia intraespecífica. Si interpretamos a la capacidad de carga de cada especie multiplicada por el coeficiente competitivo o efecto que causa sobre la otra, como la competencia interespecífica, y a la capacidad de carga de cada especie como la competencia intraespecífica, en este caso para la especie 1 la propia limitación poblacional es mayor que la interespecífica, mientras que para la especie 2 ocurre lo contrario.
2. $K_2 > K_1/\alpha_{12}$ combinado con $K_2/\alpha_{21} > K_1$ (Figura 6.3b).
3. $K_1 > K_2/\alpha_{21}$ combinado con $K_2 > K_1/\alpha_{12}$ (Figura 6.3c).
4. $K_1/\alpha_{12} > K_2$ combinado con $K_2/\alpha_{21} > K_1$ (Figura 6.3d).

En la Figura 6.3a, ambas poblaciones crecen cuando sus tamaños poblacionales están por debajo de ambas isoclinas. Sin embargo, cuando las combinaciones de las especies 1 y 2 están por debajo de la isoclina para la especie 2, pero sobre la isoclina para la especie 1, el único punto de equilibrio se encuentra en $N_1 = K_1$. Las isoclinas no se cruzan, y la isoclina de la especie 1 está más lejos del origen que la isoclina de la especie 2. Este es el caso de exclusión competitiva, en el que la especie 1 gana y excluye a la especie 2.

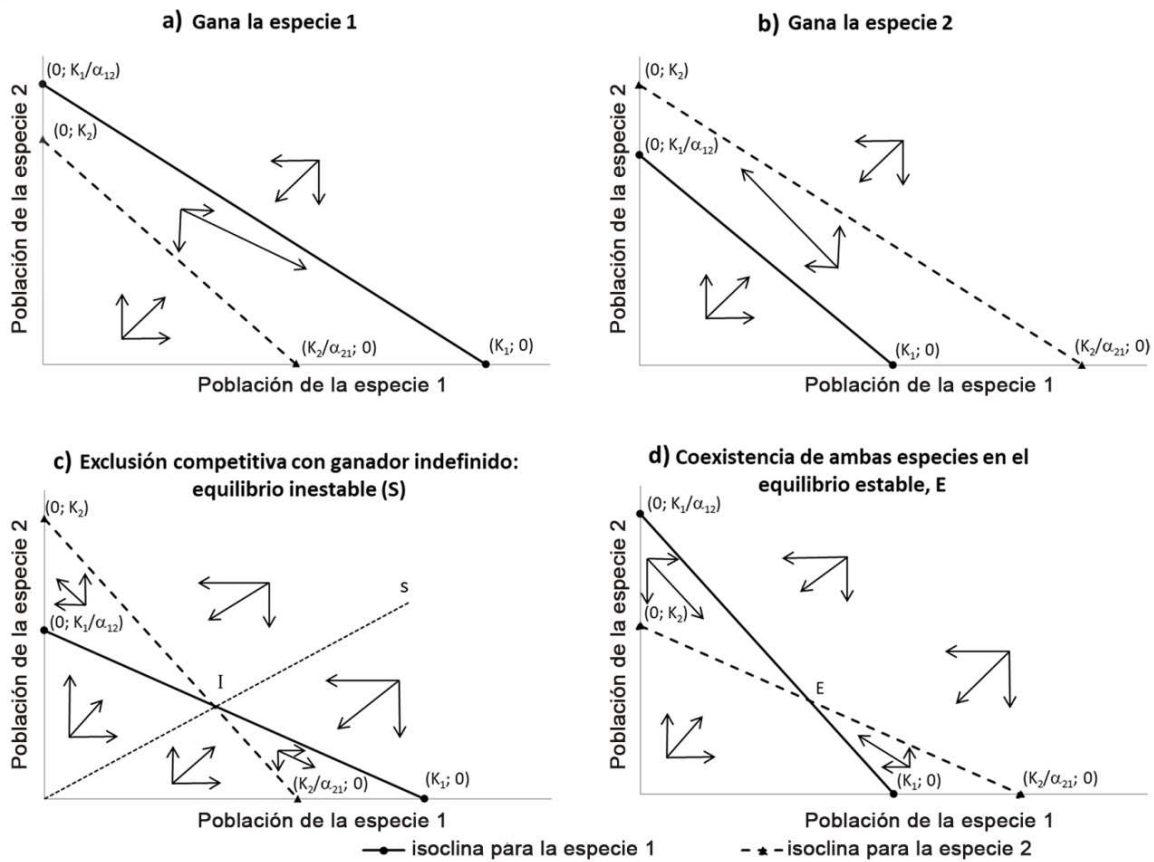
En la Figura 6.3b se ilustra la situación opuesta. Cuando las combinaciones de las especies 1 y 2 están entre las dos isoclinas, el vector resultante mueve el número combinado de individuos hacia un equilibrio en $N_2 = K_2$. Nuevamente tenemos exclusión competitiva, pero ahora la especie 2 es la ganadora.

La Figura 6.3c representa una situación más compleja. Si la combinación de N_1 y N_2 está a lo largo de la línea 0-S, el vector resultante se mueve a lo largo de la línea hasta un equilibrio temporal e inestable en I, donde coexisten ambas especies. En este caso, si algo en el entorno mueve las combinaciones de individuos hacia la derecha o hacia la izquierda de la línea 0-S, entonces los vectores resultantes se mueven rápidamente hacia la exclusión competitiva. Sin embargo, en este caso hay dos puntos de equilibrio estable. Si las combinaciones de las dos especies originan puntos a la izquierda de la línea 0-S, el resultado es una exclusión competitiva con la especie 2 como ganadora. Si los puntos están a la derecha de la línea 0-S, la especie 1 es la ganadora. Por tanto, este conjunto de condiciones producirá un equilibrio inestable o una exclusión competitiva con un ganador indefinido (un resultado estocástico). Ahora las isoclinas se cruzan, pero las trayectorias muestran que el equilibrio es inestable. Una especie sustituirá a la otra, pero cual gane depende de las condiciones iniciales. En este caso, la competencia interespecífica es más fuerte que la competencia intraespecífica.

Finalmente, en la Figura 6.3d se da una situación en la que cada especie ralentiza su propio crecimiento poblacional más que el de su competidor. Esto permite un equilibrio estable con coexistencia de las dos especies en el punto E. En este caso, hay equilibrio con ambas especies presentes y las trayectorias muestran que es estable. Las dos especies pueden coexistir. Aquí la competencia intraespecífica es más fuerte que la competencia interespecífica.

Figura 6.3

Arreglos posibles de las isoclinas cero generadas por las ecuaciones de Lotka-Volterra



Las tasas de crecimiento y las habilidades competitivas en las poblaciones varían en tiempo y espacio con la densidad poblacional, el estado fisiológico o de desarrollo de los individuos competidores, las características propias de los recursos y la composición de la comunidad. Variaciones temporales en el ambiente pueden modificar las capacidades de carga y también permitir la coexistencia al modificar las habilidades competitivas de los individuos. En ambientes heterogéneos los competidores pueden desarrollar patrones divergentes de utilización de los recursos y reducir la competencia interespecífica (partición de nichos, ver Capítulo 5).

Las ecuaciones de competencia de Lotka–Volterra tienen un papel relevante en la teoría ecológica (Levins, 1968, MacArthur, 1972, Vandermeer, 1970, 1972, May y McLean, 2007), ya que a pesar de tener numerosos supuestos poco reales, proveen un marco conceptual muy útil para comprender los efectos de esta interacción interespecífica.

Metodología experimental para estudiar la competencia interespecífica

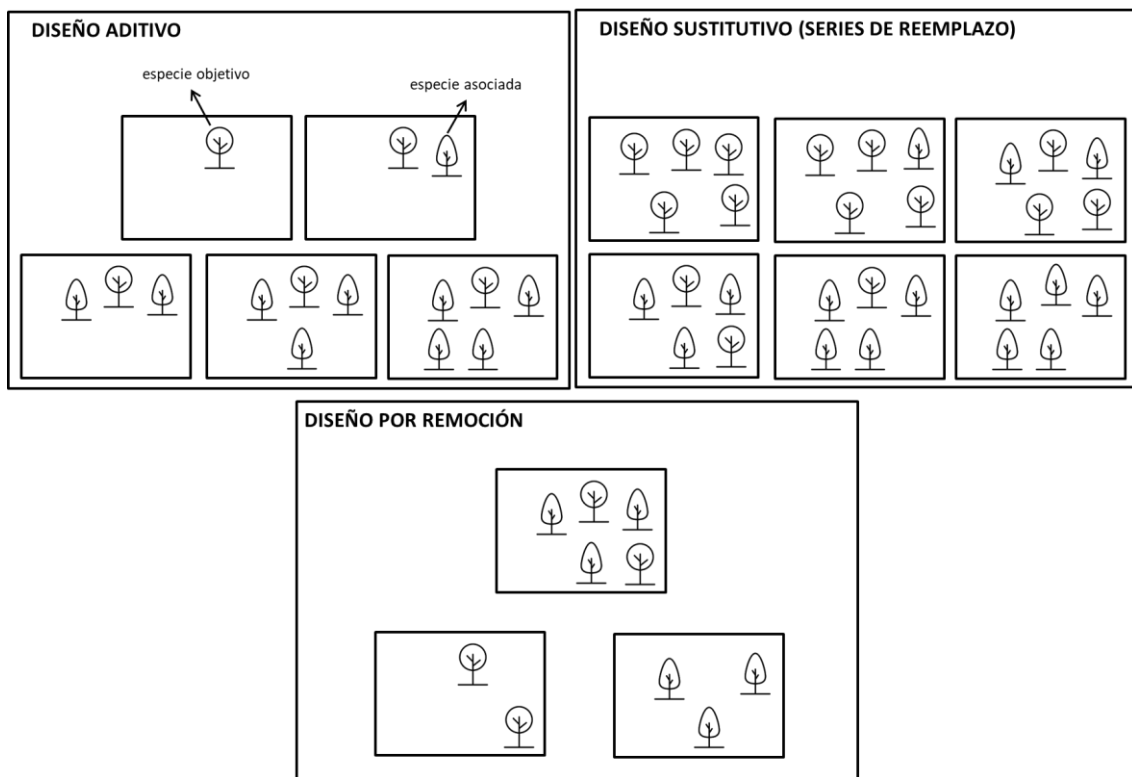
Para conocer la existencia de competencia entre especies y su intensidad es necesario realizar experimentos manipulativos, que pueden ser de tres tipos, 1) aditivos, 2) sustitutivos, o serie de reemplazo, y 3) de remoción (Figura 6.4). Los dos primeros son muy comunes en investigaciones sobre el efecto de las “malezas” (plantas no cultivadas en un área de cultivo) sobre una población de una especie cultivada, ya que pueden causar pérdidas de rendimiento por competencia. El método aditivo consiste en incrementar el número de individuos de una especie (p. ej. maleza) manteniendo constante el número de la otra (p. ej. especie cultivada), y el análisis de las variables (p. ej. biomasa) se realiza por regresión. La densidad del cultivo se mantiene constante, mientras que se va variando la densidad de la maleza. Es directamente aplicable a situaciones agrícolas en las cuales el cultivo posee una determinada densidad de plantas y la densidad de la maleza varía dependiendo del paisaje, a lo largo de los años, o por la aplicación de distintas prácticas de control. El porcentaje de pérdida de rendimiento del cultivo incrementa con la densidad de la maleza y se calcula dividiéndolo por el rendimiento del cultivo libre de la misma, a cada densidad (Cousens, 1985). En el método sustitutivo, en cambio, se mantiene constante el número total de individuos siendo los de una especie reemplazados por los de la otra en diferentes proporciones, p. ej. las plantas de un cultivo y una maleza en varias proporciones de mezcla, como 75-25, 50-50 y 25-75. Por otra parte, cada especie es evaluada a cada densidad sin la potencial competidora para conocer el efecto relativo de la competencia intraespecífica. El análisis en este caso se realiza mediante diagramas de series de reemplazo en los que el rendimiento absoluto o relativo de cada una de las dos especies se representa frente a su proporción en la mezcla (Figura 5). Este método se utiliza a menudo, tanto para determinar cuál de las dos especies es más competitiva como para predecir cambios en la composición de especies a lo largo del tiempo, y los índices de rendimiento pueden utilizarse para describir patrones de uso de recursos y agresividad relativa entre las especies (Swanton et al., 2015).

Los experimentos de remoción consisten en extraer los individuos de una especie en parcelas determinadas para evaluar el efecto sobre la densidad de la otra especie, en relación a parcelas sin remoción. Son comúnmente utilizados, tanto para poblaciones de plantas como de animales, para evaluar el efecto de especies exóticas invasoras sobre especies nativas (Stokes et al., 2009, Guido y Pillar, 2014). Por ejemplo, Stokes et al. (2009) realizaron

reducciones experimentales de poblaciones de la rata negra invasora *Rattus rattus* (Mammalia, Rodentia) en selvas de Australia, para probar su impacto competitivo en las poblaciones de la rata arbustiva nativa *Rattus fuscipes* (Mammalia, Rodentia). La eliminación de *R. rattus* permitió un aumento significativo y sostenido de las poblaciones de roedores nativos debido a la inmigración, el reclutamiento de juveniles y el aumento de la residencia de las hembras. Los autores consideran que la ausencia de cambios en la condición corporal y en la reproducción de *R. fuscipes* luego de un largo período desde la eliminación de *R. rattus*, indicaría que las bajas densidades iniciales de *R. fuscipes* se explican por el efecto de una competencia por interferencia más que por un tipo de competencia por explotación.

Figura 6.4

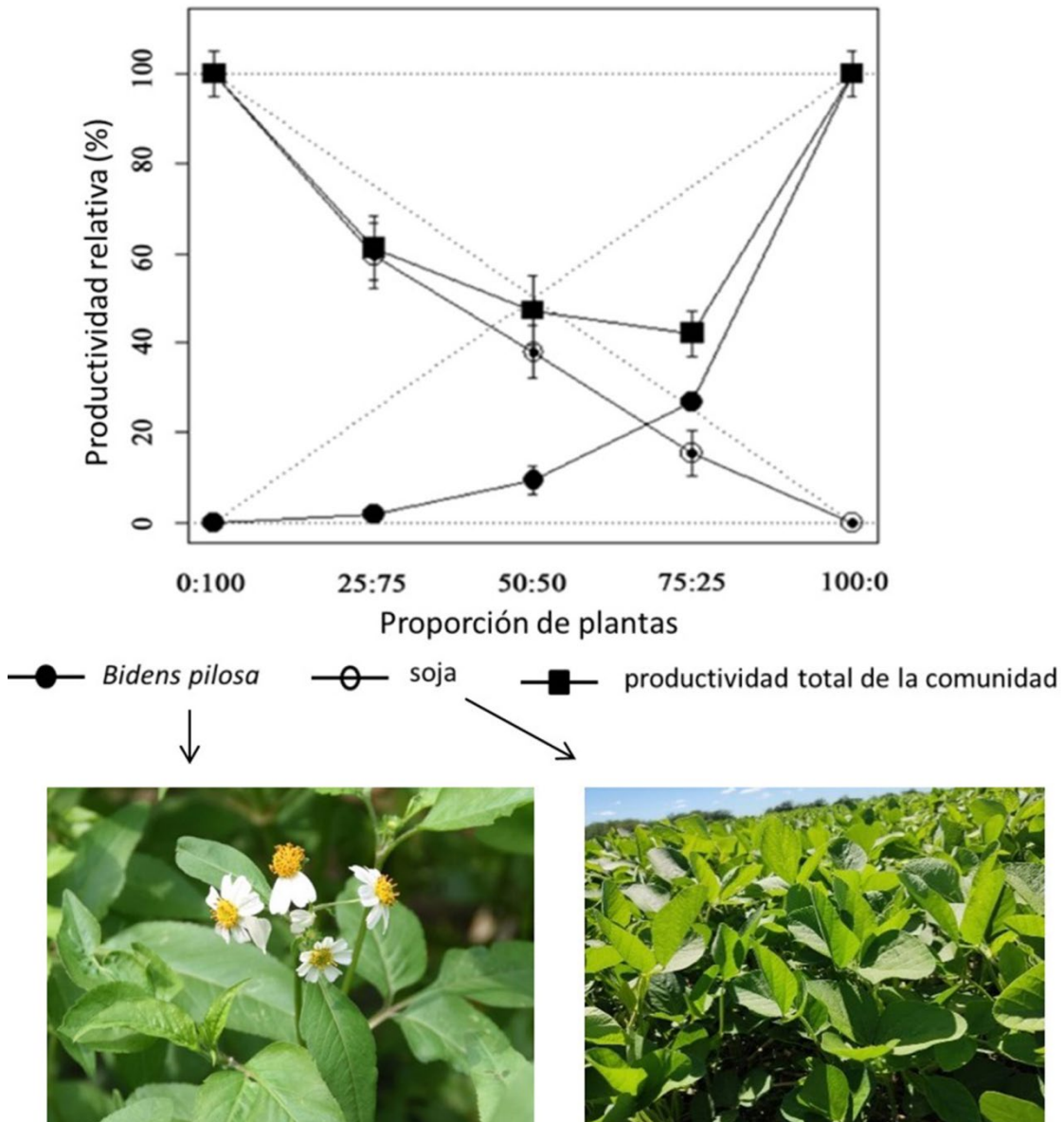
Tipos de diseño experimental utilizados en estudios de competencia interespecífica



Nota. Banco de imágenes libres IStock (<https://www.istockphoto.com/>)

Figura 6.5

Serie de reemplazo



Nota. Gráfico adaptado de “Comparison of Experimental Methods to Assess the Competitive Ability of Weed Species” (p. 2191), de Galon et al., 2015, *American Journal of Plant Sciences*, 6. Foto a la izquierda fuente E. Nieves (CEPAVE, CONICET-UNLP), foto a la derecha fuente <https://inaturalist-open-data.s3.amazonaws.com/photos/276283149/original.jpg>

Caso de estudio, competencia entre parasitoides de chinches plagas del cultivo de soja

Las “chinches”, hemípteros succionadores de la familia Pentatomidae que se alimentan de frutos y granos, representan una de las principales plagas del cultivo de soja. En los últimos

años, *Piezodorus guildinii* (Figura 6.6) ha sido la especie de “chinche” más importante en las provincias de Buenos Aires y Santa Fe (Cingolani et al., 2014, Massoni et al., 2008), y también es una de las predominantes en Brasil (Corrêa-Ferreira, 2008), Uruguay (Castiglioni et al., 2007) y varios estados del sur de los Estados Unidos de América (Akin et al., 2011, Temple et al., 2013). En la actualidad, las “chinches” son controladas mediante el uso de insecticidas de variable efectividad, utilizándose productos de amplio espectro como piretroides y organofosforados, en altas dosis, y en repetidas aplicaciones (Zerbino y Alzugaray, 2003). El uso excesivo de estos pesticidas provoca un notable efecto negativo en el ambiente, así como en especies no-blanco (Sarandón et al. 2015). En este contexto, el control biológico de plagas mediante la utilización de parasitoides como enemigos naturales, representa una estrategia alternativa al uso de insecticidas sintéticos.

Los principales enemigos naturales de esta chinche son las avispas parasitoides que atacan sus huevos. Los parasitoides (Capítulo 7) son insectos cuyas larvas se desarrollan a expensas de otros artrópodos (hospedadores), matándolos al alimentarse de ellos. Son organismos adaptados a utilizar ambientes pequeños y discontinuos, y representan la especialización extrema en la explotación de un recurso (Godfray, 1994). En el caso de los parasitoides oófagos de las “chinches”, la avispa hembra coloca un huevo dentro de cada huevo de su hospedador. De este modo, cada huevo del hospedador constituye una fuente de recursos pequeña, que solo es suficiente para el desarrollo de un único individuo. Esto puede provocar interacciones negativas entre dos o más parasitoides que utilizan el mismo recurso. En situaciones de escasez de hospedadores, la competencia entre parasitoides solitarios suele ser intensa, y el superparasitismo y el multiparasitismo son dos claros indicadores de tal situación. En el primer caso, el hospedador es parasitado más de una vez por el mismo individuo u otros individuos de la misma especie de parasitoide. En el multiparasitismo, un hospedador también es parasitado más de una vez, pero por individuos de distintas especies. Tanto en el súper- como en el multiparasitismo, la competencia ocurre entre las hembras adultas mientras se encuentran explotando un mismo hospedador (competencia por interferencia extrínseca), o entre los estados inmaduros de los parasitoides, que se están desarrollando dentro de un mismo hospedador súper- o multiparasitado (competencia por interferencia intrínseca) (Zwölfer, 1971). La acción de súper- o multiparasitar implica un riesgo para el parasitoide o para su descendencia, ya que la competencia puede ser letal. Sin embargo, en ciertas circunstancias tales como escasez de hospedadores, alta carga de huevos por depositar y corta expectativa de vida, el súper- o multiparasitismo podrían ser una estrategia que permite a los parasitoides dejar descendencia, aun debiendo enfrentar la competencia (Ba-kker et al., 1985).

Muchos herbívoros son atacados por varias especies de parasitoides, y en general, múltiples especies de estos enemigos naturales coexisten a través de diversos mecanismos, uno de los cuales es la partición del recurso hospedador (Hawkins, 2000). La "coexistencia fugitiva" (Cohen, 1970) es una forma de partición del recurso capaz de promover la coexistencia, el competidor con peores habilidades en la competencia larval (competidor intrínsecamente inferior) tiene mejor

capacidad de dispersión (competidor extrínsecamente superior), pudiendo utilizar los recursos dispersos poco utilizados por el otro competidor.

En un estudio de parasitismo a campo realizado por integrantes del Grupo de Ecología de Plagas y Control Biológico del CEPAVE (CONICET-UNLP), Cingolani et al. (2014) encontraron que el 55% de las posturas de *P. guildinii* estaban parasitadas, siendo *Telenomus podisi* la especie de parasitoide más abundante, seguida por *Trissolcus urichi* (Hymenoptera, Platygastroidea) (Figura 6.7). A su vez, en varios casos se registró la emergencia de las dos especies a partir de diferentes huevos de una misma postura. Esto estaría indicando que los parasitoides se encuentran compitiendo por el mismo recurso (las posturas).

Por otra parte, para estudiar la competencia por explotación (Figura 6.8) del recurso entre estos enemigos naturales, se evaluó el multiparasitismo de huevos por parte de *T. podisi* y *T. urichi*, mediante ensayos de laboratorio en los cuales a cada especie se le ofreció una postura previamente parasitada por la otra (Cingolani et al., 2013). Ninguno de los dos parasitoides evitó el multiparasitismo, es decir que ninguno prefirió atacar huevos no parasitados por sobre previamente parasitados por la otra especie. La coexistencia utilizando el mismo hospedador, probablemente esté favorecida por diferencias en sus habilidades en la competencia intrínseca y extrínseca, tal como predice la teoría de la Competencia Contrabalanceada (Zwölfer, 1971). Se encontró que *T. urichi* es una competidora intrínsecamente superior a *T. podisi* ya que su emergencia a partir de huevos multiparasitados fue significativamente mayor. Sin embargo, demostró ser menos eficiente en la competencia extrínseca, ya que su habilidad para detectar posturas o explorar rastros químicos dejados por los adultos de la “chinche”, fue menor (Barakat et al., 2020, Cingolani et al., 2019). Además, al explotar un mismo hospedador las avispas hembras de ambas especies iniciaron encuentros no-agonísticos (las hembras se acercan o incluso contactan, pero sin exhibir agresividad) y agonísticos (una hembra ataca y la otra retrocede sin represalias, o inicia un ataque de agresión mutua). *Telenomus podisi* resultó ser algo más agresiva que *T. urichi*, ya que atacó más insistentemente, y en algunos casos le produjo lesiones a su contrincente (Cingolani et al., 2019).

Figura 6.6

Adulto de *Piezodrus guildinii*



Nota. Fuente M.F. Cingolani, CEPAVE, CONICET-UNLP)

Figura 6.7

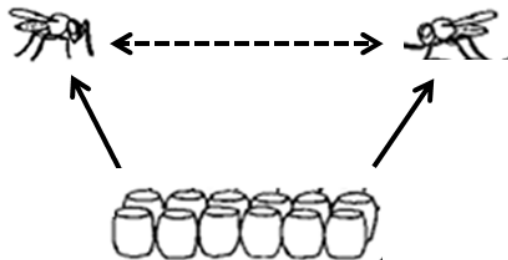
Adulto hembra de Telenmus podisi emergiendo de una postura de Piezodorus guildinii



Nota. Fuente M.F. Cingolani, CEPAVE, CONICET-UNLP)

Figura 6.8

Competencia de dos especies de parasitoides por explotación



Comprender las interacciones competitivas que ocurren entre los parasitoides es importante, ya que pueden afectar su efecto como agentes de control biológico. Esto contribuye a evaluar la potencialidad de distintas especies en programas en los que se utilizan múltiples enemigos naturales. Dado que para los parasitoides existe un vínculo directo entre la tasa de encuentro de hospedadores y la producción de descendencia, y considerando que cada hospedador parasitado morirá, la eficiencia de búsqueda y el potencial de utilización del recurso también son cruciales para las dinámicas poblacionales parasitoide-hospedador (Capítulo 7).

En resumen, conocer los mecanismos que facilitan la coexistencia de parasitoides competidores, y los factores que determinan qué especie prevalece, es importante tanto para conocer la ecología básica de las especies, como para la aplicación de estos conocimientos en estrategias de control biológico de plagas.

Referencias

- Akin, S., Phillips, J. y Johnson, D.T. (2011). *Biology, identification and management of the redbanded stink bug*. Arkansas, University of Arkansas.
- Bakker, K., van Alphen, J. J. M., van Batenburg, F. H. D., van der Hoeven, N., Nell, H. W., van Strien-van Liempt, W. F. T. H. y Turlings, T. C. J. (1985). The function of host discrimination and superparasitization in parasitoids. *Oecologia*, 67, 572-576.
- Barakat, M. C., Liljesthröm, G. G. y Cingolani, M.F. (2020). Preimaginal developmental time of two egg parasitoids and their host searching efficiency. *Biocontrol Science & Technology*, 30, 559-568.
- Bonino, N. (2006). Interacción trófica entre el conejo silvestre europeo y el ganado doméstico en el noroeste de la Patagonia Argentina. *Ecología Austral*, 16, 135-142.
- Castiglioni, E., Chiaravalle, W., Cristino, M., Silva, H., Ribeiro, A. y Corrêa-Ferreira, B. S. (2007). Implementação de um programa de controle biológico de *Piezodorus guildinii* (Hemiptera, Pentatomidae) com *Telenomus podisi* (Hymenoptera, Scelionidae), no Uruguay. *X SICONBIOL*, 235.
- Cingolani, M. F., Greco, N. M. y Liljesthröm, G. G. (2013). Multiparasitism of *Piezodorus guildinii* eggs by *Telenomus podisi* and *Trissolcus urichi*. *BioControl*, 58, 37-44.
- Cingolani, M. F., Greco, N. M. y Liljesthröm, G. G. (2014). Egg parasitism of *Piezodorus guildinii* and *Nezara viridula* (Hemiptera, Pentatomidae) in soybean, alfalfa and red clover. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias, UNCuyo*, 46, 15-27.
- Cingolani, M.F., Barakat, M.C., Liljesthröm, G.G. y Colazza, S. (2019). Foraging behavior of two egg parasitoids exploiting chemical cues from the stinkbug *Piezodorus guildinii* (Hemiptera, Pentatomidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 91, e20180597.
- Cohen, J. E. (1970). A Markov contingency table model for replicated Lotka-Volterra systems near equilibrium. *American Naturalist*, 104, 547-559.
- Corrêa-Ferreira, B. S. (2008). *Trissolcus basal* para o controle de percevejos da soja. En J. R. P. Parra, P. S. M. Botelho, B. S. Corrêa-Ferreira y J. M. S. Bento (Eds.), *Controle biológico no Brasil – parasitóides e predadores* (pp. 449-471). Piracicaba, Editorial Manole.
- Cousens, R. (1985). A simple model relating yield loss to weed density. *Annals of Applied Biology*, 107, 239-252.
- Fowler, H.G. (1994). Interference competition between ants (Hymenoptera, Formicidae) in Amazonian clearings. *Ecología Austral*, 4, 35-39.
- Galon, L., Concenço, G., Francisco Perin, G., da Silva, A. F., Forte, C. T., Adelio David, F. de, Radüz, L. L., Radunz, A. L., André, A., Tironi, S. P. y Concenço, S. E. (2015). Comparison of experimental methods to assess the competitive ability of weed species. *American Journal of Plant Sciences*, 06, 2185-2196.
- Godfray, H. C. J. (1994). *Parasitoids, behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press.

- Guido, A. y Pillar, V. D. (2014). Are removal experiments effective tools for assessing plant community resistance and recovery from invasion? *Journal of Vegetation Science*, 26, 608-613.
- Hatcher M. J, Dick J. T. A y Dunn A. M. (2006). How parasites affect interactions between competitors and predators. *Ecological Letters*, 9, 1253–1271.
- Hawkins, B. A. (2000). Species coexistence in parasitoid communities, does competition matter? En M. E. Hochberg y A. R. Ives (Eds.), *Parasitoid Population Biology* (pp. 198-213). Princeton, Princeton University Press.
- Levins, R. (1968). *Evolution in changing environments*. Princeton University Press.
- Lotka, A. J. (1932). The growth of mixed populations, two species competing for a common food supply. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 22, 461-469.
- MacArthur, R. H. (1972). *Geographical ecology, Patterns in the distribution of species*. Princeton University Press.
- Massoni, F., Frana, J. y Trumper, E. V. (2008). Desarrollo de *Piezodorus guildinii* en el cultivo de soja. En E. V. Trumper y J. D. Edelstein (Eds.), *Chinchas fitófagas en soja. Revisión y avances en el estudio de su ecología y manejo*. Manfredi, Ediciones INTA.
- May, R. M. y McLean, A. R. (2007). *Theoretical ecology. Principles and applications*. Oxford University Press Inc., New York, United States.
- Sarandón, S. J., Flores, C. C., Abbona, E., Iermanó, M. J., Blandi, M. L., Oyhamburu, M. y Presutti, M. (2015). Análisis del uso de agroquímicos asociado a las actividades agropecuarias de la Provincia de Buenos Aires. En Defensoría del Pueblo de la Provincia de Buenos Aires (Comp.), *Relevamiento de la utilización de Agroquímicos en la Provincia de Buenos Aires – Mapa de Situación e incidencias sobre la salud* (pp. 18-495).
- Stokes, V. L., Banks, P. B., Pech, R. P. y Spratt, D. M. (2009). Competition in an invaded rodent community reveals black rats as a threat to native bush rats in littoral rainforest of southeastern Australia Spratt. *Journal of Applied Ecology*, 46, 1239-1247.
- Swanton, C. J, Nkoa, R. y Blackshaw, R. E. (2015). Experimental methods for crop–weed competition studies. *Weed Science* 63, Special Issue, 2-11.
- Temple, J. H., Davis, J. A., Micinski, S., Hardke, J. T., Price, P. y Leonard, B. R. (2013). Species composition and seasonal abundance of stinkbugs (Hemiptera, Pentatomidae) in Louisiana soybean. *Environmental Entomology*, 42, 648-657.
- Vandermeer, J. H. (1970). The community matrix and the number of species in a community. *American Naturalist*, 104, 73-83.
- Vandermeer, J. H. (1972). Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3, 107-132.
- Volterra V. (1926). Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *Memoires Accademia dei Lincei* 2, 31–113.
- Volterra, V. (1931) Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. En, Chapman, R.N., Ed., *Animal Ecology*, McGraw-Hill, New York, 409-448. <http://dx.doi.org/10.1086/284409>

- Zerbino, S. y Alzugaray, R. 2003. *Piezodorus guildinii* (Westwood). En C. M. Bentancourt y I. B. Scatoni (Eds.). *Guía de insectos y ácaros de importancia agrícola y forestal en el Uruguay*. Montevideo, Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay.
- Zwölfer, H. (1971). The structure and effect of parasite complexes attacking phytophagous host insects. En P. J. Den Boer y G. R. Gradwell (Eds.), *Dynamics of numbers in populations, Proceedings of the advanced study institute on "Dynamics of numbers in populations"* (pp. 405-418). Wageningen, Center for Agricultural Publishing and Documentation.

CAPÍTULO 7

Depredación, parasitoidismo y depredación intragremio

Nancy Greco y María Fernanda Cingolani

Depredación

Generalidades

En sentido amplio, la depredación puede definirse como el consumo de un organismo vivo por otro organismo. Esta definición general podría incluir a los herbívoros, sin embargo, ellos no son predeciblemente letales, mientras que los depredadores verdaderos consumen total o parcialmente a la presa y la matan. Los depredadores verdaderos consumen más de un individuo presa en su vida, y esta característica los diferencia también de los parasitoides, que son avispas y moscas cuyos estados preimaginales se desarrollan a expensas de otros insectos y requieren solamente una presa u hospedador para alcanzar la madurez. No obstante, los parasitoides adultos son de vida libre y depositan sus huevos en o sobre varios individuos hospedadores, por lo tanto, aunque un solo parasitoide consume un único hospedador, cada hembra adulta mata varios individuos ya sea en el momento de la oviposición o por el desarrollo de su progenie. En este sentido, depredadores y parasitoides pueden tener impactos ecológicos comparables, y las interacciones depredador-presa y parasitoide-hospedador poseen muchas similitudes. Los parásitos también pueden incluirse dentro de la definición de depredador en sentido amplio, pero al igual que la herbivoría y a diferencia de la depredación verdadera y el parasitoidismo, los parásitos no conducen a la muerte del hospedador.

La depredación tiene efectos sobre las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas. Los depredadores y los parasitoides a menudo limitan el crecimiento o contribuyen a la regulación de las poblaciones de otras especies, y pueden también cambiar la estructura demográfica de la población de presas u hospedadores impulsando ciclos poblacionales. A nivel de la comunidad, un depredador puede eliminar ciertas especies por completo y cambiar fundamentalmente su estructura. Sin embargo, una especie depredadora puede también tener un efecto positivo en la diversidad de la comunidad al afectar a competidoras fuertes y permitir la coexistencia de especies competitivamente menos dominantes. A nivel de un ecosistema, las interacciones depredador-presa permiten el flujo de energía de un nivel trófico a otro.

En la interacción depredador-presa, el depredador se beneficia de la asociación mientras que la presa es afectada negativamente. La selección natural que actúa sobre la población de depredadores tiende a aumentar la eficiencia de los individuos para encontrar, capturar y comer presas; mientras que al actuar sobre la población de presas favorece nuevas adaptaciones que permiten a los individuos evitar ser encontrados, atrapados y comidos. Estas interacciones han dado lugar, a escala evolutiva, a algunas adaptaciones muy particulares y diversas de los depredadores, tales como los comportamientos sociales de caza de leones y lobos, los colmillos plegables y aparatos de inyección de veneno de las serpientes, y las telas complejas y resistentes de las arañas. Del mismo modo, las presas han desarrollado mecanismos para escapar de la depredación, tales como formas y coloraciones del cuerpo para camuflarse, movimientos en manadas para perturbar o interrumpir el camino de un depredador que ha centrado su atención en una presa en particular, liberación de sustancias químicas para confundir a los depredadores (como la tinta de los calamares), exhibiciones de distracción como las que realizan algunas aves para desviar la atención lejos del nido o la cría, comportamientos defensivos de patear, alejarse rápidamente o liberar señales químicas de alarmas a sus congéneres para huir, como los que realizan los áfidos frente a otros insectos depredadores o parasitoides. En otros casos, las presas intentan intimidar a sus depredadores mediante exhibiciones agresivas, o apariencia temible, como varias especies de peces y sapos que se llenan de aire para parecer más grandes frente a posibles depredadores.

Dinámica de la interacción depredador-presa

La dinámica de la interacción depredador-presa presenta una tendencia a oscilar (Figura 7.1a), aunque bajo ciertas condiciones puede estabilizarse. Para interpretar los factores que determinan esta dinámica se han desarrollado modelos matemáticos, que suelen ser complejos y variables en función de la biología y ecología de las especies involucradas.

Para representar tal dinámica, a principios del siglo XX, Lotka (1925) y Volterra (1926, 1931) escribieron las primeras ecuaciones diferenciales acopladas, que estiman la velocidad o tasa de cambio poblacional en función del tiempo, y constituyen el modelo más simple que nos ayuda a entender la interacción,

$$dN/dt = rN - CNP \quad (1)$$

$$dP/dt = gCNP - d_2P \quad (2),$$

donde N es la densidad de la población de la presa, P es la densidad del depredador, r es la tasa instantánea de crecimiento poblacional de la presa (por individuo), d_2 es la tasa de mortalidad del depredador (por individuo) en ausencia de presas, y C y g son constantes de depredación. El término CN en la ecuación (1) representa la respuesta funcional, y describe el consumo que realiza un individuo depredador en relación a cambios en la densidad de la presa, que en

esta ecuación simple es una constante. El término CN en la ecuación (2) representa la respuesta numérica, que es el cambio en el tamaño poblacional de un depredador, ya sea por aumento de la tasa de nacimientos (tal vez combinado con una disminución de la tasa de mortalidad) o por inmigración o agregación, en respuesta a un aumento en la densidad de sus presas. La constante g en este modelo suele describirse como la tasa de conversión de presas en nuevos individuos depredadores. Esta respuesta determina el retraso temporal que se observa en los ciclos acoplados característicos de la dinámica depredador-presa.

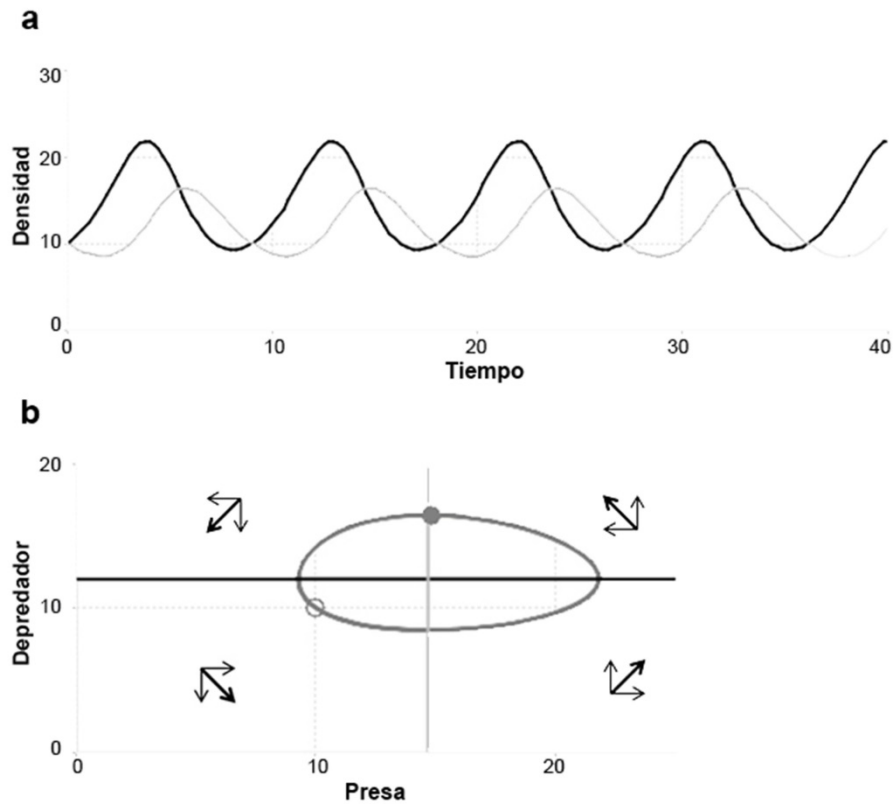
En este modelo simple, cada población es limitada por la otra y no hay un efecto de autolimitación por la propia densidad, es decir de la competencia intraespecífica. Así, en ausencia del depredador la población de la presa crece exponencialmente y de manera potencialmente ilimitada. El producto de las densidades de las dos especies, NP , refleja el número de encuentros entre ellos, que, multiplicado por la constante C , aparece con un signo negativo en la ecuación de la presa y actúa disminuyendo su tasa de crecimiento poblacional.

Una forma de estudiar la interacción depredador-presa, conocida como “análisis gráfico” o “de las isoclinas”, consiste en un gráfico cuyo eje de las abscisas representa la densidad de la población de presas, y el eje de las ordenadas representa la densidad de la población de depredadores (Figura 7.1b). Se dibujan dos isoclinas en el gráfico, una es la isoclina cero del depredador, que representa la densidad de presas que determina un crecimiento cero de la población del depredador. Las combinaciones de densidades de ambos a la derecha de la línea de la isoclina permiten a la población del depredador aumentar, mientras que, con las combinaciones de densidades a la izquierda, la población del depredador disminuye. La otra línea, es la isoclina cero de la presa, y representa la densidad del depredador que da como resultado el crecimiento cero de la población de la presa.

Estas líneas se construyen despejando de la ecuación (1) la densidad del depredador que hace cero la tasa de crecimiento poblacional de la presa ($dN/dt=0$) o “isoclina cero de la presa” (r/C), y de manera similar, despejando la densidad de la presa que hace cero la tasa de crecimiento poblacional del depredador ($dP/dt=0$), “isoclina cero para el depredador”, (d_2/Cg). Estas isoclinas indican un umbral de densidad de presas, por debajo del cual la densidad del depredador disminuirá por escases de alimento, mientras que por encima de ese umbral podrá aumentar. De manera similar, por debajo de una densidad determinada de depredadores disminuirá la limitación sobre el crecimiento de las presas, por lo tanto, la población podrá crecer, mientras que por encima de tal densidad la población de presas decrecerá. Existe un equilibrio conjunto donde las dos isoclinas se cruzan (marcado con un círculo lleno en la Figura 7.1b), y a cualquier par inicial de densidades se producirán oscilaciones de cierta magnitud, dependiendo de las condiciones iniciales de densidad. Densidades iniciales cercanas al punto de equilibrio dan como resultado oscilaciones repetidas de baja amplitud, mientras que densidades iniciales más alejadas del punto de equilibrio generan oscilaciones de mayor amplitud. Por lo tanto, este par de ecuaciones diferenciales tiene una solución periódica, con las densidades de ambas poblaciones cambiando cíclicamente y desfasadas en el tiempo. Matemáticamente, un sistema de tal repetición se denomina neutralmente estable (Figuras 7.1 a y b).

Figura 7.1

Dinámica de la interacción depredador-presa, de ciclos neutrales



El modelo simple depredador-presa de Lotka–Volterra se basa en los siguientes supuestos:

En ausencia de depredadores, la población de la presa crece exponencialmente.

La tasa de crecimiento del depredador está limitada solamente por la disponibilidad de presas.

Tanto las presas como los depredadores se reproducen continuamente, los individuos de cada población no están diferenciados en edades y son idénticos entre sí.

La tasa de depredación es proporcional a la tasa de encuentros entre depredadores y presas, y es una función al azar de la densidad de la población.

El depredador tiene una tasa de mortalidad constante, denso-independiente.

Este modelo básico omite por completo otras características importantes de la interacción, como por ejemplo que la población de la presa puede crecer de manera densodependiente, y que diferentes especies de depredadores poseen distintas maneras de capturar y consumir presas (respuesta funcional) y de aumentar su población (respuesta numérica) en función del aumento de la densidad de presas.

Como podemos ver si hacemos simulaciones con el software POPULUS 5.5 desarrollado en la Universidad de Minnesota (Alstad 2001), los modelos que incorporan estas características no conducen a ciclos neutralmente estables, sino a otras dinámicas tales como oscilaciones amortiguadas u oscilaciones crecientes. En el primer caso las poblaciones de presas y depredadores tienen oscilaciones a lo largo del tiempo, que se van amortiguando hasta puntos estables o ciclos límites estables (Figuras 7.2a y 7.3a, respectivamente). En el caso de la dinámica de oscilaciones crecientes, el sistema tiende a la extinción de la presa y/o el depredador (Figura 7.4a) (Hassell 1978).

Los modelos que incorporan estas características no conducen a ciclos neutralmente estables, como veremos más adelante, sino a otras dinámicas tales como oscilaciones amortiguadas u oscilaciones crecientes. En el primer caso las poblaciones de presas y depredadores tienen oscilaciones a lo largo del tiempo, que se van amortiguando hasta puntos estables o ciclos límites estables (Figuras 7.2a y 7.3a, respectivamente). En el caso de la dinámica de oscilaciones crecientes, el sistema tiende a la extinción de la presa y/o el depredador (Figura 7.4a) (Hassell 1978).

En relación a la estabilidad o inestabilidad del sistema, podemos ver tres resultados posibles de la trayectoria del mismo, que corresponden a vectores que forman, 1) un círculo u óvalo cerrado (Figura 7.1b) representando oscilaciones neutras, 2) una espiral hacia adentro que corresponde a oscilaciones amortiguadas (Figuras 7.2b y 7.3b), y una espiral hacia afuera que corresponde a oscilaciones crecientes que conducen a la extinción de una o ambas especies (Figura 7.4b). Los círculos llenos representan combinaciones de densidad depredador-presa de equilibrio, y los círculos vacíos las densidades iniciales.

Si incorporamos al modelo básico la densodependencia en el crecimiento poblacional de la presa, las ecuaciones son,

$$dN/dt = rN ((K-N)/K) - CNP \quad (3)$$

$$dP/dt = -d_2P - gCNP \quad (4),$$

donde K representa la capacidad de carga para la población de la presa.

La dinámica del sistema en este caso es de oscilaciones amortiguadas (Figura 7.2a) y la isoclina cero para la presa es,

$$P=r/C-(r/CK)N,$$

Esta isoclina representa una línea con intersección $y=r/C$, pendiente $-r/(CK)$, e intersección $x=K$, (Figura 7.2b)

mientras que la isoclina del depredador queda igual a la del modelo original.

Figura 7.2

Dinámica de la interacción depredador-presa: oscilaciones amortiguadas hacia puntos estables

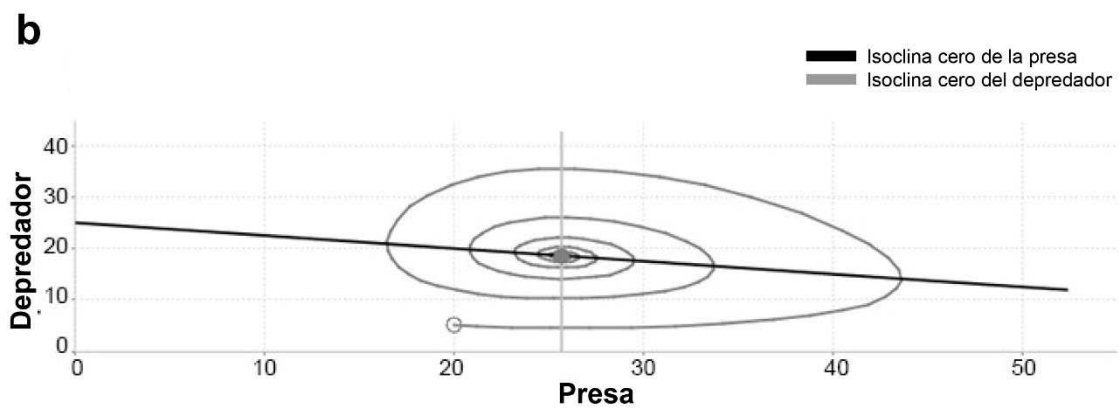
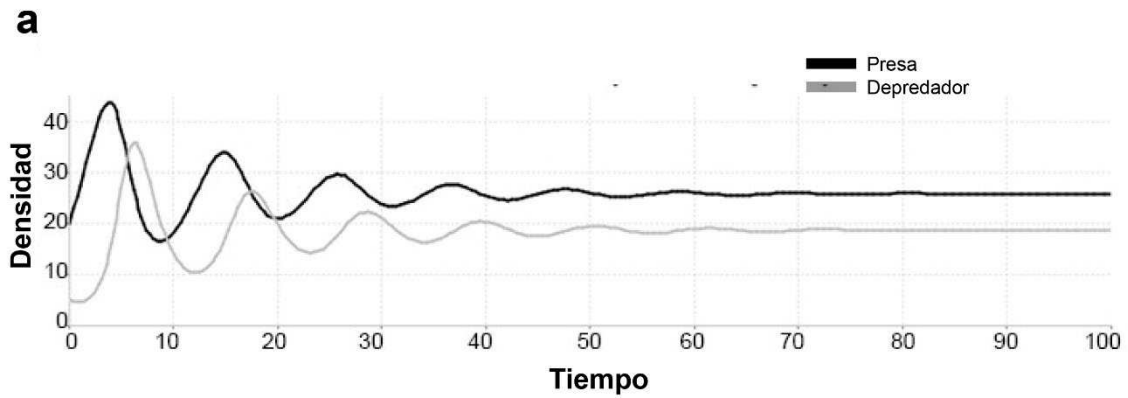


Figura 7.3

Dinámica de la interacción depredador-presa: oscilaciones amortiguadas hacia ciclos límites estables

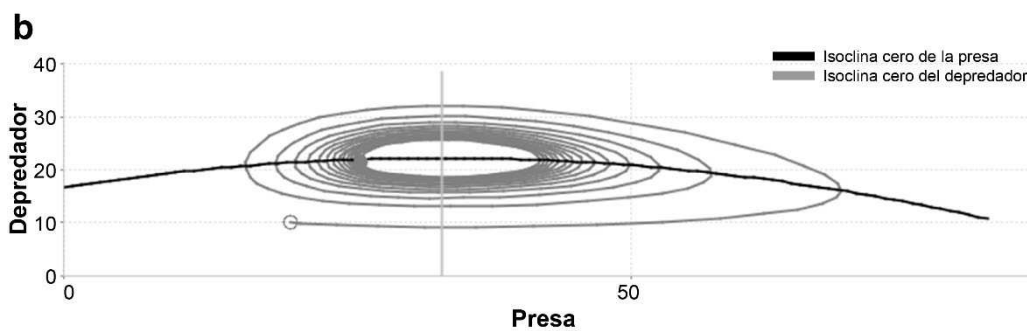
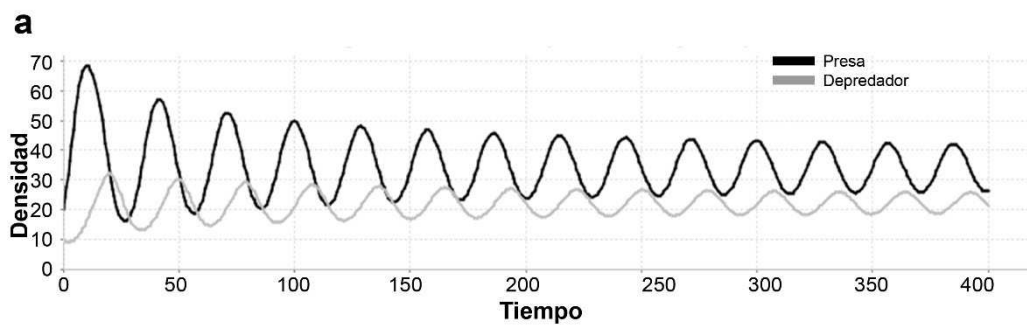
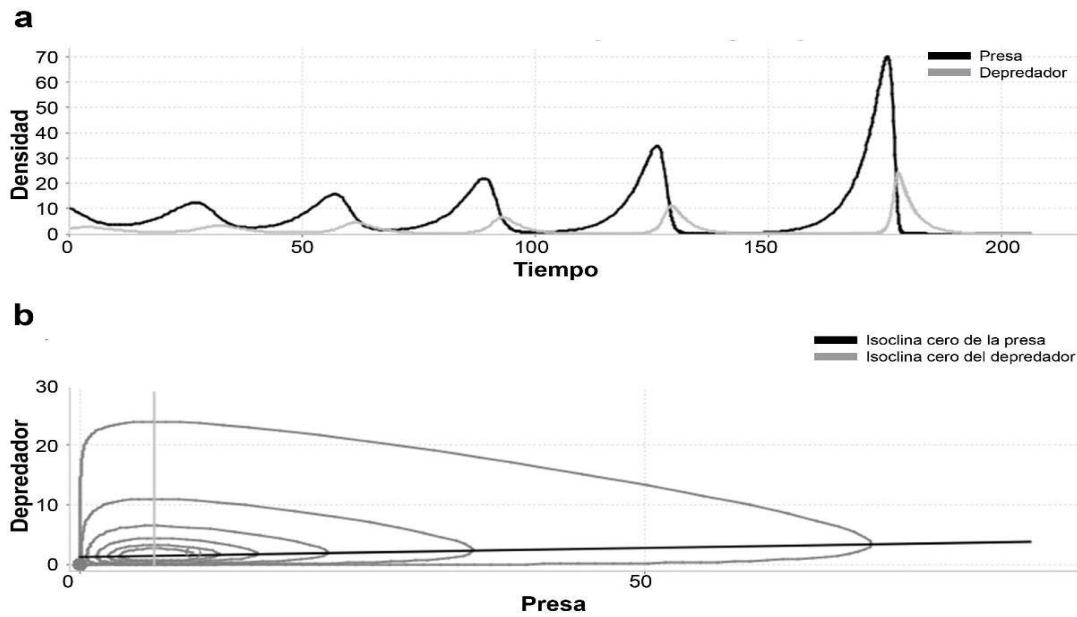


Figura 7.4

Dinámica de la interacción depredador-presa: oscilaciones crecientes hacia la extinción

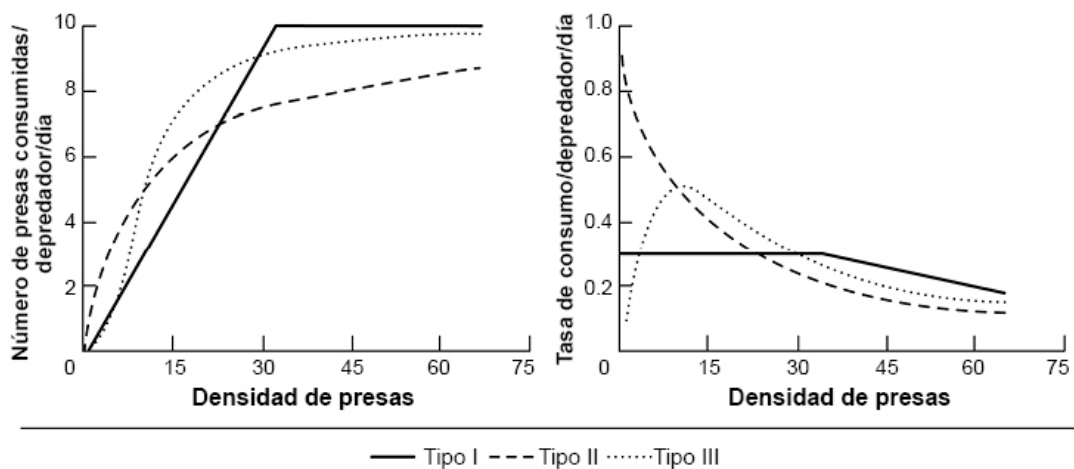


Respuesta funcional

La respuesta funcional de un depredador describe los cambios en su tasa de consumo en respuesta a la densidad de presas. Se determina experimentalmente, registrando el número de presas consumidas por un individuo del depredador durante un tiempo fijo (en general 24h), frente a diferentes cantidades de presas. Existen tres tipos de respuesta funcional (Figura 7.5).

Figura 7.5

Tipos de respuesta funcional de un depredador



Nota Adaptado de Mc Callum (2000).

En la respuesta funcional de Tipo I, el número de presas consumidas por un individuo depredador está limitado solamente por la densidad de presas, por lo tanto, en un amplio rango de densidades, el consumo está linealmente relacionado con la densidad de presas, es decir que la respuesta funcional es una línea recta hasta una densidad umbral (Figura 7.5a). Los encuentros entre el depredador y las presas son al azar, y la tasa de consumo, en relación a las presas disponibles, permanece constante a medida que aumenta la densidad de presas (Figura 7.5b). Este tipo de respuesta funcional es típica de los animales filtradores y algunas arañas tejedoras de telas, que pueden atrapar varias presas simultáneamente.

En la respuesta de Tipo II, a medida que aumenta la densidad de presas el número de presas consumidas va disminuyendo (Figura 7.5), y la proporción de presas capturadas o tasa de consumo en relación al total de presas ofrecidas también decrece (Figura 7.5). Esto ocurre porque los depredadores están limitados por el tiempo de manipuleo (h) necesario para capturar y consumir cada presa, por lo cual hay un límite para la tasa a la cual cada depredador puede procesar presas. Los depredadores con una respuesta funcional de Tipo II son por lo tanto menos capaces de reducir el crecimiento poblacional de sus presas, ya que les dan más oportunidades de escapar de la depredación cuanto mayor es la densidad. Esto es muy común en los depredadores insectos, ácaros, y algunas arañas, y en la mayoría de los parasitoides.

En la respuesta funcional de Tipo III, que presentan muchos vertebrados como aves y mamíferos, y algunos invertebrados entre ellos insectos, el número de presas consumidas es muy bajo cuando las mismas son escasas, se incrementa rápidamente con el aumento de la densidad de presas, y luego a mayores densidades la tasa de consumo se desacelera por efecto del tiempo de manipuleo, hasta alcanzar la densidad de presas a la cual el depredador está saciado (Figura 7.5), al igual que en la respuesta de Tipo II. El incremento en la tasa de consumo a densidades intermedias de presas (Figura 7.5), puede deberse a que los depredadores “aprenden” a descubrir y capturar presas con mayor eficiencia, o simplemente aumenta la tasa de encuentros, cuando hay más presas. La depredación dependiente de la densidad que ocurre en ciertas densidades de presas contribuye a la regulación de la población de presas y puede promover la estabilidad de la interacción.

La tasa de consumo, en las respuestas de Tipo II y III está influenciada principalmente por la cantidad de tiempo y/o energía dedicados a la búsqueda y la captura.

Si incorporamos al modelo básico de Lotka-Volterra, el cual asume una respuesta funcional de Tipo I, los otros tipos de respuesta funcional, podemos construir un modelo más realista. **Al considerar la respuesta funcional de Tipo II,** el número de presas atacadas por depredador por unidad de tiempo (N_a/T) no es una fracción constante del número total de presas (CN), sino que los depredadores consumen a una tasa que depende de, el área en la que el depredador puede buscar presas (C) (también se suele llamar eficiencia de búsqueda e indicarse con la letra a), el tiempo de búsqueda (T_s), y la densidad de presas (N).

Entonces podemos estimar el número de presas atacadas como,

$$N_a = CT_s N$$

Sin embargo, el tiempo total (T_t) que pasa un depredador alimentándose es igual al tiempo que destina a buscarla (T_s) más el tiempo que destina a manipularla y consumirla (T_h),

$$T_t = T_s + T_h$$

El tiempo de manipuleo debe ser entonces sustraído del tiempo total disponible, en proporción al número de presas consumidas, por lo tanto, el tiempo de búsqueda será,

$$T_s = T_t - T_h N_a$$

Entonces, el número de presas atacadas será,

$$N_a = C(T_t - T_h N_a) N, \text{ que puede ser escrito como, } N_a = \frac{CN T_t}{1 + CN T_h}$$

La tasa de consumo por depredador por unidad de tiempo es,

$$N_a / T_t = \frac{CN}{1 + CN T_h}$$

Reemplazamos en el modelo básico,

$$\frac{dN}{dt} = rN - \frac{CN}{(1 + CN T_h)} P$$

$$\frac{dP}{dt} = -d_2 P + g \frac{CN}{(1 + CN T_h)} P$$

La dinámica de la interacción representada mediante este modelo presenta ciclos divergentes, de amplitud creciente, y el sistema es inestable, es decir que tiende a la extinción de ambas poblaciones (Figura 4a).

Las isoclinas serán,

$$P = \frac{rThN + r}{d_2}$$

$$N = \frac{d_2}{C} (g - d_2 T_h)$$

La isoclina del depredador es una línea recta vertical definida por la relación entre las constantes, como en el modelo básico, pero la de la presa es una línea con pendiente positiva (Figura 4b).

Si a este modelo con respuesta funcional de Tipo II le agregamos la densodependencia en el crecimiento poblacional de la presa, el sistema tiende a estabilizarse (Figura 6a) y las ecuaciones son,

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right) - \frac{CN}{(1 + CN T_h)} P$$

$$\frac{dP}{dt} = -d_2 P + g \frac{CN}{(1 + CN T_h)} P$$

La isoclina del depredador no cambia, pero la de la presa es,

$$P = \frac{r}{a} + N \left(\frac{rTh - r/aK}{K} \right) - N^2 \left(\frac{rTh}{K} \right)$$

Esta isoclina tiene una forma de “joroba” con intersección en $y = r/C$ y en $x = K$ (Figura 6b). La dinámica de la interacción depende del valor de la isoclina del depredador. Si la isoclina del depredador cruza a la de la presa en la parte descendente, se trata de un depredador “poco eficiente” con tasa de ataque y respuesta numérica bajas, se producen oscilaciones convergentes (Figura 7.6a), y

el sistema tiende a un equilibrio estable donde ambas isoclinas se cruzan (Figura 7.6b), mientras que las oscilaciones son divergentes (Figura 7.7a) si la isóclina del depredador cruza a la de la presa en la parte ascendente (Figura 7.7b). En este caso se trata de un depredador “muy eficiente” con más alta tasa de ataque y mayor respuesta numérica, siendo la dinámica de ciclos límites (7.7a y b).

Figura 7.6

Presa con crecimiento logístico, depredador “poco eficiente” y con respuesta funcional de Tipo II

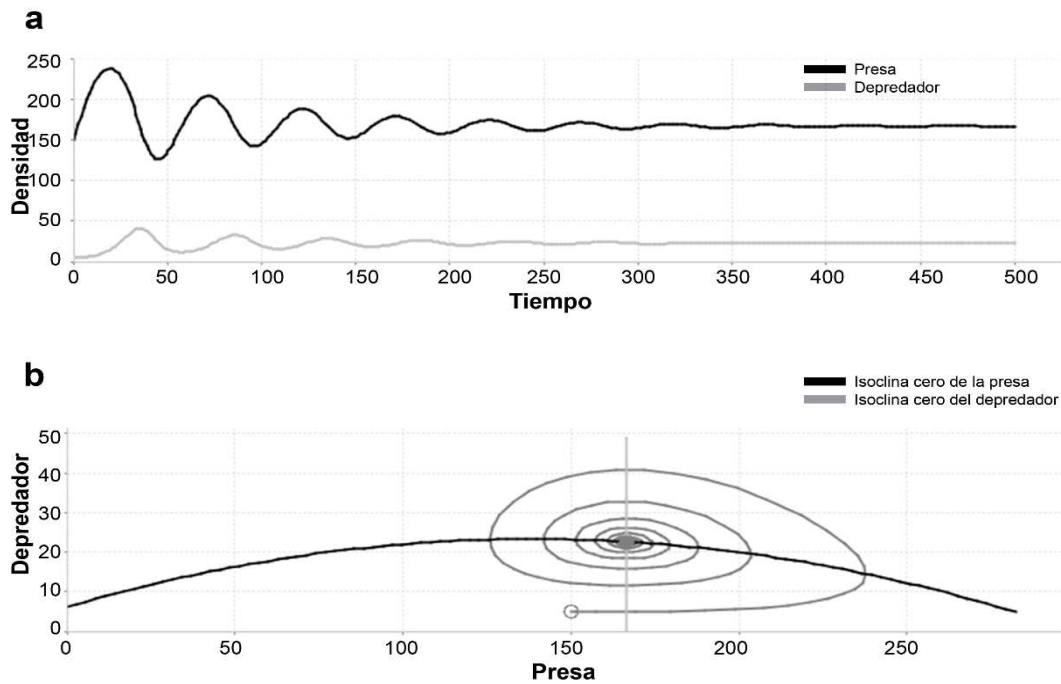
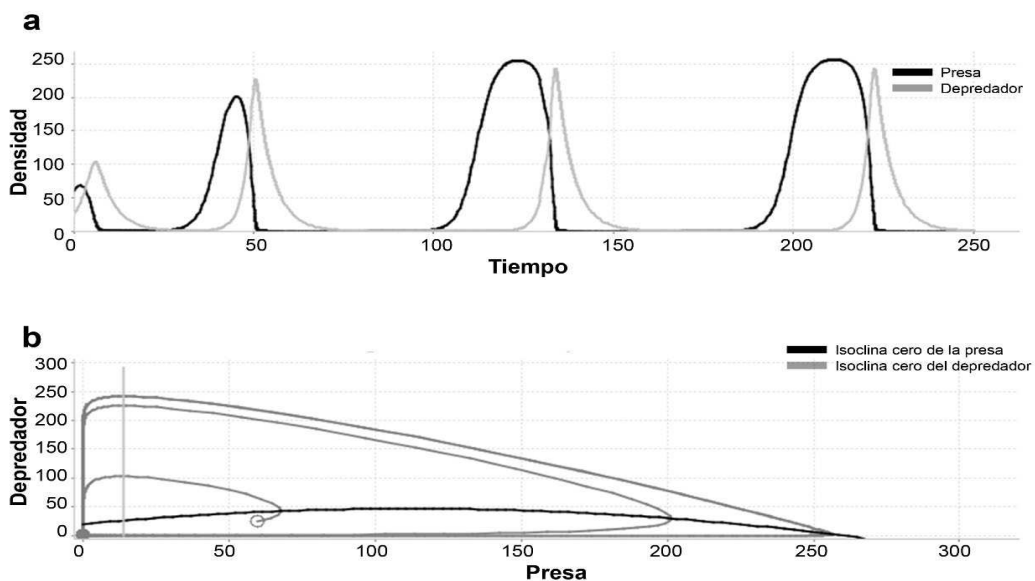


Figura 7.7

Presa con crecimiento logístico, depredador “muy eficiente” y con respuesta funcional de Tipo II



Esto ocurre también cuando la presa tiene condiciones muy óptimas para su crecimiento poblacional y la capacidad de carga de su población aumenta. A esto se lo denomina “paradoja del enriquecimiento”, ya que a pesar de que el depredador tendría más presas para aumentar su desempeño, se produce un corrimiento de su isoclina hacia la izquierda y el sistema se hace más inestable.

En el caso de la respuesta funcional de Tipo III, la dinámica también es de ciclos límites (Figura 7.8a) y la función que describe la tasa de ataque o tasa de consumo se representa como,

$$Na = \frac{CN^2}{1+CN^2Th}$$

Si la incluimos en el modelo,

$$\frac{dN}{dt} = r1N\left(\frac{K-N}{K}\right) - \left(\frac{CN^2}{1+CN^2Th}\right) P$$

$$\frac{dP}{dt} = -d2P + g \left(\frac{CN^2}{1+CN^2Th}\right) P$$

La isoclina cero para el depredador es una línea recta vertical definida por la relación entre las constantes, mientras que la isoclina cero para la presa (densidad de depredadores que hacen cero su tasa de crecimiento poblacional) se obtiene como,

$$\frac{dN}{dt} = 0$$

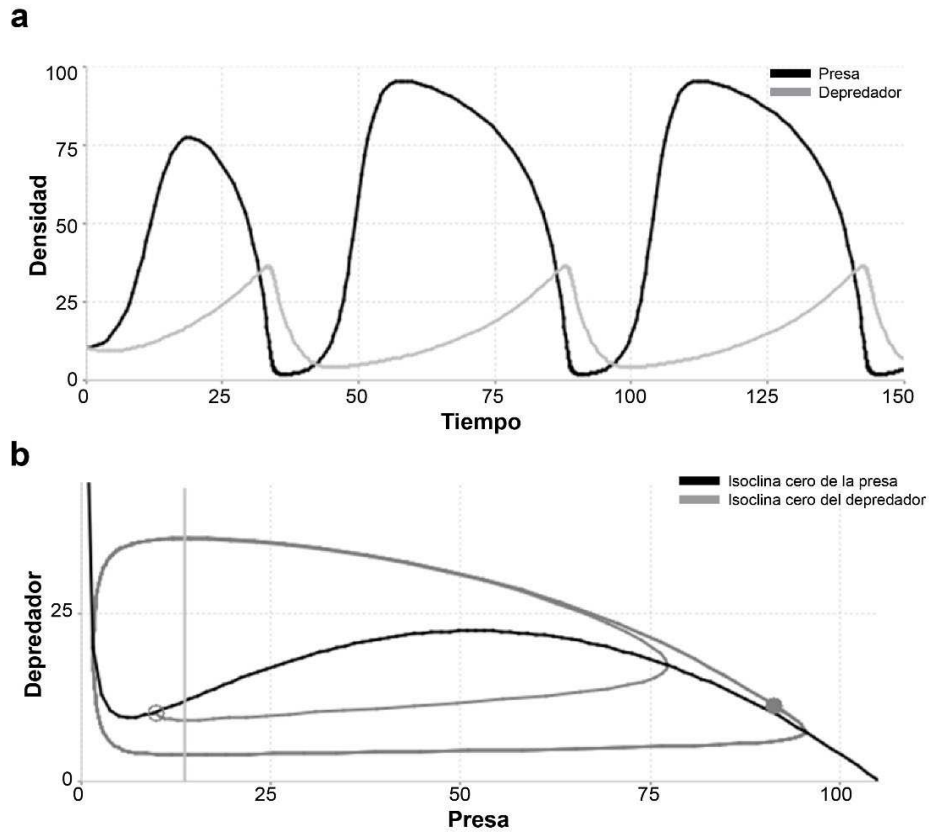
$$r1N\left(\frac{K-N}{K}\right) = \left(\frac{CN^2}{1+CN^2Th}\right) P$$

$$P = \frac{r1N\left(\frac{K-N}{K}\right)}{\left(\frac{CN^2}{1+CN^2Th}\right)}$$

Esta isoclina tiene una forma particular (Figura 7.8b) ya que a bajas densidades de presas el depredador consume a una tasa creciente, por lo tanto, a medida que aumenta la densidad son necesarios menos depredadores para que la población de la presa no crezca. Sin embargo, a una determinada densidad de presas el tiempo de manipuleo comienza a influir y la forma de la isoclina es semejante a la que se obtiene cuando la respuesta funcional es de Tipo II, es decir una línea con pendiente positiva. Nuevamente, si además incluimos en el modelo el crecimiento denso dependiente de la presa, obtenemos una isoclina para el depredador con la forma inicial mencionada, que luego decrece a medida que la densidad de presas se acerca a su capacidad de carga, ya que el efecto autolimitante hace que sean necesarios cada vez menos depredadores para hacer cero su tasa de crecimiento (forma de “joroba”).

Figura 7.8

Depredador con respuesta funcional de Tipo III



Es posible complejizar aún más el modelo de Lotka-Volterra incorporando factores que modifican la isocline del depredador, tales como la presencia de presas alternativas, la densodependencia en el crecimiento poblacional del depredador y la respuesta de agregación del depredador.

En resumen, las interacciones depredador-presa constituyen un circuito de retroalimentación negativa cuya estabilidad depende de las propiedades tanto del depredador como de la presa. Interacciones inestables ocurren a causa del retraso temporal, y cuando depredadores altamente eficientes atacan presas muy vulnerables. Sin embargo, la interacción se puede estabilizar si los depredadores están limitados por otros factores ambientales o de comportamiento, o también si se minimiza su impacto en la presa porque la misma escapa a la depredación mediante comportamientos defensivos o refugios.

El modelo de Lotka–Volterra muestra la naturaleza cíclica que tiende a la inestabilidad en la interacción depredador-presa, y ayuda a comprender los mecanismos que la estabilizan: (1) la heterogeneidad del ambiente; (2) la forma en que el depredador busca y consume presas, en particular la respuesta funcional de Tipo III; (3) la dependencia de la densidad en la población de presas no relacionada con la población de depredadores; (4) refugios para las presas; (5) menor eficiencia del depredador; (6) existencia de recursos menos óptimos para la presa, lo cual ralentiza su tasa de crecimiento y evita la “paradoja del enriquecimiento”; (7) un complejo de depredadores que incluye suficientes generalistas para amortiguar los efectos desestabilizadores de los depredadores especialistas; y (8) las defensas físicas, químicas o de comportamiento efectivas por parte de las presas para escapar en el espacio o en el tiempo y limitar la depredación (Rockwood, 2015).

Numerosos modelos más complejos se han generado a partir de estos modelos clásicos, y varios ecólogos y matemáticos continúan explorando el efecto de diferentes factores sobre la dinámica de la interacción depredador-presa, tal como el desarrollado por Alebraheem (2021) que adiciona la inmigración de presas y obtiene una dinámica estable de fluctuaciones crecientes.

La interacción depredador-presa es un tema central de la Ecología, ya que su conocimiento permite interpretar cómo se estructuran las comunidades en sistemas naturales y productivos. Desde el punto de vista aplicado, comprender las particularidades de interacciones específicas depredador-presa es importante en la conservación de especies amenazadas, en intervenciones sobre ambientes naturales para la extracción de individuos con fines recreativos o económicos, y para el control biológico de plagas y malezas en sistemas agrícolas.

Parasitoidismo

Los parasitoides son insectos, pertenecientes principalmente a los órdenes Hymenoptera y Diptera (Figura 7.9), cuyos adultos son de vida libre y ponen sus huevos dentro o cerca de otros insectos (también arañas). Los estados inmaduros se desarrollan dentro o sobre el hospedador (especies endoparasitoides o ectoparasitoides, respectivamente), lo consumen totalmente y lo matan, emergiendo en general como adultos. En algunas especies solo un parasitoides emerge de un hospedador (solitarios), mientras que en otras se desarrollan varios individuos dentro de un mismo individuo hospedador (gregarios).

Algunas especies son parasitoides de huevos, otras atacan larvas, otras son exclusivas de pupas y algunas parasitan adultos. Cada especie suele atacar un rango estrecho de especies hospedadoras, ya que deben adaptar su ciclo de vida al de sus hospedadores, por lo cual son

bastante especialistas. Son importantes factores de mortalidad de la mayoría de las especies de insectos y se utilizan como agentes de control biológico de plagas y vectores de enfermedades.

Figura 7.9

Ectoparasitoide gregario de larvas de Lepidoptera



Nota. Fuente Biobichos <http://www.biobichos.cl/index.php/es/goniozus-legneri>

La efectividad de una especie de parasitoide, o la proporción de parasitismo que causa sobre la población de su hospedador, depende de su eficiencia en localizarlo, explorando señales a larga y corta distancia, y del reconocimiento del hospedador como adecuado para su desarrollo. La proporción de parasitismo está determinada entonces por la tasa a la cual la hembra deposita sus huevos, y por lo tanto cada huevo depositado es un hospedador atacado.

Para describir la dinámica parasitoide-hospedador Nicholson y Bailey (1935) desarrollaron un modelo que se utiliza como base para otros más complejos y realistas. Este modelo tiene dos ecuaciones, una para estimar la densidad del hospedador (N) y otra para la densidad del parasitoide (P) en el tiempo t.

El modelo tiene la forma,

$$N_{t+1} = \lambda N \exp(-aP_t)$$

$$P_{t+1} = N_t [1 - \exp(-aP_t)]$$

donde N_t y P_t son los números de hospedadores y parasitoides, respectivamente en el tiempo t , λ es la tasa neta de incremento del hospedador en ausencia de parasitoides y a es la proporción de hospedadores encontrados por un parasitoide, que puede ser definida como la eficiencia de búsqueda o tasa de ataque del parasitoide, o la probabilidad de que un parasitoide encuentre un hospedador. También se denomina a este parámetro como área de descubrimiento del parasitoide, o área dentro del cual encuentra todos los hospedadores. El modelo asume que los encuentros son al azar, es decir que la proporción de hospedadores que son encontrados 0, 1, 2, 3 o más veces está dada por los términos de la distribución de Poisson (distribución de probabilidades discreta que se aplica a las ocurrencias de algún evento aleatorio durante un periodo determinado).

Los hospedadores que no fueron atacados se reproducen, mientras que, de los que fueron atacados emergen parasitoides. El modelo asume que cada hospedador solamente tiene un parasitoide (aunque como hemos mencionado antes, hay algunas especies gregarias). Por lo tanto, el número de hospedadores atacados en una generación determina el número de parasitoides en la siguiente, y depende de la tasa de encuentros entre individuos de ambas especies. Debido a que hay un tiempo de retraso entre que las hembras depositan los huevos y emerge la siguiente generación, se usan modelos discretos para describir la interacción, mediante ecuaciones en diferencia (no ecuaciones diferenciales, como en los modelos continuos para la interacción depredador-presa que fueron descritos anteriormente).

El modelo de Nicholson-Bailey, tiene dos supuestos que lo hacen demasiado simple y alejado de la realidad:

- 1) el número de parasitoides está determinado solamente por la tasa de encuentros con sus hospedadores,
- 2) el número de hospedadores crecerá exponencialmente salvo por los encuentros al azar con los parasitoides que van removiendo individuos de la población (Begon et al. 1996).

Este modelo es inherentemente inestable, ya que produce oscilaciones que finalizan con la extinción de una o las dos especies (Figura 7.10a y b). La estabilidad puede lograrse incorporando a este modelo simple el componente de densidad-dependencia en el crecimiento de los hospedadores (Figura 7.11a y b) o la competencia entre los parasitoides, que también se denomina interferencia mutua.

Figura 7.10

Dinámica de la interacción parasitoide-hospedador

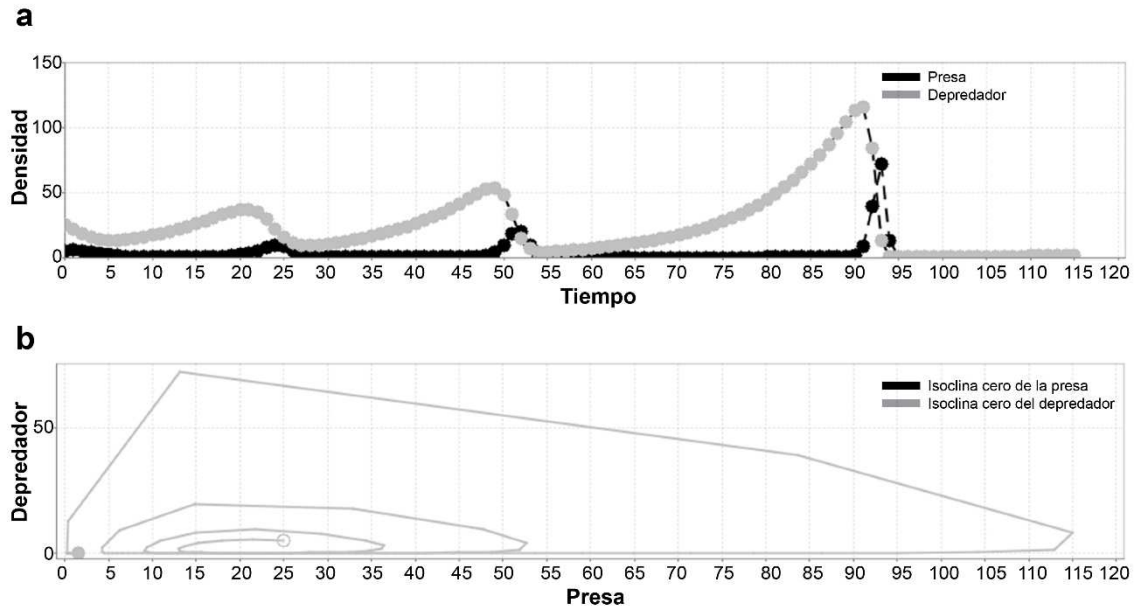
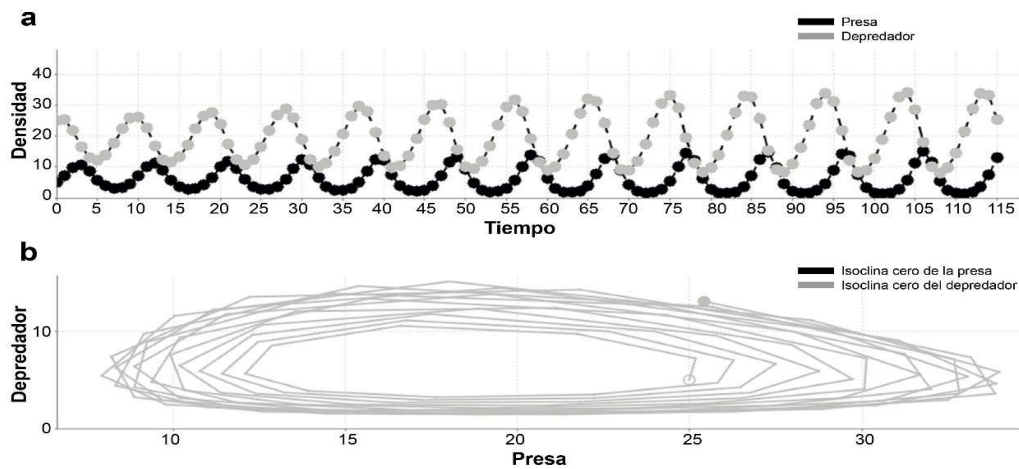


Figura 7.11

Dinámica de la interacción parasitoide-hospedador, de ciclos crecientes



La estabilidad de la interacción también es afectada por la eficiencia de búsqueda (a). Un parasitoide muy eficiente produce extinción de ambas especies, un valor intermedio de eficiencia de búsqueda puede resultar en la extinción solamente del depredador, mientras que una baja eficiencia o tasa de ataque conduce a un punto de equilibrio estable, y si el parasitoide es aún menos eficiente, a su extinción.

De manera similar a lo que ocurre en la interacción depredador-presa, otros **factores que estabilizan la interacción en el modelo parasitoide-hospedador de Nicholson-Bailey** son, (1) competencia por interferencia entre las hembras de los parasitoides, lo cual implica que la tasa de oviposición disminuye ya que las hembras compiten y evitan que otras hembras ovipongan, (2) refugios para los hospedadores, cuando los hospedadores no pueden ser encontrados en ciertos lugares del hábitat, y por lo tanto la interacción se vuelve más estable (Hassell, 1978), (3) respuesta funcional de Tipo III, (4) diferencias en el riesgo de parasitismo de los hospedadores debido a factores genéticos, heterogeneidades espaciales o exposición a parasitoides durante diferentes períodos y en diferentes momentos (Singh, 2021).

Dada su importancia como agentes de control biológico, la biología de los parasitoides y la interacción con sus hospedadores es ampliamente estudiada en el mundo entero en diferentes sistemas productivos. En nuestro país es necesario profundizar el conocimiento de especies nativas de parasitoides, para propiciar su utilización en el manejo de especies perjudiciales mediante estrategias aumentativas y por conservación, que permitan minimizar el uso de plaguicidas químicos.

Depredación intragremio

La depredación intragremio (DIG) ocurre cuando dos consumidores que comparten un recurso son potenciales competidores y participan también en una interacción depredador-presa, ya que uno consume al otro o ambos se consumen mutuamente (Polis y McCormick 1987, Polis et al. 1989). Esta interacción puede considerarse como un caso extremo de competencia por interferencia.

La DIG puede ser unidireccional, es decir que intervienen, la presa compartida (por ejemplo, un herbívoro), la presa intragremio o mesodepredador (depredador especialista que consume sólo a la presa), y el depredador intragremio (depredador generalista que consume tanto a la presa compartida como a la presa intragremio). Polis et al. (1989) definieron gremio como el conjunto de todos los taxa en una comunidad que explotan la misma clase de recurso ambiental (alimento o espacio) y pueden competir, independientemente de las diferencias en las tácticas de adquisición de recursos. La mayoría de los depredadores comen distintos tipos de alimentos en un rango de tamaño particular, independientemente de los niveles tróficos o del tipo de alimentación de las presas, y en general las especies más grandes son frecuentemente omnívoras, consumiendo un recurso determinado y también a los depredadores más pequeños (nivel intermedio) de ese recurso. Esta interacción caracteriza las redes alimentarias de agua dulce, marinas y terrestres. Por ejemplo, entre copépodos que se alimentan de zoo y fitoplancton, entre medusas, y entre peces pelágicos que se alimentan de huevos de peces pelágicos y demersales

(Irigoién y de Roos 2011), entre aves rapaces (Sergio y Hiraldo 2008) y entre insectos. Un estudio reciente identificó esta interacción entre depredadores pertenecientes a taxones tan dispares como marsupiales y arañas. El marsupial *Sminthopsis youngsoni* (Dasyuromorphia, Dasyuridae) es un insectívoro generalista en Australia, que consume arañas lobo *Lycosa* spp. (Araneae, Lycosidae) desproporcionadamente en relación con su disponibilidad, debido a la alta superposición en sus dietas (Potter et al. 2018).

Desde el punto de vista aplicado, la DIG es importante principalmente en programas de conservación de especies amenazadas y de control de especies perjudiciales.

En programas de conservación es importante tener en cuenta esta interacción, ya que, en los vertebrados, la depredación intragremio se ha visto implicada en el fracaso de algunos proyectos de reintroducción de carnívoros (Scheepers y Venzke 1995) y debe tenerse en cuenta durante las etapas preliminares de planificación de una reintroducción.

La DIG también es muy frecuente entre insectos, y es relevante desde el punto de vista aplicado en el control biológico de plagas, ya que, mediante la estrategia aumentativa, suelen liberarse individuos de dos o más especies de depredadores o parasitoides, para lograr mayor mortalidad sobre la población que se desea controlar. Sin embargo, la limitación poblacional de un depredador sobre otro por DIG, puede tener un efecto positivo sobre el crecimiento poblacional del herbívoro plaga al disminuir la presión de uno de sus factores de mortalidad. Por otra parte, la introducción de un enemigo natural en una nueva región para controlar una plaga, puede conducir a la pérdida de biodiversidad, ya que si se trata de un fuerte depredador intragremio puede provocar la extinción de un depredador intragremio débil o presa intragremio nativa. Un caso emblemático y reciente es el de *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae), la vaquita multicolorada asiática, depredador generalista nativo de Asia que ha sido introducido en numerosos países en Norte y Sud América y Europa, para el control biológico de áfidos (Saini 2004, Grez et al. 2010). Sin embargo, después de su introducción en nuevas áreas, esta vaquita se ha convertido en una especie invasora y es uno de los enemigos naturales exóticos más riesgosos que se usan en el control biológico inundativo (Roy et al. 2016). En las áreas donde ha sido introducida se reportaron varios efectos negativos tales como impacto en artrópodos no blanco, particularmente el desplazamiento de coccinélidos nativos por depredación intragremio (Grez et al. 2010). En la Argentina, esta especie fue introducida en la provincia de Mendoza a fines de la década del '90, proveniente de Francia, con la finalidad de mejorar el control biológico de los pulgones del duraznero (Saini 2004). En la actualidad su frecuencia y abundancia en los cultivos es cada vez mayor (Rocca et al. 2021).

Varios insectos depredadores suelen ser también depredadores intragremio de los parasitoides, ya que ambos enemigos naturales atacan insectos herbívoros que comparten. En este caso la interacción es unidireccional y se denomina “depredación intragremio coincidente”. El depredador intragremio y el parasitoide atacan al mismo individuo herbívoro, como es el caso de un depredador que consume un individuo que fue previamente atacado por un parasitoide (presa intragremio). En este caso la DIG impone una mortalidad sobre la población del parasitoide simi-

lar en magnitud a la que impone sobre el herbívoro. Esta interacción ha sido ampliamente estudiada en el marco del control biológico de plagas, ya que los insectos parasitoides y depredadores son muy importantes agentes de control de plagas, utilizados mundialmente mediante diferentes estrategias. Para ambos tipos de DIG la clave determinante para el control de la plaga es la preferencia del depredador intragremio por la presa intragremio o el herbívoro.

Esta interacción ha sido objeto de estudio de investigadores del Grupo de Ecología de Plagas y Control Biológico del CEPAVE (CONICET-UNLP), quienes abordamos la DIG entre especies de coccinélidos depredadores de pulgones plaga en los cultivos de pimiento y berenjena del cinturón hortícola de la ciudad de La Plata (Rocca et al. 2017, 2020, 2021). También existe DIG entre ellas y los parasitoides de estos pulgones (DIG coincidente) en el mismo sistema, y a continuación presentamos un ejemplo.

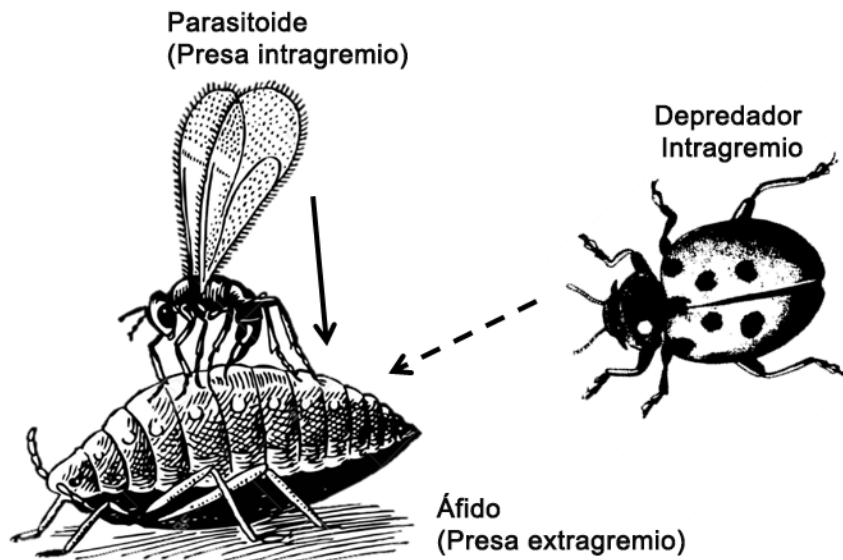
Caso de estudio, depredación intragremio coincidente entre vaquitas depredadoras y parasitoides de pulgones en el cinturón hortícola de La Plata

Los cultivos hortícolas suelen alojar un gran número de herbívoros que producen daños a las plantas, principalmente áfidos (“pulgones”), moscas blancas y trips. Los áfidos se consideran plagas importantes en numerosos cultivos en todo el mundo, y en el Cinturón Hortícola de La Plata los áfidos *Myzus persicae*, *Aphis gossypii* y *Macrosiphum euphorbiae* (Hemiptera, Aphidae) son muy frecuentes y abundantes. Sus principales enemigos naturales son los insectos afidófagos depredadores, en particular coccinélidos (“vaquitas”), y parasitoides de diferentes especies (Figuras 7.12 y 7.13). Los áfidos despliegan varios comportamientos antidepredador, tales como liberar feromonas de alarma, exudar por los cornículos, patear, caminar y dejarse caer de las plantas frente a depredadores y parasitoides. En relación con la DIG coincidente, los depredadores generalmente consumen tanto presas no parasitadas como recientemente parasitadas sin preferencia, pero discriminan progresivamente en función de estados más avanzados de parasitismo. En una tesis doctoral del Grupo de Ecología de Plagas y Control Biológico del CEPAVE (CONICET-UNLP), Rizzo (2019) encontró que las vaquitas nativas *Eriopis connexa* y *Coleomegilla quadrifasciata* (Coleoptera, Coccinellidae) mostraron preferencia por los individuos de *A. gossypii* con parasitismo reciente por la avispa parasitoide *Aphidius matricariae* (Haliday) (Hymenoptera, Braconidae), y evitaron depredar los áfidos que tenían parasitismo avanzado, cuyo cuerpo es globoso y con el tegumento esclerotizado por lo cual se los denomina “momias”. Una explicación posible a la no preferencia por áfidos en estado avanzado de parasitismo sería que las momias tienen un valor nutricional inferior y el depredador necesita más tiempo para poder alimentarse de ellas en comparación con áfidos sanos o con parasitismo reciente. Si bien la DIG coincidente tiene

un efecto negativo directo sobre la población de los parasitoides, al no ser las momias depredadas, una fracción de la población del parasitoide escapa a la depredación mitigando tal efecto negativo.

Figura 7.12

Esquema de depredación intragremio (DIG) coincidente



Nota. Fuente de la ilustración: composición original a partir de Banco de imágenes libres IStock (<https://www.istockphoto.com/>)

Figura 7.13

Depredador y parasitoide de áfidos



Depredador
Eriopsis connexa



Parasitoide
Aphidius matricariae

Nota. Foto a la izquierda fuente E. Nieves (CEPAVE, CONICET-UNLP), foto a la derecha fuente Biobest Group NV

Referencias

- Alstad, D. 2001. *Basic Populus Models of Ecology*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Alebraheem, J. (2021). Dynamics of a predator–prey model with the effect of oscillation of immigration of the prey. *Diversity*, 13, 23.
- Begon, M., Mortimer, M., Thompson, D.J. (1996). *Population Ecology. A unified study of animals and plants*. Blackwell Science, London, UK.
- Sergio, F. y Hiraldo, F. (2008). Intraguild predation in raptor assemblages, a review. *Ibis*, 150 (Suppl. 1), 132–145.
- Grez, A., Zaviezo, T, González, G. y Rothmann, S. (2010). *Harmonia axyridis* en Chile, una nueva amenaza. *Ciencia e Investigación Agraria*, 37,145–149.
- Hassell, M. P. (1978). *The Dynamics of Arthropod Predator–Prey Systems*. Princeton University Press, Princeton, New York.
- Irigoien, X. y de Roos, A. (2011). The role of intraguild predation in the population dynamics of small pelagic fish. *Marine Biology*, 158,1683–1690. Lotka, A. J. (1925). *Elements of Physical Biology*. Reprinted 1956. Dover, New York.
- McCallum, H. (2000). *Population Parameters, Estimation for Ecological Models*. Blackwell Science. London, UK.
- Nicholson, A. J. y Bailey, V. A. (1935). *The balance of animal populations, part I*. Proceedings of the Zoological Society of London, 3, 551–598.
- Polis, G. y McCormick, S. (1987). Intraguild predation and competition among desert scorpions. *Ecology*, 68, 332-343.
- Polis, G, Myers, C. y Holt, R. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation, potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecological Systems*, 20, 297-330.
- Potter T. I., Greenville A. C. y Dickman, C. R. (2018). Assessing the potential for intraguild predation among taxonomically disparate micro-carnivores, marsupials and arthropods. *Royal Society Open Science*, 5, 171872.
- Rizzo, E. (2019). Interacciones de interferencia intragremio entre enemigos naturales de áfidos en el cultivo de berenjena y su efecto sobre el control biológico. Tesis doctoral de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP).
- Rocca, M., Díaz Lucas, M. F y Greco, N. M. (2021). Effect of spatiotemporal association and trophic interactions between aphidophagous coccinellids towards aphid control. *Environmental Entomology* en prensa.
- Rocca, M., Rizzo, E., Greco, N. y Sánchez, N. (2017). Intra- and interspecific interactions between aphidophagous ladybirds, the role of prey in predator coexistence. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 162, 284–292.
- Rocca, M, Rizzo, E, Greco, N. 2020. Larval interactions between two aphidophagous coccinellids in sweet pepper. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 92(1), e20181163
- Rockwood, L. L. (2015). *Introduction to Population Ecology*. Second edition John Wiley & Sons Ltd, New York.

- Roy, H. E., Brown, P. M., Adriaens, T., Berkvens, N., Borges, I., Clusella-Trullas, S. et al. (2016). The Harlequin Ladybird, *Harmonia axyridis*, global perspectives on invasion history and ecology. *Biological Invasions*, DOI 10.1007/s10530-016-1077-6
- Saini E. D. (2004). Presencia de *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinelidae) en la provincia de Buenos Aires. Aspectos biológicos y morfológicos. *RIA*, 33 (1), 151-160
- Scheepers J. L. y Venzke K. A. E. (1995) Attempts to reintroduce African wild dogs *Lycaon pictus* into Etosha National Park, Namibia. *South African Journal of Wildlife Research*, 25, 138-140.
- Singh A. (2021) Stochasticity in host-parasitoid models informs mechanisms regulating population dynamics. *Scientific Reports*, 11(1), 16749.
- Sergio, F. y F. Hiraldo. (2008). Intraguild predation in raptor assemblages, a review. *Ibis* 150, 132-145.
- Potter T.I., Greenville A. C. y Dickman, C. R. (2018). Assessing the potential for intraguild predation among taxonomically disparate micro-carnivores, marsupials and arthropods. *Royal Society Open Science*, 5, 171872. <http://doi.org/10.1098/rsos.171872>
- Volterra, V. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118, 558–560.
- Volterra, V. (1931). *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Gauthiers-Vilars, Paris.

CAPÍTULO 8

Modelos, aporte a la ecología de poblaciones

Alejandra Rumi

Si elegimos el modelo que será utilizado
para la interpretación de los datos,
recolectaremos el tipo y cantidad de datos requeridos
como entrada en el modelo y tendremos entonces
un programa de investigación eficiente

—Kennet Edmund Ferguson Watt (1929)

Introducción

Un sistema biológico es una red compleja de entidades, que abarca varias escalas y se determina en función de las estructuras según el sistema. Por ejemplo, un sistema biológico a escala macro son las poblaciones de organismos. Los modelos científicos son recursos explicativos fundamentales en la ciencia, y particularmente en aquella que cuentan con leyes científicas, como es el caso de la biología. Hay muchos tipos de modelos, por tanto, pueden proporcionar diversas explicaciones de los fenómenos en cuestión. Si se puede señalar un rasgo común a todos estos modos diferentes de explicar, es el hecho de que los modelos nos ofrecen una mejor comprensión de los fenómenos, que muchas veces es subjetiva.

González Chacon (2014), indica que la *“teoría general de los sistemas”* proviene del biólogo alemán Ludwig Von Bertalanffy (entre 1950 y 1968) y que su formulación deriva de los principios válidos para los sistemas en general, o sea que es una disciplina que desarrolla, prueba y demuestra las leyes aplicables a diferentes campos.

Bertalanffy, 1976, p.33: *“La física se ocupa de sistemas de diferentes niveles de generalidad. Se dilata desde un sistema bastante especial – como los que aplica el ingeniero a la construcción de un puente o una máquina – hasta leyes especiales de disciplinas físicas como la mecánica o la óptica, y hasta leyes de gran generalidad, como los principios de la termodinámica, aplicables a sistemas de naturaleza intrínsecamente diferentes – mecánicos, calóricos, químicos o lo que sean”.*

Es importante señalar que los avances en el conocimiento de un sistema condicionan y contribuye a los avances conseguidos en otro campo disciplinar. Descubrimientos independientes pueden permitir encontrar soluciones no previstas de mayor calibre que la suma de partes. Según Bertalanffy (1976), Un sistema puede definirse matemáticamente mediante un sistema de ecuaciones diferenciales simultáneas, de tal forma que un cambio de valor dentro del sistema este en función de los demás valores y a la inversa, un cambio del valor origina cambios en todos los valores restantes y en la totalidad del sistema. Así, Jay Forrester en la década de los '50 desarrolla un lenguaje sistémico que denominó "Dinámica de sistemas", basado en las ecuaciones de Bertalanffy ya mencionadas. Entre otras producciones, Forrester publica "*World Dynamics*" (1971) que se dirige a problemas como el crecimiento demográfico y la contaminación a escala global. La dinámica de sistemas es una metodología que genera herramientas muy poderosas de modelado y simulación informática para problemas complejos. El mismo autor fue también uno de los pioneros en el Desarrollo de computadoras digitales.

Desde los años '60, se desarrollaron y propusieron numerosas metodologías numéricas (cuali-cuantitativas) que revolucionaron y permitieron generar nuevos enfoques, hipótesis y teorías en el campo del conocimiento y acercamiento a la generación de respuestas más realista de los procesos bio-ecológicos. Estos acercamientos numéricos permitieron también -no sin largas y profundas discusiones epistemológicas- abordar sistemas jerárquicos de forma más objetiva, o en el campo de las similitudes relativas o absolutas que se desprenden de la comparación de inventarios o de estimar homogeneidad en cada nivel jerárquico, entre otras tantas cuestiones.

Así, La intención o idea central de este capítulo, basado en el interesante capítulo sobre modelos propuesto por Rodríguez en su libro *Ecología* (1999), es organizar conceptual y operativamente diferentes ofertas de modelos que se utilizan en ecología de poblaciones. Desde los más simples a los más complejos, pueden transformarse en herramientas de trabajo potentes, sólidas y eficaces para interpretar procesos y ponderar roles e interacciones de las poblaciones sujetas de estudio. La idea es que esta propuesta ayude a elegir el "*paquete*" de modelos (herramientas) que ayuden a resolver las cuestiones que proponemos sobre la base de los datos obtenidos. Teniendo en cuenta que el planteo teórico y operativo, del diseño y ejecución de un proyecto de investigación científica, así como el análisis de diversos datos y ordenamientos que permitan entender dinámicas de cambio de las poblaciones, constituyen ejes centrales en esta asignatura (Ecología de Poblaciones).

Aspectos teóricos y epistemológicos

Uno de las tantas definiciones de *modelo* es que corresponde a una presentación formal y parte o recorte de la realidad que se pretende describir, analizar y comprender. Dado que intentamos interpretar qué sucede en el recorte de la realidad efectuado, y que además debe ser posible de reproducir -si enmarcamos la generación de esta herramienta de análisis en el para-

digma hipotético-deductivo-, se deben tomar decisiones claras que dejen expuestas algunas condiciones de ese recorte, como por ejemplo son: los límites del sistema; qué se incluye y qué se elimina (selección de variables); los criterios de agregación; variables de estado; interacciones o flujos, entre otros. Desde este “recorte” debemos comenzar a tomar otras decisiones vinculadas a cómo vamos a analizarlo. Existe una gran variedad de tipos de modelos de análisis: conceptuales -identifican componentes y algunas interacciones entre ellos-, gráficos, abiertos o cerrados, formales o matemáticos, hasta los más complejos simuladores. A menudo, es necesario combinar diferentes tipos de modelos para tipificar o alcanzar los resultados esperados.

Es importante señalar que la tipificación de modelos cerrados o abiertos son simples y a menudo pasaron a conformar parte de los supuestos a tener en cuenta al momento de analizar los datos biológicos. Por ejemplo, en este curso y al abordar los estudios de cambio numérico poblacional exponencial (modelo también determinista) señalamos que los cambios numéricos de la población solo estaban afectados por el número inicial de individuos y su tasa instantánea de crecimiento (diferencia numérica de individuos entre la natalidad y la mortalidad). No considerando las entradas y/o salidas de individuos de la población (inmigración y emigración) o considerándolas equilibradas (o sea que la diferencia entre ambas es igual a cero). La condición de “cerrado” o “abierto”, también puede estar fuertemente condicionado por la escala.

Ahora bien, y siguiendo a Inche et al. (2003), desde las ciencias sociales considera que: *“la búsqueda del conocimiento de la realidad, se enmarca en un enfoque positivista (empírico) empleando métodos y estrategias cuantitativas que pretenden alcanzar desde respuestas o explicaciones generales hasta el enunciado de leyes”*. Asimismo, el empleo de los métodos cualitativos permite comprender el desarrollo de procesos.

Villamar (2015): *“el positivismo es una estructura o sistema de carácter filosófico que considera que no existe otro conocimiento que el que proviene de hechos reales que han sido verificados por la experiencia, por lo tanto, niega la posibilidad de que la teoría pueda ser una fuente del conocimiento y además niega la posibilidad que la filosofía pueda contribuir al conocimiento científico. Así, medir el problema es la única solución y no se acepta la veracidad de lo que no ha sido cuantificado. El positivismo es una epistemología híbrida que combina el racionalismo con el empirismo y la lógica deductiva con la lógica inductiva, también denominado hipotético-deductivo, cuantitativo, empírico-analista y racionalista”*.

Paradigma Cuantitativo. Un enfoque Empírico-Analítico

El paradigma cuantitativo posee una concepción global positivista, hipotético-deductiva, particularista, objetiva, orientada a los resultados y propia de las ciencias naturales. (2:28) Filstead (1986).

Acompañamos lo expuesto anteriormente, con una serie de cuadros que tratan de sintetizar en forma taxativa cuáles son las bases epistemológicas, los componentes y etapas que deben considerar al generar una investigación científica (Figuras 1, 2 y 3 tomadas de Inche et al., 2003).

Figura 8.1

Componentes involucrados en la generación de un paradigma empírico- analítico

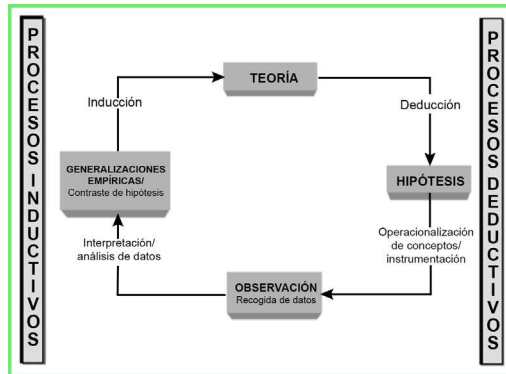


Figura 8.2

Propuesta de una Investigación científica y componentes que deben tenerse en cuenta

EL PROYECTO DE INVESTIGACIÓN			
Formulación del Problema	Operacionalización del Problema	Diseño de la Investigación	Factibilidad de la Investigación
Definición de objetivos	Formulación de Hipótesis	Estrategias de Investigación	Fuentes
* Exploratorios * Descriptivos * Explicativos * Predictivos * Evaluativos	Operativización de Conceptos Teóricos	* Uso de Fuentes Documentales y Estadísticas * Estudio de Casos * Encuesta * Experimento	* Bibliografía Básica
Conexión con Marcos Teóricos	Unidad de Análisis	Diseño Muestral	Recursos Disponibles (materiales humanos)
* Paradigmas * Perspectivas * Generalizaciones Empíricas	Delimitación: * Poblacional * Temporal * Espacial	* Tamaño y Error Muestral * Procedimiento de Selección	* Curriculum del Equipo Investigador
		Técnica de Obtención de Datos	Recursos Económicos
		* De Documentación * Observación * Entrevista	* Presupuesto Económico
		Técnica de Análisis	Planificación del Tiempo de Realización
		* Documental * Estadístico * Estructural * Interpretacional * Ce Contenido	* Cronología de Tareas
OBJETIVOS DE INVESTIGACIÓN RECURSOS NECESARIOS TIEMPO DISPONIBLE			

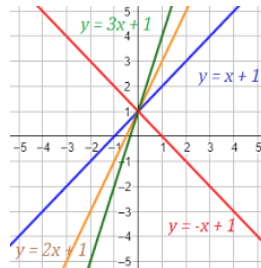
Modelos de Procesos

Empíricos

Fundamentalmente descriptivos, constituyen una herramienta de extracción de información de las variables, muchas veces predictivas. Por ejemplo, funciones lineales.

Figura 8.3

Modelo empírico de funciones lineales

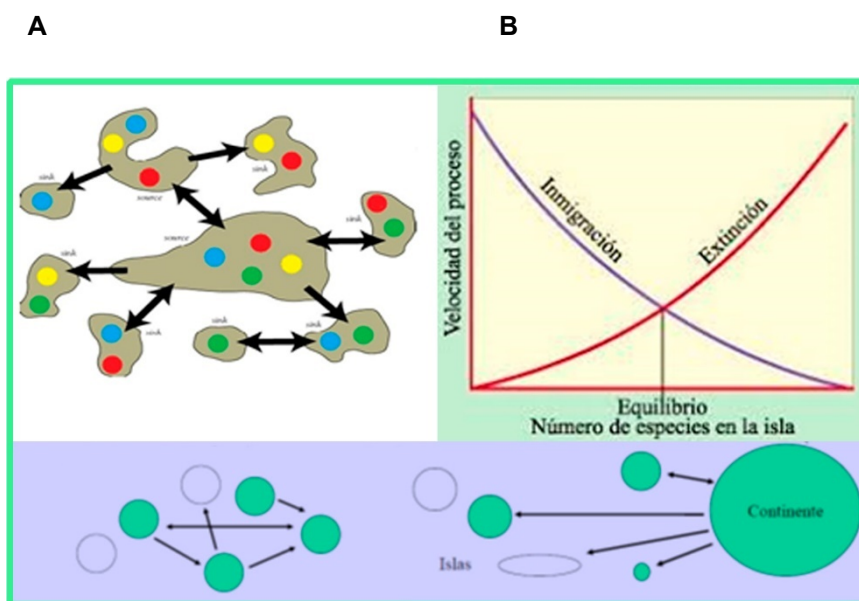


Racionales o Teóricos

Modelos que derivan de planteos estrictamente teóricos. El conjunto de asunciones y en definitiva el modelo constituye la hipótesis del investigador. Por ejemplo, el de metapoblaciones de Levins (1969) y el de Mc Arthur & Wilson (1967), sobre la distribución de las especies en las islas.

Figura 8.4

A Modelo de metapoblaciones. B. de biogeografía de islas

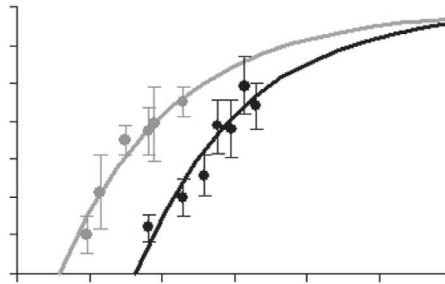


Intermedios o Semiempíricos

Son los más utilizados. El investigador *levanta información, examina variables y selecciona modelo*, cuya estructura y parámetros tengan sentido y ofrezcan información. Por ejemplo, el modelo de crecimiento individual de L. von Bertalanffy.

Figura 8.5.

Curvas de crecimiento de Drepanotrema lucidum (caracoles) obtenidas con el modelo de von Bertalanffy (Rumi et al. 2007)



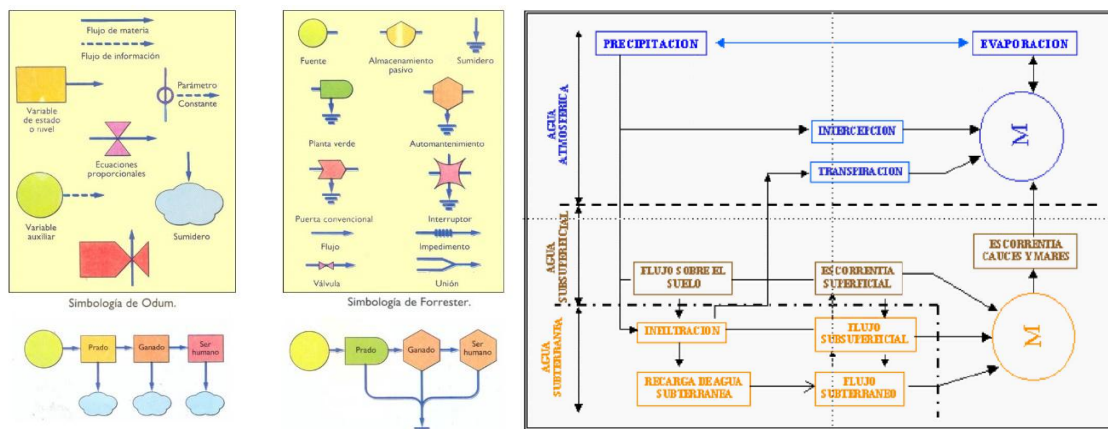
Modelos de Compartimentos

En Estado Estacionario

Asume que las variables de estado (compartimentos) son constantes y los flujos presentan un valor numérico. La suma de los flujos de entrada tiene que estar equilibrados con los flujos de salida. Por este tipo de modelos utiliza el lenguaje del flujo energético, que tanto Odum como Forrester llevaron a modelización de ciclos ecológicos. Por ejemplo, el del agua, donde es posible hacer un balance a determinada escala espacio- temporal.

Figura 8.6

Modelos de compartimentos



Dinámicos y simulaciones de sistemas

Tiene como objetivo el estudio del cambio temporal de las variables que describen un sistema (ecosistema). Modelos dinámicos que alcanzan altísima complejidad.

Presentan dos enfoques:

Reduccionista: acoplar procesos y componentes de un modo mecanicista generalmente se expresan por ecuaciones deterministas que llevan a expresar “el todo como suma de partes”.

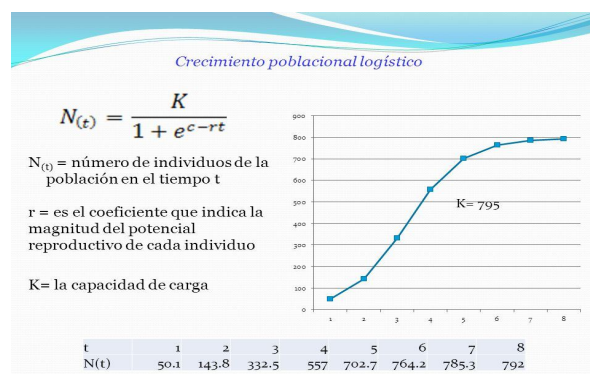
Holístico: la dinámica del sistema se identifica como paradigma en su conjunto, que es el objeto de estudio.

Modelos deterministas

Es aquel que para un valor de variable independiente predice un valor para la variable dependiente. Pero puede introducir la estocasticidad (cambio aleatorio) en algún parámetro. Por ejemplo, en r (tasa intrínseca de crecimiento instantánea) para el modelo logístico.

Figura 8.7.

Modelo determinista como el ya visto de crecimiento logístico



Modelos probabilísticos

El cálculo matricial o su formalización en modelos matriciales, es una herramienta muy utilizada en simulaciones dinámicas. Donde los elementos de la matriz son probabilidades decididas de los flujos de compartimentos. También calificados como modelos probabilísticos. Por iteración de vectores llega un momento que el vector de estado no cambia y viene determinado por la matriz inicial.

Modelos estadísticos en lenguaje R

Según Garibaldi et al. (2019), el principio fundamental de **R** es que todo es un *objeto*. Los vectores y matrices son *objetos* que pueden ser procesados por funciones, que en sí mismas y sus características son *objetos*. Esta condición del lenguaje simplifica la programación.

“R es un lenguaje y un ambiente para análisis de datos y gráficos. Desarrollado inicialmente en los laboratorios Bell en 1970. El proyecto R fue iniciado por R. Gentleman y R. Lhaka en la Universidad de Auckland, Nueva Zelanda, en los 90. Los archivos de comandos de R, conocidos como scripts y cuya extensión es «R», se pueden leer con cualquier editor de texto.” Garibaldi, 2019

Una de las ventajas de este programa es que se puede bajar el manual de aplicaciones y el programa de sus productos libremente. Este paquete alberga *objetos* que podemos crear y más de mil en su función «*objetos*». Una de las aplicaciones más conocidas de este programa es que ha sido utilizado por la Organización de las Naciones Unidas, para la Agricultura y Alimentación. Este lenguaje **R**, permite trabajar con *objetos* desde funciones lineales a modelos multivariados mucho más complejos de análisis e incluye los gráficos correspondientes. Por ejemplo: existen tablas de tipos de *objetos*, una para tipos datos, otra para modelos lineales, otra lista para tipos de matrices. En definitiva, es posible realizar desde pruebas, intervalos y supuestos del modelo de regresión lineal simple; análisis de la varianza (anova); inferencia multimodelo por criterio de información Akaike; anova y comparaciones múltiples. Diseños de experimentos (muestreo), en bloques completos aleatorizados o multifactorial. Regresión múltiple o con variables categóricas; multicolinealidad, bondad de ajuste y potencia; Modelos polinómicos y logarítmicos o lineales generales con heterogeneidad de varianza (en función de variable independiente categórica o independiente cuantitativa) hasta modelos de análisis multivariados.

Respecto a la aplicación y utilización de los métodos de análisis multivariados, empleando las estrategias del lenguaje **R** y específicamente referidos a su aplicación en estudios biológicos (ecológicos, taxonómicos, filogenéticos, genéticos que implican una variabilidad disciplinar muy extensa de aplicaciones), se recomienda la lectura del libro realizado por Palacio et al. (2020).

Un ejemplo de análisis multivariados de Ordenación

CANOCO (Análisis Canónico de Correspondencia).

Según Escudero et al. (1994), en este tipo de modelos se agrupan varias técnicas multivariadas que como denominador común presentan la característica de disminuir la dimensión de una

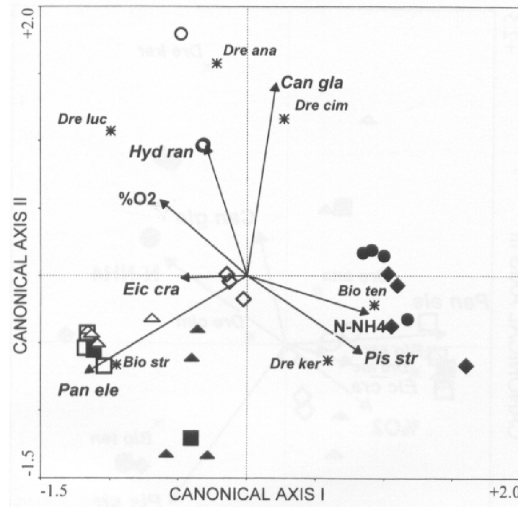
matriz de datos, por medio de la extracción de ejes y sin que intervengan las variables ambientales. En una segunda fase se realiza la interpretación de los ejes en términos ecológicos, denominado *análisis de gradiente indirecto* (WHITTAKER, 1967).

En el ejemplo aquí presentado (Rumi et al. 2002), los datos sobre la abundancia de Gasterópodos y de las variables limnológicas fueron transformadas a Log10 ($\log(x+1)$) para linealizar las relaciones entre las variables. Las técnicas multivariadas permiten explorar las relaciones entre variables ambientales (variables independientes) y las taxocenosis de caracoles (variables dependientes), tal el caso del análisis canónico de corespondencia (CCA) (ter Braak, 1986, ter Braak & Prentice, 1988). El programa CANOCO4 (ter Braak & Smilauer, 1988) fue empleado para realizar el análisis, incluyendo el ajuste de los parámetros del modelo, test de bondad de ajuste y ploteo de resultados. La técnica del ordenamiento canónico es una combinación de ordenamiento en un espacio reducido y una regresión múltiple. Este método emplea la representación de las muestras y especies restringidas a un espacio reducido de ejes ortogonales, los cuales son en cambio combinaciones lineales de la abundancia relativa de las especies y gradientes ambientales. Este método (CANOCO) asume que ambos tipos de variables (especies y de ambiente) son unimodales (Gaussianas) o que las relaciones entre las especies y las variables ambientales son lineales, tanto para largos o cortos gradientes ambientales, respectivamente. Mostrando la mayor o más importante tendencia de la variabilidad de los datos multidimensionales dentro de un espacio de ejes canónicos linealmente independientes reducido. Este modelo constituye una herramienta muy útil para comprender la distribución de la o las especies y/o la composición de una comunidad a lo largo de diferentes gradientes ambientales. Entonces, dado que las propiedades unimodales las brinda el CANOCO, no requiere relaciones lineales entre las variables ambientales y las especies en cuestión, como en la mayoría de otras técnicas de análisis canónico. Las propiedades unimodales del modelo yacen en la estimación de óptimo y de la tolerancia de la especie, ambos indicadores de los atributos del *nicho*. El *óptimo* puede ser aproximado por el output del CANOCO 4 denominado “specie-by-environmental table” (tabla de espacio por entorno), que son promedios ponderados de especies con respecto a variables ambientales estandarizadas. Los resultados se representan en un espacio reducido de ejes ortogonales. Que muestran la distribución de las especies, muestras y/o gradientes ambientales en el mismo espacio bidimensional (biplots y triplots).

Por ejemplo, en Rumi et al. (2002), algunas de las especies de caracoles de agua dulce del género *Biomphalaria* que viven en el Chaco, como *B. straminea* y *B. tenagophila* son naturales transmisoras de la esquistosomiasis en Brasil, mientras que las del género *Drepanotrema*, también Planorbidae, no son hospedadores intermediarios de la parasitosis mencionada. El propósito de este trabajo ha sido analizar el grado e importancia de un set de variables ambientales y explicar los patrones de distribución y abundancia relativa de los ensambles de los gasterópodos de agua dulce (Planorbidae). Se emplearon 31 muestras de caracoles y 26 variables ambientales provenientes de cuatro ambientes: Río Negro y lagunas Paikín, Sociedad Rural y Golf Club, Resistencia, Chaco.

Figura 8.8

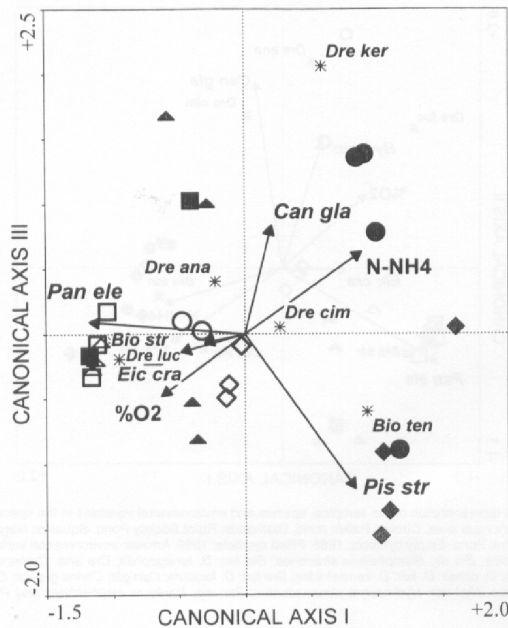
Representación espacial de muestras, especies de planorbídeos y variables ambientales definida por los dos primeros ejes canónicos



Nota. Representación espacial de muestras, especies y variables ambientales en un espacio definido por los dos primeros ejes canónicos. Círculos: laguna Paikín. Variables ambientales Rombos: laguna de la Sociedad Rural. Cuadrados: Río Negro. Estrellas: laguna del Golf Club. Símbolos vacíos: 1988. Símbolos llenos: 1989. Flechas: Variables ambientales.

Figura 8.9

Representación espacial de las muestras, especies y variables ambientales en un espacio definido por los ejes canónicos I y III



Nota. Círculos: Meandros de Paikín. Rombos: Laguna de la Sociedad Rural. Cuadros: Río Negro. Triángulos Laguna del Golf Club. Símbolos vacíos: 1988. Símbolos llenos: 1989. Flechas: Variables Ambientales. Estrellas: Especies de planorbídeos. Biomphalaria straminea; B. tenagophila; Drepanotrema anatinum; D. cimex; D. kermatoides; D. lucidum y vegetación: Canna glauca, Eichhornia crassipes; Panicum elephantipes y Pistia stratiotes.

Conclusiones

Como se menciona en capítulos anteriores (capítulo 4), el advenimiento de la informática y su desarrollo exponencial en capacidad de almacenaje y procesamiento de información, permite buscar resultados de procesos e identificación de fuerzas de cambio en las poblaciones, abordadas a partir de la aplicación de varias herramientas de análisis al mismo tiempo. Podríamos decir o remarcar que lo esencial para la utilización de tipos de modelajes cada vez más complejos y potentes, es fundamental ser muy cuidadoso en la recolección de datos o muestras y si es posible, congeniar esa búsqueda de los datos de “campo” con la mayor precisión posible. Teniendo en cuenta los alcances y limitaciones y asunciones de los modelos a testear, a efectos de que la investigación sea eficazmente científica. Es decir, que más allá de que muchas veces se encarga el “procesador” de los cálculos algebraicos, geométricos, transformaciones de unidades, etc. la elección de datos y su interpretación final es función del investigador.

Referencias

- Alstad, D. (2001). *Basic Populus Models of Ecology*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Bertalanffy, L. K. von. (1976). *Teoría General de los Sistemas. Fundamentos, Desarrollo y Aplicaciones*. (2ª Ed. español). Universidad de Guadalajara, México D.F.: 312pp.
- Blanco, J. A. (2013). Modelos ecológicos: descripción, explicación y predicción. *Asociación Española de Ecología Terrestre Ecosistemas*, 22 (3): 1-5. Open Access, Doi.:10.7818/ECOS.2013.22-3.01
- Escudero, A. Gavilán R. & Rubio, A. (1994). Una breve revisión multivariantes aplicables en Fitosociología. *Botánica Complutensis*, 19: 9-38.
- Estrela, T, (1992). *Metodología y Recomendaciones para la Evaluación de Recursos Hídricos*. Centro de Estudios Hidrográficos. Madrid: Centro de Estudios y Experimentación de Obras Públicas, Gabinete.
- Filstead, W. J. (1986). *Métodos cualitativos*. En: Cook, T. D. y Reichardt CH. S, Métodos cualitativos y cuantitativos en investigación evaluativa. Ed. Morata, España.
- Forrester, J. W. (1971 -1973). *World Dynamics*. (2ªEd.) Wright-Allen Press, Inc.:82pp.
- Garibaldi, L. A., Oddi, F. J., Aristimuño, F. J. y Behnisch A. N. (2019). *Modelos estadísticos en lenguaje R*. Edit. de la URNRN. La Imprenta Ya S.A., Buenos Aires, Argentina: 1-216.
- Inche M., J., Andía C., Y., Huamanchumo V., H., López O., M., Vizcarra M., J. y Flores C., G. (2003). Paradigma cuantitativo: Un enfoque empírico y analítico. *Industrial data. Producción y Gestión*, 6 (1): 23-37.
- 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 Doi: 10.1093/besa/15.3.237

- Mc Arthur, R.H. & E. O. Wilson. (1967). *The theory of Island Biogeography*. Ed. Princeton University Press: 1-203.
- Palacio, F.X., Apodaca, H.J. y Crisci, J.V. (2020). *Análisis Multivariado para datos Biológicos. Teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. Eds. Vázquez Mazzini. CABA. Fundación de Historia Natural Félix de Azara: 268pp.
- Pérez Villamar, J. (2015). *El Positivismo y la Investigación Científica*. Revista Empresarial, ICE-FEE-UCSG, 5(3): 29-34.
- Pidwirny, M. (2006). *The Hydrologic Cycle. Fundamentals of Physical Geography*, 2nd Edition. Date Viewed. de Formación y Documentación, Madrid, España. 52 p.
<http://www.physicalgeography.net/fundamentals/8b.html>
- Rodríguez, J. (1999). *Ecología*. Ediciones Pirámide, Madrid, España: 1-411.
- Rumi, A., Gutiérrez Gregoric, D. E. & Roche, M. A. (2007). Growth rate fitting using the von Bertalanffy model: analysis of natural populations of *Drepanotrema spp.* Snails (Gastropoda: Planorbidae). *Revista Biología Tropical (International Journal of Tropical Biology)*, 55(2): 559 – 567.
- Rumi, A. Bechara, J. A., Hamann, M.I. & Ostrowski de Núñez, M. (2002). Ecology of potential hosts of schistosomiasis in urban environments of Chaco, Argentina. *MALACOLOGIA*, 44(2): 273-288.
- WHITTAKER, R. H. (1967=). Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* (London), 49: 207-264.
- González Chacón, M. E. (2014). *Diseño y evaluación de intervenciones en organizaciones empresariales desde la dinámica de sistemas – revisión teórica*. Trabajo de grado. Facultad de Administración. Universidad del Rosario, Colombia: 87pp.
- Forrester J.W. (2019) Biografía de Jay Wright Forrester. Recuperado de <http://dinamicadesistemasudo.blogspot.com/2012/07/biografia-de-jay-wright-forrester.html>

CAPÍTULO 9

Manejo de poblaciones de vertebrados: conceptos y casos en Argentina

Rosana Aramburú, Agustina Cortelezzi y Federico Kacoliris

El manejo de la biodiversidad y el manejo poblacional

El término biodiversidad se utiliza para describir el número, la variedad y la variabilidad de organismos vivos y podemos entenderlo esencialmente como un sinónimo de “la vida sobre la Tierra”. La pérdida de biodiversidad es un hecho reconocido y establecido, tanto a nivel de la comunidad científica como del público general (Santini & Angulo, 2001). Las tasas de extinción se han incrementado en las últimas décadas y actualmente un gran número de especies están amenazadas por actividades humanas (Gardner, 2001; Beebee & Griffiths, 2005, Mandujano Rodríguez, 2011). En un panorama conservador se estima que casi doscientas especies de vertebrados se han extinguido en los últimos cien años. Por otra parte, las especies “raras” son mucho más vulnerables a la extinción que las especies comunes (Primack *et al.*, 2001). Al día de hoy, de 142.577 especies evaluadas, más de 40.000 se encuentran con algún grado de amenaza (28%) y al menos 1.220 (0,9%) se encuentran consideradas extintas en la naturaleza (IUCN, 2022).

Uno de los grandes desafíos ambientales del siglo XXI es detener el proceso cada vez más acelerado de pérdida de biodiversidad a escala global, regional y local (Carroll & Fox, 2008). Los humanos, directa o indirectamente, son la causa principal de la disminución de especies. La destrucción y degradación de hábitats son las amenazas más importantes, pero otras presiones significativas incluyen la sobrecaza, la introducción de especies exóticas, la contaminación, la generación de enfermedades y el cambio climático (Baillie *et al.*, 2004). El manejo de la biodiversidad es un concepto amplio, hace referencia a una serie de acciones enmarcadas en una estrategia y orientadas a lograr un objetivo, definido sobre algún componente o nivel emergente de la biodiversidad (ej. una población, una especie, un hábitat, un ecosistema, etc.). Históricamente, la idea de manejo surge desde una visión productiva, asociada al aprovechamiento de los recursos naturales (Bailey, 1984; Leopold, 1986) (Ver Box 9.1. *Historia del manejo en Argentina* para mayor información).

Box 9.1 Historia del manejo en Argentina

Los primeros antecedentes legales para restringir el uso de fauna silvestre en Argentina datan de la década de 1820. Se limitaba la caza del coipo *Myocastor coypus* y se prohibía la “pesca de anfibios* en las costas y pueblos de Patagones” (*lobos marinos y pingüinos). En 1950 se promulga la primera Ley Nacional de Caza y Protección de la Fauna (Ley 13908, Decreto Reglamentario 15501/53). Hasta fines de la década de 1980, el comercio externo e interno de productos de la fauna silvestre tuvo considerables fluctuaciones. Entre 1976 y 1984, Argentina exportó en forma legal una gran cantidad de cueros de especies silvestres (Cajal 1985). El comercio de animales vivos, principalmente aves, reptiles y mamíferos tenía como destino casi exclusivo el mascotismo (Gruss y Waller 1988). Especialmente, el comercio de aves tuvo su apogeo durante la década del '80: se exportaba un promedio anual de 121.000 loros y cotorras, por ejemplo (Goldfeder 1991). Desde el año 1986 rige la Resolución Nº 62 de la Secretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca, actualmente en vigencia, que limita la exportación de animales vivos a aquellos declarados plaga o provenientes de cría en cautiverio. El volumen de exportación disminuyó en forma considerable entre fines de los '80 y principios de los '90 a causa de: a) disminución de la demanda internacional de pieles y cueros, b) normativas restrictivas a nivel nacional que prohibieron, limitaron o reglamentaron la exportación y comercio interno de fauna silvestre (Ley 22421), c) aumento de controles por parte de los organismos de fiscalización, d) aumento de regulaciones y control a nivel internacional por parte de la CITES (Ley 22344). No obstante, en todo el mundo la mayoría de las poblaciones silvestres están en retracción y la tasa de extinción global sigue en aumento, siendo el problema más crítico la pérdida y modificación de hábitats (Ramadori 2006).

La normativa legal vigente en la Argentina tiene como objetivo la regulación de la fauna silvestre de manera aislada. Sin visión ecosistémica, los organismos de aplicación no pueden llevar adelante estrategias globales de conservación de fauna silvestre. De todos modos, a principios de los '90 y desde las administraciones de fauna comienzan a plasmarse proyectos que diseñan y ponen a prueba mecanismos de aprovechamiento sustentable, además de incorporar acciones de conservación y protección de los hábitats.

Sin embargo, en la actualidad, otras situaciones llevaron a ampliar el término *manejo* a marcos de trabajo adicionales, con objetivos diferentes. A los fines que competen al alcance de este libro, en el presente capítulo desarrollaremos conceptos de manejo a escala poblacional. Se denomina “*manejo de poblaciones*” al conjunto de propósitos, conocimientos, experiencias y prácticas encaminadas a modificar o mantener la composición y estructura de poblaciones de fauna silvestre; es decir, aquellas actividades humanas que logren mantener, aumentar, establecer y/o disminuir el número de individuos de una población (Giles, 1978; Ojasti & Dallmeier, 2000). Según Hernández-Silva *et al.* (2018), el manejo se basa en metas de conservación, control, aprovechamiento sustentable y reproducción de especies silvestres *in situ* (dentro de su hábitat natural) o *ex situ* (fuera de su hábitat natural), criaderos estabulados (criaderos, granjas, etc.) o zoológicos. En términos generales, podemos diferenciar tres grandes tipos de manejo de poblaciones de acuerdo a sus objetivos, 1) aquellos orientados al aprovechamiento sustentable de poblaciones de especies nativas, 2) aquellos orientados al control y/o erradicación de poblaciones de especies perjudiciales para la salud y los intereses humanos, principalmente el caso de especies exóticas y/o invasoras, y 3) aquellos orientados a la recuperación de poblaciones de especies amenazadas y/o en peligro de extinción. En todos ellos, la unidad de manejo es la población en sentido amplio; nos podemos referir al concepto original de población o podemos incluir el término de metapoblación (*sensu* Hanski, 1999). Es más, el concepto de metapoblación, sería más adecuado y operativamente más útil en cuanto a la identificación del objeto de manejo. Partiendo del concepto de población o metapoblación como unidad de manejo, podemos identificar elementos básicos que serán necesarios a la hora de establecer indicadores que permitan evaluar si un determinado manejo resulta adecuado. En términos generales, estos indicadores van a incluir parámetros y variables asociados a la demografía de las poblaciones o metapoblaciones a manejar, como por ejemplo la abundancia o densidad, la supervivencia, la tasa reproductiva, la persistencia local, entre otros. Esto nos permite a su vez agrupar los tres tipos de

manejo de poblaciones identificados previamente en dos grupos sobre la base del objetivo a lograr, con respecto a la abundancia o densidad de la población blanco (Tabla 9.1).

Tabla 9.1

Tipos de manejo, de acuerdo a sus objetivos generales

Tipos	Objetivos		
	Abundancia	Sostenibilidad	Dinámica
Uso sustentable	mantener	sí	equilibrio
Control	reducir	no	desequilibrio
Conservación	aumentar	sí	equilibrio

En el primer grupo el objetivo apunta a estabilizar la abundancia/densidad de la población blanco (sea aumentando o manteniendo), por encima de la mínima población viable (MPV) y en coherencia con la capacidad de carga del ambiente, hasta lograr un equilibrio. En este grupo incluimos al manejo de poblaciones con fines productivos o de conservación. En ambos casos tenemos como denominador común las ideas de equilibrio y de sostenibilidad en el tiempo. Es decir, sea desde un marco productivo o de conservación, el manejo poblacional debería garantizar la existencia en el largo plazo de la población manejada. En un segundo grupo está el manejo para control de especies problema, donde idealmente el objetivo final sería la erradicación de la población blanco. Sin embargo, este objetivo ideal tiene excepciones cuando la población a manejar es casi imposible de exterminar en su totalidad. En estos casos, el objetivo pasa de ser la erradicación total a la reducción en la abundancia o densidad por debajo de la MPV, es decir, mantener a la población blanco en constante desequilibrio.

En resumen, el manejo de poblaciones hace referencia a una serie de acciones, enmarcadas dentro de una estrategia y con un objetivo definido. El elemento práctico que reúne toda esta información se denomina *Plan de Manejo* o *Plan de Acción*. El Plan es un documento técnico operativo que describe y programa las actividades para el manejo de poblaciones y sus hábitats, y establece metas e indicadores de éxito en función del contexto (hábitat, ecosistema, etc.) y las poblaciones *objetivo*. Hablamos de poblaciones y no de población, porque en la mayoría de los casos, el manejo de una población *objetivo*, requiere además el manejo de poblaciones de otras especies que interactúan con la primera y que, por lo tanto, tienen un efecto en su dinámica.

Aportes de la Ecología de Poblaciones a situaciones que requieren manejo

La ecología de poblaciones estudia los procesos que afectan la distribución espacial y abundancia de las poblaciones silvestres, la estructura de edades y sexos, la tasa de crecimiento, supervivencia, mortalidad, entre otros conceptos fundamentales (ver capítulos anteriores). La importancia de esta rama de la ecología es clara, siendo que las poblaciones representan la menor unidad en la cual se reflejan los resultados de los procesos de selección natural y supervivencia de los individuos. Consecuentemente, las poblaciones constituyen el nivel de agregación de la materia en el cual se expresan los cambios evolutivos de los organismos (Rabinovich, 1980).

La contribución que realiza esta disciplina científica al manejo poblacional, es la de aportar los conocimientos básicos necesarios sobre los procesos naturales subyacentes a las unidades de manejo que se pretende utilizar, erradicar o conservar. Estos conocimientos pasan a ser entonces herramientas de gestión para los organismos encargados de tomar y ejecutar decisiones, las cuales pueden (y deben) ser utilizadas -por ejemplo- en beneficio de la conservación de una población de determinada especie, así como su hábitat. Este proceso va evolucionando a medida que surgen nuevos conocimientos (tanto en lo teórico como en lo metodológico), adaptándose a los cambios que pudieran surgir o simplemente mejorando el accionar previo (manejo adaptativo).

En suma, la ecología de poblaciones ha desarrollado herramientas teóricas y empíricas que facilitan no sólo la investigación y su entendimiento, sino que permiten establecer estrategias de manejo de manera más eficiente. Sin embargo, los programas de manejo incorporan variables procedentes de otras disciplinas, que necesitan ser tenidas en cuenta para alcanzar las metas deseadas: el abordaje social es una faceta imprescindible del manejo de fauna silvestre. No se concibe un plan que no contemple un abordaje multidisciplinario y de colaboración entre las personas e instituciones que puedan afectar positiva o negativamente a la población blanco (llamados comúnmente actores clave). Un valioso recurso para el desarrollo de estrategias de manejo implica la comprensión de las representaciones sociales sobre la biodiversidad. Esta visión resalta la importancia de posicionarse ante un enfoque integrador de los aspectos sociales, ecológicos y físicos, con el fin de fortalecer los vínculos entre ecología y cultura en cada contexto de acción. Consecuentemente, los estudios de las representaciones sociales pueden contribuir a desarrollar programas definidos, de acuerdo con la identidad, los valores e interpretaciones acerca del ambiente y la biodiversidad que ese grupo posee. Las propuestas actuales de la biología de la conservación valoran tanto la participación de la comunidad de expertos (entre ellos los ecólogos de poblaciones) como también de los grupos compuestos por una diversidad de personas que cumplen diferentes acciones y funciones, incluyendo a los educadores, pobladores locales, movimientos sociales y decisores de distintos estamentos gubernamentales.

Casos de manejo de poblaciones en Argentina

Manejo para uso sustentable de poblaciones

El proyecto Elé para el manejo y aprovechamiento sustentable de las poblaciones de Loro hablador

Figura 9.1

Loro hablador *Amazona aestiva* (Gentileza Igor Berkunsky)



Los psitácidos se encuentran entre los grupos de aves más amenazadas mundialmente. Entre las principales amenazas a este taxón se encuentran la fragmentación del hábitat y la captura desmedida de individuos para ser vendidos como mascotas en el comercio ilegal (Wright *et al.*, 2001). El loro hablador *Amazona aestiva* (Fig. 9.1) sufrió una extracción intensiva en la década del '80 en el Chaco Argentino. Sumado a esto, la extracción no controlada de ejemplares implicaba la destrucción de árboles con huecos utilizados como nidos para extraer los pichones. Por otro lado, la comercialización de la especie bajo este sistema tradicional tampoco producía beneficios económicos importantes a los pobladores locales (Moschione y Banchs, 1992). La especie se encuentra categorizada como Casi Amenazada en la *Lista Roja* de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés), e incluida en el Apéndice II de la Convención Internacional Sobre el Tráfico de Especies Silvestres (CITES, 2023).

Como respuesta a esta problemática, en el año 1997 se implementó oficialmente el "Proyecto Elé, para la conservación y aprovechamiento sustentable del loro hablador en la Argentina". El

desarrollo del proyecto consideró la sustentabilidad ambiental en una escala regional y en el largo plazo. Este proyecto tuvo como metas mantener el comercio de pichones para mascota, como recurso local, pero asegurando la viabilidad de las poblaciones de esta especie. Además, buscaba promover la generación de reservas de hábitat para mantener el mayor porcentaje posible de bosque chaqueño en pie, dentro de las tierras habilitadas para la colecta de pichones.

El proyecto se desarrolló en diferentes etapas. En las primeras, se generó el conocimiento necesario para llevar adelante el manejo, que incluyó la densidad y el reclutamiento de individuos para decidir el número máximo de individuos a extraer. El manejo incorporó como norma no derribar el árbol usado como nido para evitar la degradación del ecosistema y mantener al menos un pichón por nido para fomentar la viabilidad poblacional de los loros. Además, se logró reducir la cadena intermediaria de comercio, que se reflejó en un incremento económico para los pobladores locales y una suma que se destinó a la generación de reservas naturales.

El Proyecto Elé se implementó inicialmente en sectores donde el estado de conservación del monte chaqueño era relativamente bueno (baja tasa de deforestación). En cuanto a los controles, éstos resultaban insuficientes para asegurar que no se derribaran los árboles- nidos o evitar que se quitaran todos los pichones. Sin embargo, se lograron generar reservas naturales estrictas que protegen porciones importantes de monte chaqueño. Lamentablemente, el proyecto finalizó en 2007 de manera abrupta luego de la gripe aviar, que cerró el comercio internacional de esta especie.

Programa Curiyú para la conservación y el aprovechamiento sustentable de *Eunectes notaeus*

Figura 9.2

Boa curiyú o anaconda amarilla Eunectes notaeus (Gentileza Hernán Povedano)



La boa curiyú o anaconda amarilla *Eunectes notaeus* (Fig. 9.2) es el boídeo más grande de Argentina, llegando a medir cuatro metros y su peso alcanza los 30 kg. Su piel se considera valiosa tanto por sus escamas y diseño como por su gran tamaño. Se distribuye en la cuenca media del río Paraná y el río Paraguay, desde Bolivia y sur de Brasil, a través del Paraguay, hasta Argentina. En nuestro país la especie ocupa los humedales de Formosa, Chaco, Corrientes, norte de Santa Fe, norte de Entre Ríos y sur de Misiones. Durante los meses de septiembre y febrero, es común hallarla en rutas debido a la dispersión de machos en períodos de reproducción y a la búsqueda activa de alimento. En relación a su estado de conservación, según IUCN, esta especie ha sido categorizada como Preocupación Menor, y se encuentra incluida en el Apéndice II de la CITES.

El Programa Curiyú, que se llevó a cabo en Formosa a partir del año 2002, tuvo por objetivo el establecimiento de un plan de gestión para esta especie bajo la supervisión de la administración de fauna silvestre. Sumado a esto, el programa buscaba promover la conservación y profundizar la investigación sobre esta especie. Estas metas contribuyen a dar una alternativa realista a los actuales modelos de desarrollo regional, aportando ingresos legítimos y sostenidos en el tiempo a las economías locales.

Para llevar adelante este proyecto de uso sustentable, se procedió al seguimiento de los siguientes pasos: 1) Individualización del problema: estudio de la situación y conocimientos previos disponibles, 2) Diseño de un esquema de trabajo: conformación de un grupo empresario, inscripción de acopiadores, registro individual de cazadores, establecimiento de pautas, investigación sobre biología reproductiva, uso del hábitat, genética de la población, relación predador-presa, relación talla-edad, funcionamiento del ecosistema, 3) Implementación del modelo: estudio de pre-factibilidad; resoluciones y disposiciones, 4) Monitoreo, indicadores de sustentabilidad o puntos de control: análisis posterior a la zafra, cosecha o extracción de individuos, 5) Evaluación y comunicación de los resultados: talleres con debate de todos los integrantes, simposios y congresos, redacción de informes, publicaciones, 6) Ajuste a corto plazo: aplicación de las recomendaciones vertidas en los informes técnicos.

Los resultados obtenidos en los primeros años del proyecto (2002-2004) fueron alentadores e indicativos de que la boa curiyú podría ser administrada de manera sustentable. Sin embargo, es necesario tener en cuenta dos situaciones fundamentales para fortalecer tal aseveración: la calidad y cantidad de información disponible, y la implementación de un modelo de seguimiento cuidadoso y riguroso. Para la continuación del Programa Curiyú era fundamental el registro de nuevos datos que permitan aumentar la confiabilidad del modelo propuesto y, aún más importante, el seguimiento de aquellas variables indicadoras de sustentabilidad (Micucci *et al.*, 2006).

Manejo para control de poblaciones problemáticas

Los problemas generados por salmónidos invasores

Figura 9.3

Manejo de salmónidos invasores (*trucha arco iris* *Oncorhynchus mykiss*) con métodos de electrofishing (Gentileza Federico Kacoliris)



Diferentes especies de salmónidos nativos del hemisferio norte han sido ampliamente introducidas en diversas regiones del mundo, incluyendo la Argentina. En nuestro país, la introducción de este depredador exótico e invasor comenzó a partir del año 1904 con fines turísticos asociados a la pesca deportiva y recreativa. Con este objetivo, se crearon centros de cría para producir individuos que fueron luego introducidos en diversos ríos, arroyos, lagos y lagunas en todo el país. La más ampliamente distribuida por su popularidad fue la trucha arco iris *Oncorhynchus mykiss*. Hoy es el salmónido más extendido en Argentina, encontrándose desde el norte del país, en arroyos y ríos montañosos de agua fría, hasta Tierra del Fuego (Fig. 9. 3). Otras especies comunes y que se han establecido en gran número de cuerpos de agua han sido la trucha de arroyo (*Salvelinus fontinalis*), la trucha de lago (*Salvelinus namaycush*), el salmón común o salmón del Atlántico (*Salmo salar*) y el salmón real (*Oncorhynchus tshawytscha*). Los salmónidos invasores conforman una de las principales amenazas a la biodiversidad nativa. Son peces agresivos que alcanzan gran tamaño y, en general, terminan siendo los depredadores tope en ecosistemas donde habitan especies no adaptadas a enfrentar este tipo de amenaza. Los efectos negativos de las truchas son evidentes y ya se han documentado sobre diversas poblaciones de especies endémicas y amenazadas. Un ejemplo en cuerpos de agua pequeños es el caso de las cabeceras del arroyo Valcheta, en el noreste de la Meseta de Somuncurá (provincia de Río Negro), donde se ha observado declinación poblacional de dos endemismos: la Mojarra Desnuda, *Gymnocharacinus bergii*, y la Ranita del Valcheta, *Pleurodema somuncurense*, a causa de este voraz depredador (Quiroga, 2017; Velasco *et al.*, 2018). Otro ejemplo es el de Laguna Blanca (provincia de Neuquén), donde la introducción de truchas y otras especies invasoras nativas terminó extinguiendo la principal subpoblación endémica de la Ranita patagónica, *Atelognathus patagonicus*. Entre las especies invasoras nativas, en la Laguna Blanca se

introdujeron también percas criollas, *Percichthys colhuapiensis*. Este pez fue traslocado por fuera de su rango histórico de distribución y también colaboró en la extinción del mencionado anfibio, siendo hoy el pez invasor más abundante en la laguna (Cuello *et al.*, 2009).

Teniendo en cuenta estas invasiones y su importante grado de agresión a la biodiversidad en los ambientes de agua dulce de la Argentina, es que, por ejemplo, en el año 2012 se creó la iniciativa *Meseta Salvaje* con el objetivo principal de proteger especies nativas y amenazadas de la Meseta de Somuncurá. En el año 2020 se conformó como Fundación Somuncurá (www.somuncura.com). Esta ONG fue fundada por investigadores provenientes de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM-UNLP), quienes desarrollaron un ambicioso plan, actualmente en ejecución, orientado a erradicar las truchas de las cabeceras del arroyo Valcheta. Este manejo tiene como fin último, restaurar corredores naturales, hábitats reproductivos y finalmente promover la recuperación de las especies endémicas del arroyo. El manejo incluye, en primer lugar, fortalecer las barreras naturales (cascadas) para evitar el acceso de nuevas truchas a las cabeceras, hábitat de los endemismos. Una vez restablecidas estas barreras, se utilizan diferentes métodos de captura, como por ejemplo electropesca, rotenona y redes, para remover las truchas de los hábitats a restaurar. Si bien este manejo no ha finalizado aún, el mismo contempla mantener truchas aguas abajo, es decir, por fuera del hábitat de los endemismos, con el fin de no afectar las actividades turísticas locales. Esta sectorización del arroyo y el manejo realizado, es uno de los primeros ejemplos de manejo integral de salmónidos exóticos en el contexto nacional. (Ver Box 9. 2. *Dinámica de las especies invasoras* para ampliar información).

Box 9.2 Dinámica de las especies invasoras

La propagación de especies exóticas invasoras (EEI) ha sido reconocida como una de las peores amenazas a la biodiversidad. Las EEI están causando daños ambientales sin precedentes, con efectos socio-económicos sobre todo en sistemas agrícolas. Los efectos de las EEI suelen ser directos, pero también existen efectos indirectos, como por ejemplo sobre nuestra salud. En muchos casos, tales daños suelen ser irreversibles si no se manejan a tiempo. Muchos de los efectos causados por las EEI se ven potenciados o actúan en sinergia con otras amenazas globales, como por ejemplo el cambio climático global, la contaminación, la fragmentación de hábitat, el avance de las fronteras agrícolas, entre otras. Según el Convenio sobre Diversidad Biológica, una especie invasora es un especie introducida por fuera de su rango histórico que tiene la capacidad de prosperar sin ayuda directa del ser humano y amenaza hábitats naturales o seminaturales, causando impactos medioambientales y socio-económicos. Esta definición involucra diferentes etapas que tienen que ver con la dinámica de la invasión. De esta manera, al inicio del proceso, la especie introducida se encuentra en una etapa de naturalización y puede no evidenciar ningún efecto sobre el ambiente. La siguiente etapa es una etapa de crecimiento en la cual la especie comienza a superar ciertas restricciones ambientales y establecerse de hecho en el ambiente. Una vez superada esta etapa, se da una siguiente etapa de avance en la cual la especie supera su capacidad de carga y empieza a extender su rango, genera impactos significativos sobre el ambiente, y se convierte en este momento en una especie invasora. Este intervalo de tiempo dependerá tanto de la especie como de las condiciones concretas del hábitat. El período que va desde la introducción de la especie exótica hasta que se convierte en invasora se denomina fase de latencia, y representa el lapso de tiempo que le toma a esta especie adaptarse, reproducirse y propagarse en un ambiente por fuera de su rango natural.

Lamentablemente, las truchas (en sentido amplio) plantean a escala nacional una contradicción con respecto al manejo. Por un lado, están impactando negativamente sobre algunas de las especies más amenazadas del país, llevándolas al borde de la extinción. Esto sería argumento suficiente para pensar en un plan de erradicación a escala nacional. Sin embargo, las diferentes especies de truchas introducidas se han constituido como un atractivo turístico para pescadores de todo el mundo, generando ingresos económicos significativos en diferentes ciudades. Esto ha llevado a que incluso desde algunos organismos gubernamentales se hayan fomentado o llevado

adelante planes de cría e introducción de este depredador en diferentes cuerpos de agua, inclusive conociéndose su impacto sobre la fauna nativa. Actualmente, el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible de la Nación (Resolución 109/2021, MAYDS) incluye a las truchas en la categoría II del listado de especies exóticas e invasoras, lo cual propone un uso controlado de estas especies. Si bien esto es contrario a un objetivo de conservación estricto de la biodiversidad, el cual debería promover la erradicación de este depredador, plantea un desafío en cuanto al desarrollo de planes de manejo orientados a integrar la conservación de la biodiversidad y las necesidades socio-económicas locales.

La Cotorra Argentina *Myiopsitta monachus* como especie nativa e invasora

Figura 9.4

Cotorra Argentina Myiopsitta monachus (Gentileza Igor Berkunsky)



La Cotorra Argentina es un psitácido ampliamente distribuido en Paraguay, Uruguay, Bolivia, sur de Brasil y norte y centro de Argentina (Fig. 9.4). Está considerada entre las principales especies de aves que causan daños en cultivos en nuestro país y con frecuencia se les suma el concepto de “*plaga*” que es una construcción económica y antropocéntrica. Las cotorras exhiben algunas características de aves exitosas como “*plaga*” agrícola pero no ajustan totalmente al perfil y su capacidad para explotar los recursos abundantes y efímeros (como los cultivos) es relativa (Bucher, 1992). Por empezar, tienen una limitación reproductiva porque presentan madurez tardía, una estación de cría específica y prácticamente ausencia de reproducción múltiple

en la misma estación; por otro lado, las distancias que recorren diariamente y durante su ciclo de vida son cortas y se considera una especie sedentaria (Peris y Aramburú, 1995, Aramburú, 1998). Sin embargo, otras características bio-ecológicas favorecen que en ciertas zonas y en determinados cultivos se produzcan problemas: su distribución amplia en la región pampeana, la posibilidad de construir sus nidos independientemente de la disponibilidad de huecos, su marcado gregarismo que actúa como centro de información, la alimentación fundamentalmente granívora y oportunista (Canavelli *et al.*, 2012). Algunos de estos rasgos, sumados a la habilidad para explotar nuevos recursos vedados a otras aves, pueden explicar el éxito invasivo de la especie en las ciudades del mundo donde fueron introducidas y también su expansión en áreas nativas, como la provincia de Buenos Aires (Bucher y Aramburú, 2014).

Si bien algunas características ecológicas favorecen los daños en situaciones determinadas, hay factores humanos que probablemente contribuyan a magnificar el nivel de conflicto. Las pocas estimaciones de las pérdidas ocasionadas por las cotorras, dificultan una evaluación objetiva del problema. Como consecuencia de la legislación existente y una filosofía tradicional de control, históricamente se han favorecido las campañas de lucha letales y masivas como estrategia de manejo del daño en cultivos. El método más utilizado (inclusive actualmente) en el control de la cotorra es la aplicación de insecticidas mezclados con grasa en la entrada de los nidos. No obstante, existen cada vez más cuestionamientos a esta práctica ya que muchos de los tóxicos utilizados han sido prohibidos en otros países, En Argentina, también se prohíben los tóxicos, sin embargo, no existen registros de avicidas, por lo cual se estaría además en contra de la reglamentación vigente.

Algunas actividades permitieron aportar otros métodos y consensuar nuevas estrategias de manejo, como el “Proyecto piloto para manejo del daño por cotorras”, en el partido de Punta Indio (provincia de Buenos Aires). En reuniones con las personas involucradas, se proporcionó información sobre la biología de estas aves, basada en una considerable cantidad de trabajos científicos y tesis doctorales realizados principalmente en la UNLP y Universidad Nacional de Córdoba (UNC). También se discutieron métodos alternativos al control letal, aportados por Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) y recomendaciones de expertos de la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO) que visitaron Argentina y Uruguay durante la década del noventa. Este plan consensuado incluía cuatro lineamientos: 1. Diagnóstico; 2. Plan de manejo; 3. Monitoreo; y 4. Comunicación. Lamentablemente, el plan piloto fue implementado en forma parcial hasta la etapa Diagnóstico (Aramburú *et al.*, 2014).

Actualmente, existen quejas periódicas de los productores acerca de daños por cotorras. El control letal por envenenamiento de nidos se lleva a cabo desde los años '60, pero las poblaciones de cotorras han ampliado su distribución, ocupando la totalidad de la región pampeana en un lapso apenas superior a un siglo (Bucher y Aramburú, 2014). La evaluación del daño real y/o aparente que es de capital importancia en el balance costo-beneficio, sigue sin llevarse a cabo, a excepción de algunos ensayos realizados por INTA Paraná (provincial de Entre Ríos).

A fin de contribuir a una agricultura más sustentable, se considera perentorio explorar enfoques de manejo estratégico, desarrollando investigaciones multidisciplinarias tendientes a identificar

claramente los conflictos, cuantificar la magnitud de los daños, aplicar alternativas de manejo adecuadas a cada situación y, finalmente, evaluar objetivamente los resultados, en términos de costo–beneficio (Canavelli *et al.*, 2012). La información bio-ecológica básica sobre esta especie está disponible.

Manejo para recuperación de poblaciones

Recuperación de la Ranita del Valcheta, una especie críticamente amenazada

Figura 9.5

Ranita del Valcheta Pleurodema somuncurens (Gentileza Federico Kacoliris)



La Ranita del Valcheta, *Pleurodema somuncurens* (Fig. 9.5) es una especie microendémica de las cabeceras del arroyo Valcheta, en la Meseta de Somuncurá, provincia de Río Negro. Las características termales del arroyo donde habita la Ranita han sido claves para promover la especiación de esta rana casi totalmente acuática, así como de otro vertebrado prioritario, la Mojarra Desnuda, y varias especies de invertebrados acuáticos. Sin embargo, hoy en día, la metapoblación original de esta rana se encuentra restringida a apenas un puñado de subpoblaciones aisladas acorraladas en las vertientes termales del arroyo, debido al avance de las truchas invasoras (ver caso de Control). Estas vertientes se encuentran separadas del cuerpo del arroyo por saltos de agua que actúan a modo de barreras para las truchas. Pero aún en estos relictos de

hábitat donde se esperaría que las últimas subpoblaciones de esta especie puedan medrar, las mismas están declinando por el impacto del ganado sobre la vegetación nativa, que sirve de refugio y hábitat reproductivo para esta rana.

Por todo esto, la Ranita del Valcheta se encuentra catalogada como En Peligro en la Lista Roja Nacional (Basso *et al.*, 2012) y como Críticamente Amenazada en la Lista Roja de la IUCN (2016). En el año 2012, la Fundación Somuncurá inició un plan de conservación con el objetivo de recuperar las poblaciones silvestres de la Ranita del Valcheta hasta lograr la viabilidad a largo plazo de la especie. En términos ecológicos y de manejo, esto implica restablecer la dinámica metapoblacional de la especie, la viabilidad de las subpoblaciones, su conectividad a través de corredores de hábitat en buen estado (sin especies invasoras) y el restablecimiento del reclutamiento natural mediante la creación de santuarios reproductivos libres de amenazas. A nivel social, político y económico, esto implica lograr que los principales responsables locales, es decir, la comunidad local, así como los gestores regionales, se vean involucrados en la conservación de esta especie a partir de beneficios concretos (por ejemplo, retornos económicos a partir del eco-turismo).

La primera etapa se basó en una reevaluación del estado de conservación, que incluyó el desarrollo de estudios poblacionales y de historia natural de esta rana (Velasco, 2018). La segunda etapa, y siguiendo los lineamientos básicos en relación al círculo de la conservación (evaluación, planificación, acción), tuvo que ver con el desarrollo de una estrategia integral de manejo. Para esto aplicamos la metodología del Marco Lógico de Trabajo o Teoría del Cambio, en un contexto de trabajo multidisciplinario e interinstitucional. Esta metodología se basa en identificar problemas asociados a la conservación de esta especie. Luego se establecen las relaciones de causa/consecuencia entre estos problemas y se obtiene un árbol de problemas. El paso siguiente es el de ofrecer una solución a cada problema, lo cual se convierte en un objetivo concreto para abordar tal problemática, resultando en un árbol de objetivos. Esta información quedó resumida en un Plan de Acción para la conservación de la Ranita del Valcheta (Kacoliris *et al.*, 2018) que luego sirvió como protocolo de trabajo para emprender el manejo efectivo de la especie.

El manejo se encuentra actualmente en una etapa intermedia de desarrollo e incluye manejo *in situ* y *ex situ*. El manejo *in situ* apunta a restaurar hábitats naturales mediante cercados para el ganado (Arellano *et al.*, 2017) y remoción de truchas (Kacoliris *et al.*, 2018). Como resultado de estas acciones, en la actualidad se ha logrado proteger unos diez hábitats reproductivos, los cuales se han conformado como santuarios para esta especie. A través del manejo de truchas se han limpiado 2 km de arroyo, que actualmente pueden cumplir su función de corredor biológico. Sin embargo, el manejo *in situ* demorará un tiempo demasiado extenso como para permitir la recuperación natural de la especie. Para abordar esta situación, se creó un centro de rescate y cría *ex situ* de la especie en el predio de la FCNyM, UNLP (Programa *Cururú*, para conservación y rescate de anfibios argentinos amenazados). En el centro de rescate se producen individuos que luego son utilizados para llevar adelante un programa de reintroducción de esta especie. Este programa tiene como meta restablecer subpoblaciones extintas y fortalecer, por suplementación de individuos, a aquellas subpoblaciones de pequeño tamaño (es decir, aquellas por

debajo del mínimo tamaño poblacional viable). Hasta el momento se ha logrado el restablecimiento de una subpoblación extinta en un hábitat restaurado a partir de individuos criados *ex situ* (Martínez-Aguirre *et al.*, 2019).

Conservación del Sapito de las sierras en relictos de pastizal bonaerenses

Figura 9.6

Sapito de las Sierras Melanophryniscus nigricans (Gentileza Gabriela Soler)



El Sapito de las Sierras, *Melanophryniscus nigricans* (Fig. 9.6), es un pequeño anfibio que presenta una distribución acotada en la provincia de Buenos Aires (Martínez Aguirre *et al.* 2021). Además, es una especie elusiva a la que solo es posible detectar unos pocos días en el año (i.e., cuando se producen los eventos reproductivos). La población del Sapito de las Sierras conocida es pequeña y fragmentada por lo que se encuentra entre las especies de anfibios más amenazadas de nuestro país. Uno de los dos sitios ocupados por el Sapito de las Sierras está formado por un puñado de relictos de pastizal serrano del Sistema de Tandilia. A las amenazas y los problemas de conservación del hábitat del sapito, se le suman otras amenazas como depredadores introducidos y la presencia de chytridiomicosis, un hongo que es una amenaza global para los anfibios (Cortelezzi *et al.* 2015).

Con el apoyo del CONICET, el programa Scouts de la Ciencia, la Universidad Nacional del Centro de la provincia de Buenos Aires (UNCPBA) y la UNLP se comenzó a organizar un plan de conservación para el Sapito de las Sierras. En una primera etapa se realizaron muestreos a campo para identificar sus requerimientos de hábitat y las principales amenazas que sufre la

especie. Durante la primavera y el verano, se relevaron los relictos de pastizal en los alrededores de la ciudad de Tandil y se identificaron todos los sitios potenciales para la reproducción de anfibios en cada relicto explorado. Sumado a esto, se colectó información para estimar las principales variables que afectan la presencia de esta especie en los distintos sitios de muestreo. Además, se tomaron muestras para evaluar la presencia de hongos y se observó el comportamiento y abundancia de depredadores. En base a los registros de campo se logró estimar un tamaño mínimo poblacional. En una segunda etapa se coordinaron acciones de conservación para poner al resguardo aquellos individuos amenazados por la construcción de viviendas en las sierras y para preservar sitios de reproducción de esta especie. Se rescataron individuos amenazados por destrucción de su hábitat llevándolos a sitios seguros o criando individuos *ex situ* para su futura reintroducción.

Finalmente, se está construyendo un espacio educativo sustentable y recinto para la conservación de anfibios autóctonos. Este proyecto forma parte de un conjunto de proyectos a nivel global que son promocionados por la iniciativa *El Arca de los Anfibios (The Amphibian Ark)*. El arca de los anfibios busca recuperar especies amenazadas de extinción, promoviendo el funcionamiento de estaciones de cría en cautiverio que permitan la reproducción de individuos para facilitar la recuperación de las poblaciones de anfibios. Para llevar adelante este proyecto, se ha acondicionado un espacio dentro del Campus Universitario de la UNCPBA, en Tandil. Este espacio es una excelente oportunidad para promover el encuentro e intercambio de saberes entre distintos representantes (universidad, vecinos, escuelas, etc.), con el objetivo de impulsar procesos educativos orientados a generar conciencia ambiental.

Comentarios finales

Si bien la idea de manejo de fauna surge asociada a la regulación y el aprovechamiento de especies de interés para la sociedad, hoy día se relaciona mayormente con la conservación de la biodiversidad. La pérdida de biodiversidad es un evento complejo que puede entenderse como consecuencia de una serie de problemas asociados. A continuación, se resumen algunos de los principales problemas que enfrenta la conservación de poblaciones.

Acelerada extinción de especies

Uno de los grandes problemas ambientales queda claramente expresado en la acelerada tasa de extinción de especies, que en el caso de vertebrados representa alrededor de dos especies por año (Ceballos *et al.*, 2017). Argentina no está exenta de esta crisis global. De aproximadamente 2500 especies nativas evaluadas en la Lista Roja de la IUCN, un total de 228 (casi un 10%) se encuentra catalogada con alguna categoría de amenaza. Entre estas, al menos 41 especies, presentan categoría de Críticamente Amenazadas. Esta categoría implica que, si no se

toman acciones concretas para cambiar la situación actual, sus poblaciones podrían extinguirse en el corto o mediano plazo. Si bien diferentes grupos de trabajo están llevando acciones concretas para salvar algunas de estas poblaciones (ver ejemplos en casos de estudio), los esfuerzos son aún insuficientes para garantizar la protección efectiva de la mayoría de las poblaciones amenazadas, así como de sus hábitats.

Falta de financiamiento de programas de conservación a nivel nacional

Si bien las causas asociadas a la declinación de especies, así como las acciones necesarias para conservarlas son conocidas, los esfuerzos orientados a recuperar sus poblaciones son aún escasos. Esos esfuerzos requieren de acciones de manejo concretas mantenidas por períodos largos de tiempo, lo que implica de por sí una dificultad para lograr programas de conservación de especies efectivos. En Argentina, así como en muchos países de Latinoamérica, se suma la dificultad de conseguir fuentes de financiamiento continuadas que permitan mantener programas de conservación a largo plazo. Si bien instituciones nacionales como el CONICET y muchas universidades brindan los recursos necesarios para llevar adelante investigaciones de gran utilidad como base para el manejo, la aplicación del conocimiento generado suele quedar muchas veces obsoleta. Esto se debe a la falta de financiamiento para llevar adelante acciones de manejo identificadas en estudios científicos. Los programas de manejo para la conservación de especies en Argentina suelen depender de fuentes externas de financiamiento, que generalmente brindan apoyo por períodos cortos de tiempo (1 a 2 años), lo cual dificulta muchas veces la continuidad de acciones eficientes. En este marco resulta fundamental un impulso en el financiamiento “verde”. Necesitamos gastar mucho más en la protección de la biodiversidad en las próximas décadas si queremos lograr casos exitosos de conservación.

Falta de control de especies invasoras

Uno de los puntos críticos al momento de diseñar programas de conservación es la falta de control de las especies invasoras que continuamente son introducciones humanas involuntarias o voluntarias para diferentes fines. La introducción de especies invasoras es la segunda mayor amenaza a la biodiversidad, después de la pérdida de hábitat, produciendo además importantes afecciones sobre la salud pública y la economía. Lamentablemente el control de especies invasoras suele ser muy costoso y, en la mayoría de los casos, la erradicación suele ser muy poco probable en términos técnicos y logísticos. A las dificultades técnicas se suman las controversias sociales, en aquellos casos donde estas especies representan un recurso económico local y/o regional (ej. caso de las truchas asociadas al turismo de pesca nacional e internacional). Sumado a esto, existen diferentes esfuerzos independientes (investigadores, conservacionistas y ONGs) que buscan abordar el problema de las especies invasoras. A pesar de esto, con excepción de

contados casos de proyectos parcialmente exitosos, el control y la erradicación de especies invasoras continúa siendo uno de los principales problemas ambientales de Argentina.

Falta de áreas protegidas

Los parques nacionales y otras áreas protegidas cubren el 15% de la tierra y el 10% de las aguas territoriales (ONU 2021), lo cual es ampliamente reconocido como insuficiente. Argentina cuenta con 554 áreas protegidas que cubren el 16,2 % del territorio nacional continental y el 7,11 % de la superficie marina del país (SIFAP, 2023). Este dato resulta alentador si lo contrastamos con las metas establecidas en la Estrategia Nacional sobre la Biodiversidad - Plan de Acción 2016 - 2020, que planteaba: *“Alcanzar el 13 % de superficie mínima protegida del territorio nacional; el 4 % de cobertura de protección de zonas marinas y costeras de los espacios marítimos argentinos, y aumentar un 20 % la superficie de protección actual de los humedales son algunos de los desafíos que se pretenden abordar”*. Sin embargo, estas cifras son aún insuficientes para garantizar la conservación efectiva de gran parte de la biodiversidad. Es así que diversas organizaciones nacionales e internacionales se plantearon el desafío de ampliar esta meta, con el programa conocido como 30X30, el cual busca proteger al menos el 30% de la tierra y el océano del planeta para 2030. Argentina está aún muy lejos de estos valores. Sin embargo, los espacios “verdes” a escala nacional, en relativamente buen estado de conservación son aún suficientes para permitir la concreción de esta meta. Será responsabilidad de políticos, investigadores y conservacionistas, entre otros, garantizar el cumplimiento de esta ambiciosa meta para el año 2030.

Cambio climático global

Las proyecciones indican que en las próximas décadas el cambio climático se profundizará en todas las regiones del mundo. Según el informe del IPCC (2021), con un calentamiento global de 1,5 °C, se producirá un aumento de las olas de calor, se alargarán las estaciones cálidas y se acortarán las estaciones frías; mientras que con un calentamiento global de 2 °C los episodios de calor extremo alcanzarán con mayor frecuencia umbrales de tolerancia críticos para la agricultura y la salud (Ver Box 9.3. *Biodiversidad, manejo y SARS-CoV-2* para mayor información). Al aumentar el calentamiento también se producirán cambios en la humedad y la sequedad, los vientos, la nieve y el hielo, las zonas costeras y los océanos.

Box 9.3 Biodiversidad, manejo y SARS-CoV-2

El último informe del Panel Intergubernamental de Expertos sobre Cambio Climático (IPCC) volvió a mostrar que el desequilibrio climático global es muy severo (IPCC 2021). Los científicos sostienen que se está ignorando la causa fundamental de las pandemias: la destrucción de la naturaleza. La tala de bosques y la caza hacen que los animales y los microorganismos que albergan entren en contacto cada vez más con las personas y el ganado. El SARS-CoV-2, agente etiológico de la actual pandemia de COVID-19, parece tener un origen animal y habría atravesado la barrera entre especies llegando a las personas mediante un salto zoonótico. Hasta la fecha, no hay evidencia epidemiológica de transmisión directa o indirecta del SARS-CoV-2 de murciélagos a personas, y el origen y los hospedadores intermedios del SARS-CoV-2 aún no han sido identificados. El SARS-CoV-2 es capaz de infectar una amplia gama de hospedadores animales: el primer animal silvestre nativo en libertad confirmado es el visón (Neovison vison). Varios estudios han alertado sobre las consecuencias de la eventual transmisión del virus a la fauna silvestre (Mincyt 2021).

En mayo de 2021 se creó el grupo de expertos "Una sola salud" (One Health), que reconoce los vínculos entre la salud de las personas, los animales y el medio ambiente. El panel asesora a diversas instituciones internacionales en la elaboración de un plan mundial a largo plazo para evitar brotes de enfermedades (WHO, 2021). En el contexto dinámico de la pandemia de COVID-19, las recomendaciones para el trabajo con fauna se basan en el "principio de precaución", orientando las acciones en principios básicos de bioseguridad e higiene. El "Principio de las tres R" establece los estándares éticos para trabajar con animales y está enfocado en Reducir- Reemplazar- Refinar (Mincyt 2021).

Llegamos a los límites naturales y ecológicos del planeta y en consecuencia la actual relación capital- naturaleza es insostenible. Según Svampa y Viale (2020), "...el rumbo es claro: un pacto ecosocial y económico que articule justicia social con justicia ambiental y conduzca a una transición energética, productiva, alimentaria y urbana..."

El cambio climático está afectando el ciclo hidrológico, los patrones de precipitación y el aumento continuo del nivel del mar, lo que produce mayor erosión costera e inundaciones más frecuentes y graves en las zonas bajas, el deshielo del permafrost, la pérdida de la capa de nieve estacional, el derretimiento de los glaciares y los mantos de hielo, la pérdida del hielo marino del Ártico en verano, el calentamiento y la acidificación del océano, entre otros (ICPP, 2021), procesos que de continuar pondrán también bajo amenaza los medios de subsistencia y la seguridad alimentaria (ICCP, 2022).

Para finalizar, la crisis climática es una de las mayores amenazas que se ciernen sobre el manejo de las poblaciones. Sus efectos podrían significar que poblaciones desaparezcan de los lugares donde alguna vez prosperaron, o que algunas especies se lleguen a extinguir completamente (ONU, 2021). El clima y la biodiversidad deben abordarse en conjunto: si avanzamos en los procesos que modifican el clima, no se podrá frenar la pérdida de biodiversidad.

Referencias

- Aramburú R. M. (1998). La cotorra (*Myiopsitta monachus*) en la provincia de Buenos Aires. En: Rodríguez E. y Zaccagnini M.E. (eds). *Manual de capacitación sobre manejo integrado de aves perjudiciales a la agricultura*. (50–52). Food and Agriculture Organization, Montevideo.
- Aramburú R. M., Canavelli S., Tito G. (2014). Experiencia sobre una propuesta de manejo integrado del daño por cotorra (*Myiopsitta monachus*) en Punta Indio, Buenos Aires. *Revista Experiencias en Extensión*: 1- 14.
- Arellano M.L., Velasco M.A., Quiroga S., Kass N., Kass C., Kacoliris F.P. (2017). Livestock management and dam removal allowed the recovery of an aquatic habitat for endangered frog and fish species in Argentinian Patagonia. *Conservation Evidence* 14: 67–67.

- Bailey, J. A. (1984). *Principles of wildlife management*. New York: Wiley.
- Baillie, J. E. M., Hilton-Taylor, C., Stuart, S. N. (2004). *IUCN Red List of Threatened Species. A Global Species Assessment*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. Recuperado de http://www.iucn.org/themes/ssc/red_list_2004/GSAexecsumm_EN.htm.
- Banchs R., Moschione F. (2006). Proyecto Elé. Para la conservación y el aprovechamiento sustentable del loro hablador (*Amazona aestiva*) en la Argentina. En: Bolkovic M.L., y Ramadori D. (eds.) *Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable*. Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires. 168 pp.
- Basso N. G., Úbeda C. A., Martinazzo L. B. (2012). *Somuncuria somuncurensis* (Ceí, 1969). Rana de Somuncurá/Rana del Valcheta. Ficha de los Taxones. Anfibios. *Cuadernos de Herpetología* 26 (1): 203.
- Beebee TJC, Griffiths RA. (2005). The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? *Biol. Conserv.* 125: 271-285
- Bucher E.H., (1992) Neotropical parrots as agricultural pests. En Beissinger S.R., Snyder N. F. (eds) *New world parrots in crisis. Solutions from conservation biology*. Pp. 201–219. Smithsonian Institution Press, Washington DC
- Bucher E.H., Aramburú RM. (2014). Land use changes and monk parakeet expansion in the Pampas grasslands of Argentina. *J Biogeog.* 41 (6): 1160-70. Recuperado de: <http://natura-lis.fcnym.unlp.edu.ar/id/2014022401283>
- Cajal, J. (1985). Un recurso amenazado. *Vida Silvestre* 4 (14): 36-39.
- Canavelli S.B., Aramburú R.M., Zaccagnini M.E. (2012). Aspectos a considerar para disminuir los conflictos originados por los daños de la cotorra (*Myiopsitta monachus*) en cultivos agrícolas. *Hornero*. 27 (1): 89-101. Recuperado de: <http://www.scielo.org.ar/pdf/hornero/v27n1/v27n1a09.pdf>
- Carroll S.P., Fox C.W. (2008). *Conservation Biology: Evolution in Action*. Oxford University Press. 392 pp.
- Ceballos G., Ehrlich P.R., Dirzo R. (2017). Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *PNAS*. Recuperado de: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1704949114
- Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (2023). Recuperado de: <https://cites.org/esp/app/appendices.php>
- Cortezzi, A., Berkunsky, I., Simoy M.V., Cepeda, R., Marinelli, C.B., Kacoliris, F. (2015). Are breeding sites a limiting factor for the Tandilean red-belly toad (Bufonidae) in pampean highland grasslands? *Neotropical Biology and Conservation*, 10 (3):182-186. doi: 10.4013/nbc.2015.103.09.
- Cuello M.E., Perotti M.G., Iglesias G.J. (2009). Dramatic decline and range contraction of the endangered patagonian frog, *Atelognathus patagonicus* (Anura, Leptodactylidae). *Oryx*, 43: 443-446.
- Gardner, T., (2001). Declining amphibian populations: a global phenomenon in conservation biology. *Animal Biodiversity and Conservation*, 242: 25–44.

- Giles, R.H. (1978). *Wildlife Management*. San Francisco: H. Freeman Company.
- Goldfeder, S. (1991). Exportaciones de Psitaciformes de la República Argentina (período 1985-1989). Informe Técnico. Dirección Nacional de Fauna y Flora Silvestres.
- Gruss, J. X., Waller T. (1988). *Diagnóstico y recomendaciones sobre la administración de recursos silvestres en Argentina: la década reciente (un análisis sobre la administración de la fauna silvestre)*. WWF, TRAFFIC Sudamérica y CITES, Bs. As., 113 pp.
- Hanski, I. (1999). Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* 87: 209-219.
- Hernández-Silva, D. A., Pulido Silva, M. T., Zuria, I., Gallina Tessaro, S. A., Sánchez Rojas, G. (2018). El manejo como herramienta para la conservación y aprovechamiento de la fauna silvestre: acceso a la sustentabilidad en México. *Acta Universitaria*, 28(4), 31-41. doi: 10.15174/au.2018.2171
- IPCC (2021). El cambio climático es generalizado, rápido y se está intensificando. Comunicado de prensa del IPCC, 9 de agosto de 2021. Recuperado de: https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2021/08/IPCC_WGI-AR6-Press-Release-Final_es.pdf
- IPCC (2022). Fact sheet - Sixth assessment report. Biodiversity Intergovernmental Panel on Climate Change, Working group II. Impacts, adaptation and vulnerability. Recuperado de: https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg2/downloads/outreach/IPCC_AR6_WGII_FactSheet_Biodiversity.pdf
- IUCN (2022). Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza <https://www.iucnredlist.org/es>
- Kacoliris F.P., Velasco M. A., Arellano, M. L., Martínez-Aguirre, T., Zarini, O., Calvo, R., Berkunsky, I. & Williams, J. D. (2018). Plan de Acción para la conservación de la Ranita del Valcheta, *Pleurodema somuncurensis*. La Plata: Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- Leopold, A. (1986). *Game management*. New York: University of Wisconsin Press.
- Mandujano Rodríguez, S. (2011). *Ecología de poblaciones aplicada al manejo de fauna silvestre: cuatro conceptos (N, λ , MSY, Pe)*. Instituto Literario de Veracruz S. C. México. 102 pp.
- Martínez-Aguirre, T., Calvo, R., Velasco, M. A., Arellano, M. L. & Kacoliris, F. P. (2019). Re-establishment of an extinct local population of the Valcheta Frog (*Pleurodema somuncurensis*) in a restored habitat at Patagonia, Argentina. *Conservation Evidence* 16: 48-50.
- Martínez Aguirre, T., Dopazo, J., Cortelezzi, A., Arellano, M.L., Trofino-Falasco, C., Simoy, M.V., Berkunsky, I. (2021). Two new species of the genus *Melanophryniscus* (Amphibia: Anura: Bufonidae) from Pampa grasslands of Argentina. *Russian Journal of Herpetology* 28: 108-116.
- Micucci, P., Waller T., E. Alvarenga. (2006). Programa Curiyú para la conservación y aprovechamiento sustentable de la boa curiyú (*Eunectes notaeus*) en la Argentina. Etapa experimental piloto 2002-2004, Formosa. En Bolkovic, M. L. y D. Ramadori (eds.). *Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable*. Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires. 168 págs.
- MINCYT (2021). Covid-19. Manejo de fauna silvestre. Lineamientos para investigación científica,

- comercialización, translocación, reintroducción, liberación, rescate y operativos de decomisos. Recomendaciones. Recuperado de: https://www.argentina.gob.ar/sites/default/files/202103_fauna_silvestre_covid-19.pdf
- Moschione, F., R. Banchs. (1992). Un análisis de la situación poblacional y comercialización del Loro hablador (*Amazona aestiva xanthopteryx*) en la República Argentina. Informe final del Proyecto *Amazona aestiva* (1990-92). 68 pp.
- Ojasti, J., Dallmeier, F. (2000). *Manejo de fauna silvestre Neotropical*. Washington D.C: Smithsonian Institution/Monitoring & Assessment of Biodiversity Program.
- ONU (2021). Conferencia sobre Biodiversidad (COP15) Recuperado de: <https://www.unep.org/es/events/conferencia/conferencia-de-la-onu-sobre-biodiversidad-cop15>
- Peris S., Aramburú R. (1995) Reproductive phenology and breeding success of the Monk Parakeet (*Myiopsitta monachus monachus*) in Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 30:115–11
- Primack R., Rozzi R., Feisinger P., Dirzo R., Massardo F. (2001). *Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica.
- Quiroga S., Kacolis F. P., Garcia I., Povedano H., Velasco M. A., Zalba S. M. (2017). Invasive rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* preying on the endangered naked characin *Gymnocharacinus bergii* at its thermal limits. *Journal of Fish Biology*. doi:10.1111/jfb.13478
- Rabinovich, A. (1980). *Introducción a la ecología de poblaciones de animales*. No 20. Primera edición. Editorial Continental S. A. México. 330 p.
- Ramadori, D. (2006). Uso sustentable de fauna silvestre Una herramienta para la conservación En: Bolkovic María Luisa y Daniel Ramadori (eds.) *Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina Programas de uso sustentable*. Recuperado de: <https://www.researchgate.net/publication/237665539>
- Santini F., Angulo A. (2001). Assessing conservation priorities through the development of biodiversity indicators. *Rivista di Biologia/Biology*. 94: 259-276.
- SIFAP (2023). Sistema Federal de Áreas Protegidas. Ministerio de Ambiente y Desarrollo sostenible, Argentina. Recuperado de: <https://sifap.gob.ar/areas-protegidas>
- Svampa M., Viale, E. 2020. *El colapso ecológico ya llegó. Una brújula para salir del (mal) desarrollo* Siglo Veintiuno Editores. 294 páginas.
- Velasco M. A. (2018). Dinámica Poblacional y Conservación de la Ranita del Valcheta, *Pleurodema somuncurensis* (Ceí, 1969), Patagonia, Argentina. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 141 pp.
- Velasco M. A., Berkunsky I., Simoy V., Quiroga S., Bucciarelli G., Kats L., Kacolis, F. P. (2018). The effect of exotic rainbow trout on the occupancy of two native amphibians from the Valcheta Stream (Patagonia, Argentina). *Hydrobiologia*, 817: 447-455.
- WHO (2021). Alocución de apertura del Director General de la OMS en la Primera Reunión Virtual del Grupo de Expertos de Alto Nivel con arreglo al enfoque de «Una sola salud»

celebrada el 17 de mayo de 2021 Recuperado de: <https://www.who.int/es/director-general/speeches/detail/who-director-general-s-remarks-at-the-1st-virtual-meeting-of-the-one-health-high-level-expert-panel-17-may-2021>

Wright T. F., Toft A. T., Enkerlin-Hoeflich E. J., Gonzalez-Elizondo E. M., Albornoz M. (2001). Nest poaching in neotropical parrots. *Conservation Biology* 15:710-720.

Los autores

Coordinadores

Rumi, Alejandra

Dra. Ciencias Naturales (mención especial. 1986), Lic. Zoología, Fac. Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Univ. Nacional de La Plata (UNLP). Cát. Ecología de Poblaciones (1991-2023), Prof. Titular FCNyM (2021-2023). Vicedecana y Decana FCNyM (2007-2014). Desde: Div. Zool. Invertebrados-MLP: Docente Invest.: I (2019-2023). Invest. CONICET (desde 1988): Independiente. Especialidad: 1.- Conservación: Moluscos continentales (1º aporte integral - RUMI, A. et al. 2008). 2.- Especies de interés sanitario (RUMI, A. et al. (2017)). 3.- Exóticas y plagas (RUMI, A. et al. 2010). *Theba pisana* (Müller, 1774) in Argentina, entre otras especies. 110 en investigación, docencia y extensión. Más de 20 PI y Pext.; 12 Tesis y 18 becarios dirigidos. Premios: Dir. Gral. Cultura y Educación Libro: ·ES2. Ciencias Naturales (2007) y a la Trayectoria, H.C. Senadores, Bs. As. (2013). 1º Pres. y Fundadora ASAM.

Rodriguez Capítulo, Alberto

Doctor en Ciencias Naturales, Licenciado en Ecología. Investigador Principal CONICET y Docente Investigador Universidad Nacional de Plata (UNLP) Categoría I. Profesor Titular de la Cátedra de Ecología de Poblaciones, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM) UNLP. Director del Instituto de Limnología -Dr. Raúl A. Ringuelet- ILPLA (UNLP-CONICET, 1998-2015). Responsable Laboratorio de bentos del ILPLA. Presidente Asociación Argentina de Limnología (2017-2021). Jefe Consejo Cons. Departamental Ecología y Claustro Profesores FCNyM (2018-21). Miembro Comité Editorial Revista Limnética (España) y Biología Acuática (UNLP). Investigación centrada en ecología del zoobentos de sistemas lóticos pampeanos y Río de la Plata; estudia respuestas funcionales de poblaciones de macroinvertebrados y su uso en biomonitoreo de calidad del hábitat, agua de ríos y arroyos de llanura y transfiere resultados al sector productivo vinculado a gestión ambiental.

Autores

Aramburú, Rosana Mariel

Doctora en Ciencias Naturales y Licenciada en Biología (orientación Zoología) Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM) Universidad Nacional de la Plata (UNLP), Diplomada en Comunicación Pública de la Ciencia, Universidad Nacional del Centro Provincia de Buenos Aires

(UNCPBA) y Diplomada en Ciencia, Arte, Tecnología y Educación Superior, Universidad Nacional de Quilmes (UNQ, Colaboratorio Universitario del Sur). Docente-investigadora cat. III y profesora adjunta de la Cátedra de Ecología de Poblaciones FCNyM. Su área de investigación es la ecología de aves, principalmente loros y golondrinas y la interfaz huésped-parásito, vinculada a insectos de hábitos ectoparasitarios. Más recientemente, en comunicación pública de las ciencias y promoción de la cultura científica.

Cingolani, María Fernanda

Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM-UNLP). Docente Universitario Autorizado (Especialización) UNLP. Licenciada en Biología, Orientación Ecología FCNyM-UNLP. Cátedra (grado): Ecología de Poblaciones, Ayudante Diplomado, FCNyM-UNLP. Cátedra (posgrado): Bioecología de plagas I, Docente Colaborador, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (FCyF-UNLP). Investigador Adjunto CONICET en Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE) (CONICET-UNLP-Asoc.CICBA). Docente-Investigadora categoría III. Publicaciones: Biological control of invasive stink bugs: global state and future prospects (2020). Preimaginal developmental time of two egg parasitoids and their host searching efficiency (2020). Foraging behavior of two egg parasitoids exploiting chemical cues from the stink bug *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae) (2019).

Cortelezzi, Agustina

Licenciada en Ciencias Biológicas con Orientación en Ecología y Doctora en Ciencias Naturales por la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Desde el año 2004 es docente de la Cátedra de Ecología de Poblaciones de la FCNyM y actualmente se desempeña como jefa de Trabajos Prácticos en la misma. Es investigadora Adjunta del CONICET en el Instituto Multidisciplinario sobre Ecosistemas y Desarrollo Sustentable (ECOSISTEMAS), Facultad Ciencias Exactas, Universidad Nacional del Centro del Prov. Bs. As. (UNICEN). Su experticia como investigadora comprende la conservación de ecosistemas pampeanos, específicamente de sistemas lóticos y pastizales serranos, a partir del uso de bioindicadores (para definir el estado ecológico de ecosistemas acuáticos) o de especies bandera (para la conservación del hábitat serrano). Además, realiza estudios sobre contaminantes emergentes en arroyos de cuencas rurales (plaguicidas) y urbanas (compuestos farmacéuticos) y su efecto sobre la calidad del agua y su impacto social. En dichas temáticas, forma estudiantes de grado y posgrado e investigadores. Dirigió y dirige diversos proyectos de investigación y de extensión y ha publicado numerosos trabajos científicos y de divulgación.

Greco, Nancy

Datos personales Doctora en Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM, UNLP). Licenciada en Biología orientación Zoología (FCNyM, UNLP). Profesora titular de Ecología de poblaciones y profesora adjunta de Control biológico (FCNyM, UNLP). Profesora

en las Maestrías: Entomología (UNT), Producción vegetal (FAUBA), y Protección vegetal (FCAyF, UNLP). Docente Investigadora UNLP Categoría I. Investigadora Independiente asociada a la CICBA, en el Grupo de Ecología de Plagas y Control Biológico del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE, CONICET, UNLP-asociado a CICBA). Área de investigación: ecología poblacional de plagas y sus enemigos naturales, control biológico. Publicaciones seleccionadas: 1) Greco et al. 2020. *Biological Control in Argentina*. 2) Rocca et al. 2021. *Effect of spatiotemporal association and trophic interactions between aphidophagous coccinellids towards aphid control*. 3) Rizzo et al. 2022. *Spatial and temporal cooccurrence among Neotropical native coccinellids and the exotic *Harmonia axyridis**. Directora de proyectos de investigación, becarios y tesis de CONICET y CICBA.

Kacoliris, Federico

Doctor en Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP). Licenciado en Biología Orientación Zoológica (FCNyM-UNLP). Investigador independiente del CONICET y ayudante ordinario de la cátedra Ecología de Poblaciones (FCNyM-UNLP). Trabaja en biología de la conservación con foco en especies nativas y amenazadas. Las investigaciones abordan diferentes temáticas asociadas con la autoecología, la dinámica y la viabilidad poblacional de estas especies, efecto de amenazas y efectividad de acciones de conservación. Paralelamente forma parte del Programa Cururú de anfibios amenazados de Argentina, con sede en la Sección Herpetología del Museo de La Plata e integra la comisión directiva de la Fundación Somuncurá. A través de estos equipos de trabajo lidera y participa en proyectos de manejo y conservación de algunos de los vertebrados más amenazados del país.

Spaccesi, Fernando

Doctor en Ciencias Naturales y Licenciado en Biología (orientación Ecología) de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Ayudante de Primera (DS) en la Cátedra de Ecología de Poblaciones (FCNyM-UNLP). Profesional Principal del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) con lugar de trabajo en el Instituto de Limnología “Dr. Raúl A. Ringuelet” (ILPLA). Publicaciones: “Benthic invertebrate assemblage in Samborombón River (Argentina, S. America), a brackish plain river”, (*Aquatic Ecology*, 2009). “Abundance, recruitment and shell growth of the exotic mussel, *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata, Argentina”, (*Zoological Studies*, 2013). “Stream zoobenthos under extreme conditions in the High Andean Plateau of Argentina (South America)”, (*Journal of Arid Environments*, 2014). Integrante en proyectos de investigación en ecología de comunidades bentónicas, especies invasoras y bioensayos con invertebrados pampásicos, junto con actividades de extensión y formación de recursos humanos.

Rumi, Alejandra

Ecología de poblaciones : leyes, herramientas y aplicaciones / Alejandra Rumi ; Alberto Rodrigues Capítulo ; Nancy Greco ; Coordinación general de Alejandra Rumi ; Alberto Rodrigues Capítulo ; Prólogo de Juan A. Schnack. - 1a ed. - La Plata : Universidad Nacional de La Plata ; La Plata : EDULP, 2024.

Libro digital, PDF - (Libros de cátedra)

Archivo Digital: descarga
ISBN 978-950-34-2467-4

1. Ecología. 2. Control de Plagas. I. Rumi, Alejandra, coord. II. Rodrigues Capítulo, Alberto, coord. III. Schnack, Juan A. , prolog. IV. Título.
CDD 577.07

Diseño de tapa: Dirección de Comunicación Visual de la UNLP

Universidad Nacional de La Plata – Editorial de la Universidad de La Plata
48 N.º 551-599 / La Plata B1900AMX / Buenos Aires, Argentina
+54 221 644 7150
edulp.editorial@gmail.com
www.editorial.unlp.edu.ar

Edulp integra la Red de Editoriales Universitarias Nacionales (REUN)

Primera edición, 2024
ISBN 978-950-34-2467-4
© 2024 - Edulp

n
naturales


Edulp
EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA