



## Bloque 5. METAPOBLACIONES Y CONSERVACIÓN DE ESPECIES (1 sesión)

### OBJETIVOS

- ✓ Comprender la importancia de los distintos parámetros poblacionales en la supervivencia de una población.
- ✓ Entender el concepto de metapoblación y el papel de la dispersión en la viabilidad de las metapoblaciones.
- ✓ Aproximación mediante modelización informática a la dinámica metapoblacional.
- ✓ Conocer la utilidad de la modelización como herramienta de conservación y gestión de poblaciones.

### INTRODUCCIÓN

#### El concepto de metapoblación

El concepto de metapoblación fue propuesto por R. Levins (1969) para referirse a una población fragmentada y discontinua en la que las subpoblaciones que ocupan los distintos fragmentos o parches de hábitat útil están vinculadas por eventos locales de extinción y colonización a través de emigración e inmigración. Cualquier población local está sujeta a una determinada probabilidad de extinción (tasa de extinción local) que depende de factores endógenos (tasa reproductiva, tamaño de la población, etc.) y exógenos (fenómenos meteorológicos, eventos catastróficos, etc.). Cuando una subpoblación desaparece, el parche que deja vacío queda disponible para ser recolonizado posteriormente. El modelo de metapoblación de Levins implica, pues, un dinamismo espacio-temporal en el que la fracción de parches de hábitat ocupados ( $P$ ) por una especie en un momento dado resulta del equilibrio dinámico entre la tasa de extinción ( $m$ ) de los parches ocupados y la tasa de recolonización ( $c$ ) de los parches vacíos:

$$dP/dt = cP(1-P) - mP$$

El modelo de Levins no considera, sin embargo, la variación en el tamaño de los parches, su localización espacial, ni la dinámica particular de cada subpoblación. Aunque la inclusión de estos fenómenos complica enormemente los modelos, es posible comprender algunas de sus implicaciones sin entrar en detalles matemáticos. Por ejemplo, la tasa de extinción de cada subpoblación puede variar en función del tamaño y calidad del parche de hábitat correspondiente. Así, en parches de alta calidad, el número de nacimientos excedería al de las muertes, de modo que esa subpoblación se convertiría en una subpoblación donadora de individuos o "fuente". Por su parte, en parches de baja calidad, morirían más individuos que los que nacen, de forma que estas subpoblaciones se comportarían como "sumideros". Este modelo de metapoblación se denomina "Fuente -Sumidero" (Pulliam, 1988) y parece ajustarse al comportamiento de muchas poblaciones reales de organismos. En el modelo Fuente-Sumidero, la supervivencia de la metapoblación no depende sólo del balance global entre extinción y colonización, si no también del equilibrio entre fuentes y sumideros, de modo que las poblaciones fuente pueden mantener uno o más sumideros en el contexto de la metapoblación.



## Aplicaciones

Como herramienta de gestión y conservación de poblaciones y especies, los modelos metapoblacionales son muy útiles ya que permiten abordar el estudio de cada subpoblación por separado, lo cual es importante porque muchas actividades antrópicas afectan de diferente manera a cada población local (Akçakaya *et al.* 1997). A continuación se describen algunas estrategias de conservación de especies en las que los modelos de metapoblación constituyen buenas herramientas de gestión:

### *Reintroducción, translocación y refuerzo*

Según la UICN la **reintroducción** es el traslado de un organismo a una fracción del territorio que constituye su hábitat y del que ha desaparecido, ya sea por causas naturales o antrópicas. El objetivo de la reintroducción es el establecimiento de una población viable y autosuficiente en un área que había sido previamente ocupada por la especie. Hay que distinguir reintroducción de **translocación**, que es el movimiento de individuos de una fracción del territorio a otra, sin que necesariamente haya tenido que desaparecer de ninguno de ellas (Akçakaya *et al.* 1997). El objetivo de la translocación es el **refuerzo** una población para que ésta sea viable, p.e. para evitar un *cuello de botella*.

El modelo de metapoblaciones permite planificar movimientos de individuos de unas localidades a otras maximizando la eficiencia del programa de reintroducción. Es interesante plantearse preguntas del tipo:

- ¿Qué es mejor, reintroducir 100 individuos en un solo parche o 50 en dos parches?
- ¿Cuántos individuos translocar o reintroducir para conseguir una población viable?
- ¿Entre qué dos poblaciones conviene translocar?

Las reintroducciones son estrategias arriesgadas. Hay varias razones por las que una reintroducción puede fracasar: (1) desconocimiento de la ecología de la especie; (2) degradación del hábitat original de la especie; (3) procedencia de los individuos reintroducidos (criados en cautividad o no); o (4) simplemente por falta de seguimiento de las poblaciones una vez hecha la reintroducción. El diseño del programa de reintroducción es también importante. Es necesario tener en cuenta factores como el número de individuos, la proporción de sexos, la composición por edades y la estructura social de los individuos reintroducidos.

Las translocaciones aumentan la tasa natural de dispersión de la población, influyendo en su éxito factores principalmente espaciales, como la distancia entre poblaciones.

### *Corredores ecológicos*

La dispersión entre poblaciones también puede favorecerse mediante el diseño de **corredores ecológicos**, que son franjas lineales de hábitat que conectan parches entre sí. Los corredores pueden aumentar la tasa de dispersión de algunas especies, pero también pueden actuar como barreras para otras e incluso servir como vectores de dispersión de elementos patógenos.



Cuando se diseña el corredor es importante conseguir que la especie no lo considere como un hábitat permanente, ya que el efecto borde en estas zonas es muy grande (Meffe *et al.* 1997).

### *Diseño de reservas*

En el diseño de reservas naturales el modelo de metapoblaciones puede ser de utilidad a la hora, por ejemplo, de seleccionar las localidades que son más propicias para la conservación de una especie determinada. Una pregunta controvertida que ha causado gran polémica en el diseño de reservas naturales hace referencia a la distribución del área a proteger. ¿Qué es mejor, conservar varias localidades pequeñas o una única localidad grande (Lo que se conoce en inglés por el acrónimo SLOSS: *Single large or several small*) Por un lado varias localidades pequeñas pueden disminuir el riesgo de extinción si la tasa de dispersión entre parches es bastante alta y el grado de correlación espacial de las localidades bajo (nivel de similitud en las fluctuaciones de diferentes subpoblaciones). Si las localidades están muy correlacionadas las fluctuaciones ambientales afectarán por igual a todas las poblaciones favoreciendo la extinción de la especie. Comparada con una población grande cada una de las localidades más pequeñas es más vulnerable a la estocasticidad ambiental.

Como se ve no existe una solución única a este dilema y la respuesta dependerá no sólo de la tasa de dispersión de la especie y del grado de correlación entre las localidades, sino también de otros aspectos como la capacidad de carga de los parches, la tasa de crecimiento de la población, tamaño y número de poblaciones, etc. El uso de modelos de metapoblaciones permite encontrar una solución óptima en casos concretos y evaluar diferentes opciones en el diseño de reservas naturales.

### *Fragmentación de hábitats*

Cuando un hábitat natural se fragmenta la población fragmentada ve incrementado su riesgo de extinción. Como resultado de la fragmentación el área total de hábitat disponible se reduce, el movimiento de individuos se restringe debido a la aparición de barreras, aumenta el efecto borde y no suele disminuir el grado de correlación entre localidades (Meffe *et al.* 1997).

En esta práctica se estudiará la dinámica y viabilidad de la metapoblación de un mamífero carnívoro en peligro de extinción, el lince ibérico (*Lynx pardinus*), cuyos últimos efectivos viven todavía en el sur de España (ver Anexo 5.1). Se utilizará para ello la modelización por ordenador mediante el módulo *Multiple Populations* del programa *RAMAS Ecolab*.

## **MATERIAL**

- Un PC con *Multiple Populations* de RAMAS Ecolab.
- Calculadora.
- Papel milimetrado.



## PROCEDIMIENTO

### Análisis de sensibilidad

Antes de modelizar la metapoblación con datos reales, conocidos gracias al estudio científico a largo plazo del lince ibérico, es importante conocer qué parámetros contribuyen más, o tienen una mayor influencia, sobre la supervivencia en el tiempo de una población "media" o hipotética. Más específicamente, se trata de hacer variar, sobre un número dado de generaciones, los valores de los parámetros poblacionales clave a lo largo de sus respectivos rangos posibles de variación y comprobar cómo responde la probabilidad de supervivencia de la población hipotética. Este tipo de análisis se denomina **análisis de sensibilidad** y obviamente requiere el uso de un programa informático. En este caso podemos utilizar también el *Multiple Populations* de *RAMAS*, con el que calcularemos, no la probabilidad de supervivencia, sino su complementario: la probabilidad de extinción ( $P(s) = 1 - P(e)$ ).

Los parámetros clave cuya sensibilidad queremos estudiar son los cuatro parámetros poblacionales que considera el programa:

- *Growth rate* (Tasa de crecimiento),  $R$ : es la **tasa neta de reproducción** de la población (ver Anexo 5.2), ya que se considerarán sólo tres clases discretas de edad en la población: cachorros, jóvenes y adultos.
- *Survival rate* (Tasa de supervivencia),  $s$ : es la probabilidad promedio de que un individuo cualquiera de la población sobreviva de la generación o unidad de tiempo  $t$  a la  $t+1$ .
- *Initial Abundance* (Tamaño inicial),  $N$ : es el número de individuos al comienzo de cada simulación.
- *Carrying capacity* (Capacidad de carga),  $K$ : es el número máximo de individuos que el hábitat puede mantener en cada parche.

En primer lugar se analizará la sensibilidad de  $R$ , para lo cual modelizaremos el comportamiento de la población hipotética de lince partiendo de un valor mínimo hasta llegar a un valor considerado elevado ( $E_j$ : 0,1, 0,2, 0,3,.....2,0), mientras se mantienen fijos los restantes parámetros ( $s = 1$ ;  $N = 50$ ;  $K = 50$ ). Se realizará una simulación sobre 25 generaciones para cada valor de  $R$ , obteniendo una probabilidad de extinción ( $P(e)$ ) en cada simulación. Si se representan estos valores de  $P(e)$  frente a los de  $R$  que se han ido introduciendo, se obtendrá la curva de sensibilidad de  $R$ .

De esta misma forma se calcularán las curvas de sensibilidad de los restantes parámetros:

- $s$ , para  $R = 1$ ,  $N = 50$  y  $K = 50$
- $N$ , para  $R = 1$ ,  $s = 1$  y  $K = 50$
- $K$ , para  $R = 1,5$ ,  $s = 1$  y  $N = 50$



La forma de las curvas de sensibilidad permitirán evaluar cómo influye cada parámetro por separado en la supervivencia de la población a lo largo de las 25 generaciones consideradas y cuál de ellos tiene un efecto más importante en la misma.

### Viabilidad de la población actual de lince ibérico

En la actualidad, los núcleos de lince ibérico en Doñana pueden considerarse subpoblaciones independientes conectadas entre sí por dispersión, formando una metapoblación que se ajusta a un modelo fuente-sumidero (ver Anexo 5.1). Esta metapoblación está completamente aislada del núcleo más importante de la especie, situado en la sierra de Andújar.

Se utilizará el *Multiple Populations* de RAMAS para modelizar la dinámica de la metapoblación de lince ibérico bajo el escenario de su situación actual, según los expertos en la especie, con el fin de evaluar su viabilidad en las próximas 25 generaciones. Por simplicidad se considerará que una generación en el lince corresponde a un periodo temporal de un año, lo cual no se aleja demasiado de lo que se conoce de la biología de la especie.

Los valores de la tasa de crecimiento y la supervivencia media de cada subpoblación se calcularán a partir de las correspondientes tablas de vida basadas en estudios de la especie en Doñana (Gaona *et al.* 1998) y datos preliminares de Andújar:

Tabla 1. Tablas de vida de las subpoblaciones de lince						
Subpoblaciones	EDAD	$n$	$S_x$	$L_x$	$F_x$	$L_x * F_x$
VERA	0 (cachorros)	8	0,5			
	1 (jóvenes)	5	0,7			
	≥ 2 (adultos)	9	0,9			
ACEBUCHE	0 (cachorros)	6	0,4	1	0	0
	1 (jóvenes)	4	0,5	0,4	0	0
	≥ 2 (adultos)	5	0,7	0,2	1,2	0,24
MARI SMILLAS	0 (cachorros)	6	0,5	1	0	0
	1 (jóvenes)	4	0,7	0,5	0	0
	≥ 2 (adultos)	6	0,9	0,35	1	0,35
TORRECUADROS	0 (cachorros)	2	0,4	1	0	0
	1 (jóvenes)	1	0,5	0,4	0	0
	≥ 2 (adultos)	2	0,7	0,2	1	0,2
PUEBLA	0 (cachorros)	2	0,4	1	0	0
	1 (jóvenes)	1	0,5	0,4	0	0
	≥ 2 (adultos)	2	0,7	0,2	1	0,2
MATASGORDAS	0 (cachorros)	6	0,5	1	0	0
	1 (jóvenes)	4	0,6	0,5	0	0
	≥ 2 (adultos)	5	0,8	0,3	1,2	0,36
ANDUJAR	0 (cachorros)	70	0,6	1	0	0
	1 (jóvenes)	45	0,7	0,6	0	0
	≥ 2 (adultos)	35	0,9	0,42	2	0,84



De esta forma, podrá completarse la siguiente tabla con los parámetros de cada población que utilizaremos en el programa:

**Tabla 2.** Parámetros de las subpoblaciones de lince para utilizar en *RAMAS*

	<i>Tamaño inicial</i>	<i>Tasa de crecimiento</i>	<i>DE en R</i>	<i>Tasa de supervivencia*</i>	<i>Capacidad de carga</i>
VERA	22		0,3		10
ACEBUCHE	15	0,24	0,3	0,53	6
MARI SMILLAS	16	0,35	0,3	0,70	6
TORRECUADROS	5	0,2	0,3	0,54	2
PUEBLA	5	0,2	0,3	0,54	2
MATASGORDAS	15	0,36	0,3	0,63	6
ANDÚJAR	150	0,84	0,3	0,73	200

\*media ponderada de la supervivencia  $S_x$  de cada clase de edad

### Efecto de la conexión

Se estudiará el efecto de la conexión entre los núcleos de Doñana y Andújar sobre la persistencia en el tiempo de la población española de lince ibérico. Para ello, se añadirán al modelo anterior cuatro parches no ocupados de hábitat favorable para la presencia y reproducción de la especie. Estos parches actuarán como estaciones intermedias entre ambas poblaciones. Lógicamente, para que algunos individuos de uno u otro núcleo alcance alguno de los parches intermedios, de modo que Doñana y Andújar terminen por estar conectadas, deben aumentar las distancias media y máxima de dispersión con respecto al escenario anterior, gracias, por ejemplo, a la creación de corredores ecológicos (Ej: recuperación de riberas como la del Guadiamar) y permeabilización de infraestructuras lineales (carreteras, autopistas, vías férreas) mediante pasos específicos de fauna. Este escenario es un ejemplo de situación futura a la que podría tender la estrategia nacional de recuperación de la especie.

### Decisiones de gestión

Ante los resultados del análisis de sensibilidad de los diferentes parámetros poblacionales individuales y de los efectos de la conexión sobre la viabilidad de la población de lince ibérico, cabe hacerse distintas preguntas sobre la estrategia de conservación a seguir:

¿Es más eficaz actuar sobre poblaciones grandes o reducidas (Ej: una grande frente a varias pequeñas)?

¿Dado el alto coste de crear parches de hábitat favorable, así como corredores ecológicos y pasos de fauna, merece la pena asegurar la conexión entre Doñana y Andújar? ¿Qué otras opciones habría?

La introducción en las poblaciones naturales de animales procedentes de programas de cría en cautividad (**refuerzo poblacional**) equivale a aumentar la tasa de crecimiento de la población receptora. Dado un coste de 1.000 € por el incremento de 1 lince en la capacidad de carga de un parche de hábitat útil, de 100.000 € por la introducción de un individuo criado en cautividad, y de 150.000 € por aumentar  $R$  en 0,1 mediante mejoras de hábitat en cada



subpoblación, y teniendo en cuenta que el presupuesto total del plan de recuperación del lince ibérico en España es de unos 5.000.000 €, ¿qué estrategia sería la más eficiente para asegurar la viabilidad de la población? ¿Qué tipo de actuaciones incidirían más directamente en la capacidad de carga del medio para el lince ibérico?

## BIBLIOGRAFÍA

- Akçakaya, H.R.; Burgman, M.A. & Ginzburg, L.R. 1997. Applied Population Ecology. Principles and Computer Exercises using RAMAS® Ecolab 1.0. En: *Applied Biomathematics*. Setauket, New York.
- Gaona, P.; Ferreras, P. & Delibes, M. 1998. Dynamics and viability of the endangered iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Ecological Monographs* 68: 349-370.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- Meffe, G.K.; Carroll, C.R. and Contributors. 1997. *Principles of Conservation Biology*. 2<sup>nd</sup> Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.

---

### Anexo 5.1. BIOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DEL LINCE IBÉRICO

El lince ibérico *Lynx pardinus*, un felino de mediana talla (machos: 7,5-15,9 kg; hembras: 6,1-12,4 kg) endémico de la Península Ibérica, es el miembro de dicha familia más amenazado del mundo, figurando en la categoría de "En Peligro Crítico" de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).

#### Hábitat

Los lince habitan áreas de matorral mediterráneo, por debajo de los 1300 m de altitud, donde obtienen la mayor parte de sus recursos tróficos y de las que raramente se alejan. La estructura óptima de la vegetación para la especie consiste en grandes arbustos (carrascas, lentiscos, etc.) agrupados en manchas separadas por zonas de pastizal. Evitan zonas abiertas como cultivos, dehesas y marismas, así como plantaciones forestales, que a veces se ven forzados a atravesar durante la dispersión juvenil (Rodríguez, 2002).

#### Ecología trófica

El lince es una especie estenófaga (de dieta de espectro limitado) en la que el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) suele constituir más del 90% de la biomasa consumida. Otras presas como ciervos (*Cervus elaphus*), gamos (*Dama dama*), perdices (*Alectoris rufa*), micromamíferos y anátidas son capturados ocasionalmente (Rodríguez, 2002). La densidad de conejo en las zonas linceras es el principal limitante de la abundancia y éxito reproductor del lince, necesitando la especie para reproducirse una densidad mínima de esta presa de 1 conejo/ha



(Palomares *et al.* 2001). La densidad de conejo es, por tanto, un determinante directo de la capacidad de carga de las poblaciones de lince.

### Reproducción y organización social

Las hembras crían una vez al año a partir del segundo año de vida, aunque las condiciones sociales y ambientales de cada población pueden hacer que la reproducción se retrase hasta el tercer o cuarto año. El número máximo de cachorros que nacen por parto es de 4, aunque normalmente sólo uno o dos sobrevive hasta el inicio de la dispersión juvenil, que se inicia a los 10 meses de vida, con el siguiente periodo reproductor de la madre (Rodríguez 2002).

Los lince son solitarios y territoriales, excluyendo del centro de su área de campeo a subadultos o adultos del mismo sexo. Los territorios de los machos son mayores que los de las hembras y la estrategia de apareamiento tiende a la poliginia (aunque depende de la proporción de sexos y condiciones ambientales de cada población, Ferreras *et al.* 1997). La dispersión juvenil dura entre 3 semanas y 18 meses, pudiendo establecerse los jóvenes en zonas relativamente alejadas de las áreas natales (en la población de Doñana: media = 16 km, máximo = 430 km, Palomares *et al.* 2000).

### Distribución y tendencias

Originalmente, la especie estaba distribuida por toda la Península, pero ya a mediados del siglo XX había desaparecido al norte del Sistema Central, así como en el Sistema Ibérico y el arco mediterráneo. Desde entonces la distribución del lince ibérico se ha restringido al Sistema Central, Montes de Toledo, Sierra de San Pedro, Sierra Morena y las tierras bajas cercanas a la costa de Huelva, al tiempo que se han producido numerosos episodios de extinción local y fragmentación de la población. En 1988 se identificaron 9 poblaciones constituidas por 48 núcleos con presencia estable de la especie (Rodríguez & Delibes 1990). La regresión poblacional ha continuado desde entonces, de forma que hoy en día sólo se puede hablar de dos poblaciones con presencia inequívoca y estable de lince ibérico: la de la Andújar, en Sierra Morena oriental (150-200 individuos, estimas provisionales del MIMAM), y la de Doñana (un máximo de 78 individuos estimados en 1998 por Gaona *et al.*, que es la cifra usada en esta práctica, aunque, con toda seguridad, esta cantidad se ha reducido desde entonces, estimándose hoy por hoy en no más de 30 ejemplares). La densidad media de las poblaciones de lince es de unos 0,06 individuos/km<sup>2</sup>.

### Amenazas y medidas de conservación

Las principales amenazas para la supervivencia de las poblaciones de lince ibérico son (Rodríguez, 2002):

1. La homogeneización del paisaje en detrimento del mosaico "manchas arbustivas/pastizal" favorable a lince y conejos.
2. La desaparición del monte mediterráneo.
3. La prolongada escasez de conejos causada por sobreexplotación, cambios de uso de suelo y enfermedades.



4. La elevada mortalidad por causas humanas (control de depredadores, atropellos).

La declaración de espacios naturales, las repoblaciones de conejos, y el manejo del hábitat, no parecen haber frenado la regresión actual, por lo que actualmente se intenta controlar la mortalidad y favorecer la densidad de conejo a través de convenios de colaboración con fincas particulares (Rodríguez, 2002). Finalmente, se ha puesto en marcha un plan de cría en cautividad con el fin de acometer un refuerzo de las poblaciones silvestres.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ferreras, P.; Beltrán, J. F.; Aldama, J. J. & Delibes, M. 1997. Spatial organization and land tenure system of the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Journal of Zoology* 243: 163-189.
- Gaona, P.; Ferreras, P. & Delibes, M. 1998. Dynamics and viability of the endangered iberian lynx (*Lynx pardinus*). *Ecological Monographs* 68: 349-370.
- Palomares, F.; Delibes, M.; Ferreras, P.; Fedriani, J. M., Calzada, J. & Revilla, E. 2000. Iberian lynx in a fragmented landscape: predispersal, dispersal and postdispersal habitats. *Conservation Biology* 14: 808-818.
- Palomares, F.; Delibes, M.; Revilla, E.; Calzada, J. & Fedriani, J. M. 2001. Spatial ecology of Iberian lynx and abundance of European rabbit in southwestern Spain. *Wildlife Monographs* 148: 1-36.
- Rodríguez, A. 2002. Lince Ibérico. En Palomo, L. J. & Gisbert, J. (Eds.), *Atlas de los Mamíferos Terrestres de España*, pp. 302-305. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid.
- Rodríguez, A. & Delibes, M. 1990. *El lince ibérico (Lynx pardina) en España. Distribución y problemas de conservación*. Colección Técnica ICONA. Madrid.

---

### Anexo 5.2. ESTRUCTURA DE EDADES DE UNA POBLACIÓN: TABLAS DE VIDA, TASA DE REPRODUCCIÓN Y TASA INTRÍNSECA DE CRECIMIENTO

Puesto que la fecundidad y probabilidad de muerte de los individuos que componen una población varía con la edad, para comprender la dinámica y el comportamiento de dicha población es necesario conocer su **estructura de edades**, es decir, el reparto de los individuos en las distintas clases de edad, así como los valores correspondientes de **supervivencia** y **fecundidad**. Esta información puede organizarse en una **tabla de vida** como la siguiente:



Edad (x)	n	$s_x$	$m_x$	$L_x$	$F_x$	$L_x * F_x$
0	200	0,5	0,5	1	0	0
1	100	0,7	0,3	0,5	0	0
2	70	0,9	0,1	0,35	1	0,35
3	63	0,3	0,7	0,32	5	1,6
4	19	0	1	0,1	0,8	0,08
5	0			0		

$$R_0 = \sum_{x=0}^{x=w} L_x * F_x = 2,03$$

En la población que se describe en esta tabla de vida, los individuos se distribuyen en 5 clases de edad, siendo  $n_0 = 200$  el número de recién nacidos que forman una **cohorte**. La columna  $s_x$  muestra las probabilidades de **supervivencia** de cada clase de edad, o lo que es lo mismo, la fracción de individuos de la edad  $x$  que sobreviven a la edad  $x+1$ . Igualmente, la tabla puede mostrar el complementario de este valor, es decir la **tasa de mortalidad** de cada clase de edad ( $m_x = 1 - s_x$ ), o fracción de individuos que mueren a la edad  $x$ . Otra forma de expresar la supervivencia es la llamada **función de supervivencia**  $L_x$  que representa la fracción de recién nacidos que sobreviven a la edad  $x$  o más. Puesto que, por definición, la totalidad de los recién nacidos están vivos a la edad  $x = 0$ , entonces  $L_0 = 1$  (expresado como probabilidad). La probabilidad de supervivencia de un recién nacido hasta la edad  $x = 1$  es la tasa de supervivencia asociada a la edad  $x = 0$ , por lo que  $L_1 = s_0$ . Y la probabilidad de que ese recién nacido sobreviva hasta la edad  $x = 2$  es el producto de la probabilidad anterior por la tasa de supervivencia correspondiente a la edad  $x = 1$ , es decir,  $L_2 = s_0 * s_1$ . Por tanto, la función de supervivencia puede expresarse como:

$$L_x = s_0 * s_1 * \dots * s_{x-1}$$

La **fecundidad** específica de cada clase de edad  $F_x$  representa el número promedio de descendientes producidos por un individuo de la edad  $x$  a esa misma edad  $x$ . La suma de la fecundidad específica para cada clase de edad, es decir,

$$\sum_{x=0}^{x=w} F_x$$

representa el número total de descendientes producidos por un individuo medio en ausencia de mortalidad, o **tasa bruta de reproducción**. Más realista resulta el número de descendientes producidos por un individuo bajo las condiciones medias de mortalidad, o **tasa neta de reproducción**, expresada como

$$R_0 = \sum_{x=0}^{x=w} L_x * F_x$$



$R_0$  también puede definirse como el número de descendientes que un individuo medio de la generación  $t$  transmite a la generación  $t+1$ , es decir que el número de individuos que forman la población en la generación  $t+1$  está determinado por el número de individuos en la generación  $t$  y por  $R_0$ , lo que puede expresarse como:

$$N_{t+1} = R_0 * N_t, \quad \text{o bien } R_0 = N_{t+1}/N_t$$

La tasa neta de reproducción es una tasa finita, ya que opera sobre intervalos de tiempo discretos como el tiempo de generación de la especie. Es, por tanto un número positivo, de forma que si

$R_0 > 1$ , la población crece de una generación a la siguiente

$R_0 < 1$ , la población decrece

$R_0 = 1$ , la población se mantiene estable entre generaciones

$R_0$  se relaciona con la **tasa intrínseca de crecimiento** de la población  $r$ , que es una tasa instantánea resultante del balance de las tasas intrínsecas de nacimientos ( $b$ ) y muertes ( $m$ ), mediante la ecuación

$$R_0 = e^{rt}$$

donde  $t$  es el tiempo en que tarda en transcurrir una generación. Nótese que si  $r = b-m$ ,  $r$  puede tener valor negativo, por lo que si

$r > 0$ , la población aumenta,

$r < 0$ , la población disminuye

$r = 0$ , la población permanece estable

La tasa de crecimiento (*Growth rate*,  $R$ ) que considera el programa *Multiple Populations* de *RAMAS* es en realidad la tasa neta de reproducción aquí definida.

## BIBLIOGRAFÍA

- Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C.R. 1999. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Omega. Barcelona.
- Rodríguez, J. 2001. *Ecología*. Pirámide. Madrid.