

Introducción a la Ecología de Poblaciones

Jorge A. Ahumada

Índice de contenidos

Bienvenidos	3
Licencia de uso	3
Nota del autor	5
1 Introducción	7
2 Modelos en Ecología	10
2.1 Qué es un modelo matemático?	10
3 Individuos, Poblaciones, Ciclos de Vida y Distribución	11
4 Modelos demográficos de una sola población	12
5 Modelos con estructura de edad	13
6 Modelos demográficos de dos o más poblaciones	14
7 Metapoblaciones	15

Bienvenidos

Muchas cosas han cambiado desde que escribí este libro en 1996. Las amenazas antrópicas a nuestras especies, bosques y clima, aunque ya presentes, no tenían la misma intensidad y protagonismo que tienen ahora. A la fecha hemos rebasado [cinco de los nueve límites planetarios](#) –físicos, biogeoquímicos y biológicos– que aseguran la persistencia a largo plazo de la vida en nuestra pequeña esfera azul. La ciencia de la ecología de las poblaciones no ha cambiado de manera substancial, y los conceptos en este libro siguen siendo fundamentales para entender, manejar, y conservar las especies que nos rodean. Pero ahora hay muchos más en juego: la sobrevivencia de nuestra especie depende de la persistencia de estos sistemas naturales.

Esta es una re-edición del libro de texto **Introducción a la Ecología de Poblaciones** que desarrollé en 1996-1997 como Profesor Asociado en el Departamento de Biología de la Pontificia Universidad Javeriana en Bogotá, Colombia. A pesar de varios intentos por mi parte, el libro nunca fue publicado formalmente, pero si utilizado como *fotocopias de fotocopias de fotocopias del original* por profesores y estudiantes en cursos de ecología en Colombia y en otros países. Dos de ellos, Orlando Acevedo-Charry y Andrea Morales me expresaron la importancia que el libro ha tenido en la formación de una nueva generación de biólogos en Colombia y Latino América.

Es por esto que he decidido **re-encauchar** el libro para una nueva generación de biólogos y ecólogos que están enfocando sus carreras de manera más aplicada en conservación. He actualizado muchos de los ejemplos y he creado nuevas maneras de interactuar con los modelos y los datos. También incluyo en esta nueva versión mucho del código en R que utilice para ilustrar muchos de los conceptos e ideas de la ecología de poblaciones

i Todo el código utilizado para crear el libro incluyendo el texto, gráficas, y unidades interactivas se encuentra disponible en **Github** en [este repositorio](#), también accesible al hacer click en el símbolo de **Github** en la parte superior izquierda de la pantalla.

Licencia de uso

El libro es de uso gratuito bajo la licencia de *Creative Commons* de [Atribución No-comercial Internacional 4.0](#). Si quieres contribuir a la mejora del libro reportando errores o sugiriendo cambios, por favor solicita un “Pull Request” PR [aquí](#).

Cita sugerida: Ahumada, J.A. 2023. Introducción a la Ecología de Poblaciones. (<https://futuro.link>).

Nota del autor

La ecología, el estudio de las interacciones entre los organismos y su medio ambiente, es una de las áreas del saber menos entendidas por el público pero cuya popularidad ha crecido en los últimos años. Esto se debe a que en general, se asocia la ecología con el ambientalismo, los movimientos conservacionistas y la preservación del medio ambiente en general. Aunque estas actividades son importantes dentro de una sociedad como la nuestra en medio de una crisis ambiental, poco o nada tienen que ver con la ecología como ciencia. La ecología de poblaciones (la interacción entre las poblaciones y el medio ambiente) surge de la fusión de dos corrientes de conocimiento principales: un trabajo netamente teórico que comenzó hacia principios de siglo en varios sitios en Europa (principalmente Italia) y Estados Unidos y una corriente empírica desarrollada por biólogos a lo largo de todo el mundo. La ecología de poblaciones es pues una ciencia, con una bagaje teórico extenso y unos datos que los corroboran.

Sin embargo, para el estudiante de biología que quiere aprender ecología de poblaciones la teoría es un aspecto altamente oscuro y muchas veces ausente de los varios textos presentes en el mercado. Esto es culpa de una falsa idea de que la ecología debe ser enseñada sin matemáticas, pues en realidad los supuestos de los modelos casi nunca se cumplen. Esto nos ha llevado a que muchos biólogos jóvenes (y algunos no tanto) tengan una idea casi anecdótica de lo que es la ecología como ciencia sin ninguna base conceptual y teórica que la sostenga.

En los momentos de crisis ambiental en que viven actualmente varios países de América Latina, el ecólogo tiene la importante función de no sólo alertar al público y a las instituciones pertinentes de estos problemas, sino de contribuir con soluciones claras. Pero sin tener una idea clara de como aproximarse a los problemas básicos de la ecología de poblaciones y de comunidades, nuestras soluciones a muchos de ellos pueden asemejarse al ensayo y error.

Este libro surge de estas inquietudes. No existe en el mercado un libro de ecología de poblaciones en español (hay varios en inglés) que sopesen la teoría y los datos empíricos de igual manera y que muestre los campos concretos donde el biólogo y el ecólogo pueden ser útiles a la sociedad. Algunos de los tópicos más importantes en la ecología de poblaciones como la depredación, herbivoría y demografía tienen aplicaciones concretas a problemas comunes en nuestras sociedades, tales como el control de plagas, el manejo óptimo de cosechas y los modelos de desarrollo sostenible. Muchos de los ejemplos mostrados vienen de las zonas tropicales del mundo y algunos vienen directamente del trabajo de campo realizado con los estudiantes durante el curso de ecología de poblaciones que dicté en la Pontificia Universidad Javeriana en Bogotá entre 1996 y 1999.

La misión principal de este libro es desmitificar el uso de los modelos matemáticos en ecología y mostrar como la interacción entre teoría y datos enriquece el conocimiento y nos ilumina sobre los procesos subyacentes en muchos de los fenómenos ecológicos que observamos en nuestros sistemas tropicales. El libro está dirigido al estudiante de pregrado en biología o ecología que por primera vez se acerca a estos temas. Sin embargo, constituye una herramienta útil al estudiante de postgrado y al profesional activo para reforzar y repasar conceptos. Es necesario haber tomado un par de cursos de cálculo y álgebra básicos para entender completamente el material expuesto en el libro. Para aquellos que no recuerdan sus matemáticas bien, he incluido un repaso general de algunos conceptos básicos en el apéndice A. Al final de cada capítulo se han incluido una serie de problemas para utilizar las herramientas discutidas en el mismo. Sugiero enfáticamente que el estudiante resuelva estos problemas a fondo para reforzar sus conocimientos.

Las siguientes personas han sido fundamentales en el desarrollo de este libro y quisiera expresarles mis agradecimientos: Andrew Dobson, Henry Horn, Simon Levin, Jon Paul Rodríguez, Luis A. Solórzano, Carlos Corredor y mi padre Jorge J. Ahumada. Después de 25 años de haber escrito esta versión, Orlando Acevedo y Andrea Morales me motivaron a crear esta nueva edición electrónica. Por último quisiera agradecer a todos los estudiantes de la Universidad Javeriana que pasaron por mi curso pues ellos fueron la fuente de inspiración última de este libro.

Jorge A. Ahumada , Agosto 2022

1 Introducción

“Los grandes descubrimientos y mejoras invariablemente requieren de la cooperación de muchas mentes”

– Alexander Graham Bell (Inventor Escocés, 1847-1922)

¿Qué es la ecología de poblaciones? ¿Cuál es su papel en la biología moderna? ¿Cómo nos puede ayudar a entender y resolver los problemas ambientales que nos aquejan en la actualidad?

En contra un poco de la visión popular, la ecología es el resultado de la interacción de científicos en muchas áreas de la ciencia. Desde principios de siglo hasta el presente, la intervención de demógrafos, entomólogos, matemáticos, físicos y biólogos ha creado una disciplina donde la teoría y la práctica se mezclan de manera a veces desigual. En algunas áreas de la ecología de poblaciones se ha dado mucho más énfasis a la parte teórica y a los modelos matemáticos y se han colectado pocos datos en el campo que corroboren esta teoría y estos modelos. En otros aspectos de la disciplina existe una gran cantidad de información empírica pero la teoría está pobremente desarrollada para unificar toda esta información. A diferencia de otras ramas de la biología y la ciencia donde la información ha sido unificada en teorías generales, la ecología hasta ahora está entrando en este proceso y en particular la ecología de poblaciones es una de las áreas en donde más rápidamente se ha avanzado al respecto.

En términos generales, la ecología de poblaciones estudia la dinámica de las poblaciones, como interactúan éstas con el ambiente que las rodea y como esta interacción origina patrones a otras escalas de organización superior como los ecosistemas y las comunidades (Kingsland 1995). La ecología de poblaciones también se centra en los individuos y en sus interacciones con el ambiente y otros individuos a través de procesos tales como la competencia la depredación, el mutualismo y el parasitismo.

Los orígenes de la ecología de poblaciones se remontan a finales del siglo pasado donde se originó también su hermana gemela, la genética de poblaciones^{[1].}^[1]: Esta sección está basada en las recopilaciones históricas de Kingsland (1995). Estas disciplinas sin embargo, divergieron rápidamente por diferencias en el tipo de preguntas abordadas por cada una; la ecología de poblaciones se concentra en los cambios en el número de individuos en una población debido a cambios en el medio ambiente (biótico y abiótico). Se asume que la población es homogénea desde el punto de vista genético para simplificar los modelos.

Por otra parte, la genética de poblaciones se centra en los cambios en las frecuencias génicas de una población, asumiendo que el ambiente es constante y que las interacciones ecológicas no son importantes.

En sus primeras etapas, la ecología de poblaciones se concentra en tratar de desenredar la complejidad de las cadenas alimenticias en los ecosistemas. ¿Cómo construir generalidades a partir de las interacciones entre organismos a diferentes niveles tróficos? Este problema resulta muy complejo y los estudiosos de estas disciplinas se separan en los ahora clásicos botánicos y zoólogos. Es esta separación la que origina el estudio de las poblaciones, unidades intermedias entre la complejidad de las cadenas tróficas y el estudio del funcionamiento de los individuos (fisiología). Las fluctuaciones en las poblaciones también son de gran interés para el manejo de recursos agrícolas, precisamente en el momento en que comienza la industrialización de la agricultura en Europa y en los Estados Unidos. Este problema empieza a ser examinado por los biólogos y naturalistas empíricos quienes rápidamente empiezan a coleccionar información al respecto para descubrir patrones regulares en el comportamiento de las poblaciones.

Por otro lado, matemáticos, físicos y demógrafos empiezan a mostrar un interés particular en desarrollar modelos para representar matemáticamente los fenómenos que muestran las poblaciones (crecimiento, estabilidad, fluctuaciones). Las contribuciones del demógrafo Estadinense Raymond Pearl (1879-1940) al popularizar la ecuación logística de Verhulst (**Pearl1925?**) y los modelos del biólogo Alfred Loka (1880-1949) (**Lotka1956?**) y el matemático italiano Vito Volterra (1860-1940) al matematizar el problema de la competencia y la depredación (**Volterra1926?**), constituyen los fundamentos teóricos más importantes de la ecología de poblaciones actual. Sin embargo, los biólogos empíricos miraban con desconfianza estos modelos, ya que para ellos representaban situaciones altamente simplificadas en comparación a la complejidad del comportamiento de las poblaciones naturales.

Después de la Segunda Guerra Mundial, la ecología de poblaciones se consolida como escuela formal de la biología. Sin embargo, la conexión entre teóricos y empíricos continúa débil. Debido a esta falta de comunicación la ecología entra en una crisis profunda; los empíricos alegan que los problemas poblacionales son muy complicados para poder ser entendidos con modelos sencillos. De igual manera los teóricos argumentan que necesitan de modelos más complicados y de una gran cantidad de datos para sustentar los mismos. La disciplina se empieza a orientar hacia problemas evolutivos aunque todavía lo hace de una manera muy tímida.

Hacia la década de los 60 las técnicas matemáticas se refinan y se incorpora la estadística, teoría de sistemas, teoría de información y de juegos dentro de los modelos ecológicos. Los entomólogos interesados en control biológico y los biólogos trabajando en pesquerías se concentran en modelos más realistas de dinámica poblacional basados en la ecuación logística que hace predicciones más precisas. La contribución de dos científicos estadounidenses el biólogo Alexander J. Nicholson (1895-1969) y el físico Victor Bailey (1895-1964) en los modelos de parasitismo aplicados al control biológico reflejan estas inquietudes (**Nicholson1935?**). Esto obedece a problemas básicamente de índole práctico, pues existen intereses económicos de por medio. El diálogo entre la teoría y el empiricismo se abre, y la ecología se enriquece con elementos nuevos provenientes de ambas tendencias.

Hacia esta época los modelos se vuelven cada vez más complejos en el sentido de incorporar la mayor cantidad de parámetros posibles. Si el problema es complejo, es solamente cuestión de agregar más y más parámetros hasta tener una descripción más completa del problema. Estos modelos se vuelven demasiado complicados y difíciles de analizar. El modelo (en vez de la naturaleza) se vuelve el objeto de estudio. La llegada de las super-computadoras salvaría a la ecología, pensaban algunos. Los modelos llegan a una complejidad tan alta que su estudio se hace difícil no por razones científicas, sino por una limitación en el poder de cálculo de las computadoras. Los trabajos de varios ingenieros forestales en la construcción de modelos ecosistémicos modelando el comportamiento de los individuos, es un clásico ejemplo de esta tendencia (**Shugart1984?**).

A medida que los modelos se hacían más complejos, un biólogo y matemático Estadounidense desarrollaba una línea en la dirección contraria. Robert MacArthur (1930~1972) argumentaba que los problemas complejos en la ecología de poblaciones se podían disectar en problemas más sencillos donde se identificaran algunos parámetros clave. Los demás parámetros únicamente agregarían “ruido” al patrón general y no debían ser considerados dentro del modelo. Los modelos de MacArthur eran muy generales, no daban predicciones numéricas precisas, pero mostraban de manera adecuada el comportamiento cualitativo de los sistemas. MacArthur termina de fusionar la ecología y la genética de poblaciones y pone toda la ecología en un contexto más histórico (**MacArthur1972?**).

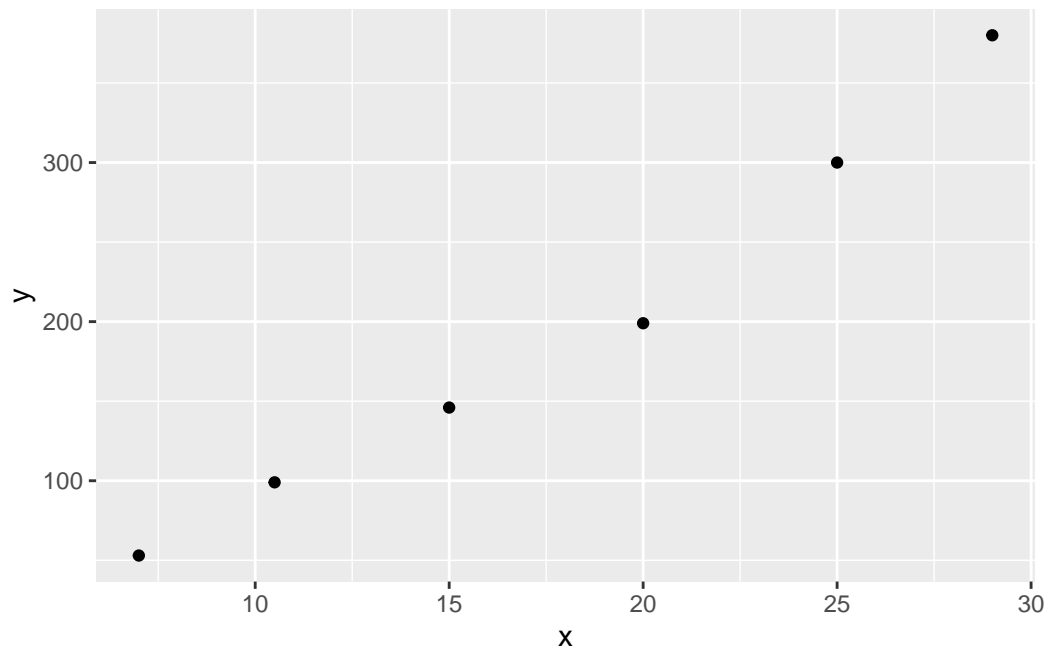
Esta tendencia a simplificar los modelos y complementarlos con datos colectados en el campo, es la tendencia actual en la ecología de poblaciones. La pregunta clave es: ¿Qué nivel de detalle necesita el modelo para explicar lo que vemos?

Recientemente se viene dando otra revolución en la ecología de poblaciones donde los modelos son cada vez más mecanísticos. Es decir, se parte de las propiedades de los individuos para explicar el comportamiento de las poblaciones y de las comunidades. El desarrollo de nuevas técnicas estadísticas robustece la calibración de estos modelos en el campo. Ejemplos de esta nueva tendencia se ve en los trabajos de David Tilman (1949-) [**Tilman@1982**] y Donald DeAngelis (1944-) y Louis Gross (1952) (**DeAngelis1992?**). La ecología está entrando en una fase excitante donde la interacción entre la teoría y el trabajo de campo la hace una disciplina menos descriptiva y más analítica y predictiva.

Este libro es un texto introductorio a la rica complejidad teórica y empírica de la ecología de poblaciones moderna. En él se pretende mostrar de manera balanceada el papel de estas dos “escuelas” de la ecología combinándolas con las tendencias más vanguardistas de la disciplina, haciendo énfasis en como podemos utilizar estas herramientas para resolver problemas ambientales concretos que nos aquejan actualmente. Pero primero, es necesario definir claramente la estructura de un modelo en ecología. Esto es central para un entendimiento claro del material presentado en este libro.

2 Modelos en Ecología

2.1 Qué es un modelo matemático?



$$O(t) = aT + b$$

3 Individuos, Poblaciones, Ciclos de Vida y Distribución

4 Modelos demográficos de una sola población

5 Modelos con estructura de edad

6 Modelos demográficos de dos o más poblaciones

7 Metapoblaciones

Kingsland, Sharon. 1995. *Modeling nature*. 2.^a ed. Science & Its Conceptual Foundations S. Chicago, IL: University of Chicago Press.