

# Introducción a la ecología: ecología de poblaciones



Una población de amapolas mexicanas. Las amapolas mexicanas (*Eschscholzia mexicana*), que prosperan en laderas pedregosas del desierto, florecen después de las lluvias de invierno.

## CONCEPTOS CLAVE

- 53.1** Una población puede ser descrita en términos de su densidad, dispersión, tasas de natalidad y mortalidad, tasa de crecimiento, sobrevivencia y estructura de edad.
- 53.2** Los cambios en el tamaño de la población son provocados por natalidad, mortalidad, inmigración y emigración.
- 53.3** El tamaño de la población puede ser influido por factores dependientes de la densidad y factores independientes de la densidad.
- 53.4** Las características de historia de la vida de una población son adaptaciones que afectan la capacidad de los individuos para sobrevivir y reproducirse.
- 53.5** Una metapoblación consta de dos o más poblaciones locales con dispersión que ocurre entre ellas.
- 53.6** La estructura de la población humana difiere entre países de maneras que están relacionadas esencialmente con diferencias en el nivel de desarrollo.

La ciencia de la **ecología** es el estudio de cómo los organismos vivos y el ambiente físico interactúan en una inmensa y complicada red de relaciones. Los biólogos denominan **factores bióticos** a las interacciones entre los organismos y **factores abióticos** a sus relaciones con el ambiente físico no viviente. Los factores abióticos incluyen precipitación, temperatura, pH, viento y nutrientes químicos. Los ecólogos plantean hipótesis para explicar fenómenos como la distribución y abundancia de la vida, los papeles ecológicos de especies específicas, las interacciones entre especies en comunidades y la importancia de los ecosistemas en el mantenimiento de la salud de la biosfera. Luego, prueban tales hipótesis.

El enfoque de la ecología puede ser local o global, específico o generalizado, dependiendo de las preguntas que esté planteando e intentando contestar un ecólogo. La ecología es el campo más amplio de la biología, con vínculos explícitos con la evolución y cualquier otra disciplina biológica. Incluye estudios sobre transmisión de información entre organismos y analiza la transferencia de energía para la vida. Su universalidad abarca temas que no son parte tradicional de la biología. Ciencias de la Tierra, geología, química, oceanografía, climatología y meteorología son de suma importancia para la ecología, especialmente cuando los ecólogos analizan el ambiente abiótico del planeta Tierra. Debido a que los humanos forman



parte de la red de vida de la Tierra, todas sus actividades, incluidas las económicas y políticas, tienen profundas implicaciones ecológicas. La **ciencia ambiental**, una disciplina científica vinculada con la ecología, se enfoca en la forma en que los humanos interactúan con el ambiente.

Como aprendió en el capítulo 1, la mayoría de los ecólogos están interesados en los niveles de organización biológica, incluyendo el nivel del organismo individual y los que están por arriba de él: población, comunidad, ecosistema, paisaje y biosfera. Cada nivel tiene su composición, estructura y funcionamiento característicos propios.

Un individuo pertenece a una **población**, un grupo que consta de miembros de la misma especie que viven juntos al mismo tiempo en un área prescrita. Las fronteras del área están definidas por el ecólogo que desarrolla un estudio particular. Un ecólogo de poblaciones podría estudiar una población de microorganismos, animales o plantas, como las amapolas mexicanas en la fotografía, para ver cómo los individuos de esa población interactúan entre sí, con otras especies en la comunidad y con su ambiente físico.

En este capítulo se inicia el estudio de los principios ecológicos, enfocándose en el estudio de poblaciones como sistemas que funcionan y termina con un análisis de la población humana. En capítulos subsiguientes se analizan las interacciones entre poblaciones diferentes dentro de comunidades (capítulo 54), los intercambios dinámicos entre las comunidades y sus ambientes físicos (capítulo 55), las características de los ecosistemas biológicos más importantes de la Tierra (capítulo 56), y la diversidad biológica y la biología de la conservación (capítulo 57).

## 53.1 CARACTERÍSTICAS DE LAS POBLACIONES

### OBJETIVO DE APRENDIZAJE

- 1 Definir *densidad* y *dispersión* de la población, y describir los tipos principales de dispersión de la población.

Las poblaciones exhiben características distintivas de aquellas de los individuos de los que están integradas. Algunas características analizadas en este capítulo que definen a las poblaciones son la densidad y la dispersión de población, las tasas de nacimiento y mortalidad, las tasas de crecimiento, la sobrevivencia y la estructura de edad.

Aunque las comunidades constan de todas las poblaciones de todas las diferentes especies que viven juntas dentro de un área, las poblaciones tienen propiedades que no tienen las comunidades. Por ejemplo, las poblaciones comparten un acervo génico (vea el capítulo 19). En consecuencia, la selección natural puede provocar cambios en las frecuencias de los alelos en las poblaciones. Como resultado, los cambios en las frecuencias de los alelos que resultan de la selección natural ocurren en las poblaciones. Así, la selección natural actúa directamente para producir cambios adaptativos en las poblaciones y sólo afecta indirectamente el nivel de la comunidad.

La **ecología de poblaciones** considera el número de individuos de una especie particular que se encuentran en un área y la dinámica de la población. La **dinámica de la población** es el estudio de los cambios en las poblaciones: cómo y por qué las cifras aumentan o disminuyen con el tiempo. Los ecólogos de poblaciones intentan determinar los procesos comunes a todas las poblaciones. Estudian de qué manera una población

interactúa con el ambiente; por ejemplo, la manera en que los individuos en una población compiten por comida u otros recursos, y cómo la depredación, la enfermedad y otras presiones ambientales afectan a la población. El crecimiento de la población, sea de bacterias, arcos o jirafas, no puede aumentar de manera indefinida debido a estas presiones ambientales.

Aspectos adicionales de las poblaciones que son de interés para los biólogos son su éxito o fracaso reproductivo (extinción), su evolución, sus condiciones genéticas y la manera en que afectan el funcionamiento normal de las comunidades y ecosistemas. Los biólogos en disciplinas aplicadas, como silvicultura, agronomía (la ciencia de los cultivos) y gestión de la vida silvestre, deben comprender la ecología poblacional para administrar poblaciones de importancia económica; por ejemplo, bosques, campos de cultivo, animales de caza o peces. La comprensión de la dinámica de la población de especies en peligro y amenazadas desempeña un papel crucial en los esfuerzos por impedir el incremento de poblaciones de plagas a niveles que provoquen importantes impactos económicos y de salud.

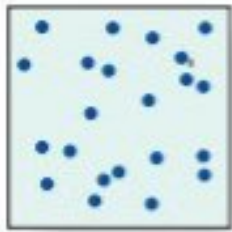
### La densidad y la dispersión son características importantes de las poblaciones

El concepto de tamaño de la población tiene sentido sólo cuando las fronteras de las poblaciones están definidas. Por ejemplo, considere la diferencia entre 1000 ratones en 100 hectáreas y 1000 ratones en 1 hectárea. A menudo la población es demasiado grande para poder estudiarla completamente. Los investigadores analizan una población así al tomar muestras de una parte de ella y luego expresando la población en términos de densidad. Algunos ejemplos incluyen la cantidad de dientes de león por metro cuadrado de césped, el número de moscas de agua por litro de agua de un estanque o el número de pulgones por centímetro cuadrado de hoja de calabaza. Entonces, la **densidad de población** es el número de individuos de una especie por unidad de área o volumen en un momento dado.

Los diversos ambientes varían en la densidad de población de cualquier especie que pueden mantener. Esta densidad también puede variar en un solo hábitat de estación en estación o de año en año. Por ejemplo, los urogallos son aves terrestres de caza cuyas poblaciones son gestionadas para la cacería. Considere dos poblaciones de urogallos en los páramos sin árboles del norte de Escocia, en sitios separados por sólo 2.5 km de distancia. En un lugar la densidad de población permaneció estacionaria durante un período de tres años, pero en el otro sitio casi se duplicó en los dos primeros años y luego disminuyó a su densidad inicial en el tercer año. La razón fue quizá una diferencia en el hábitat. Los investigadores habían quemado experimentalmente el área donde la densidad de población aumentó inicialmente y luego decreció. Después de la quema se produjeron jóvenes brotes de brezo que proporcionaron comida nutritiva para los urogallos (*Calluna vulgaris*). Así, la densidad de población puede ser determinada en gran parte por factores bióticos o abióticos en el ambiente que son externos a los individuos en la población.

Los individuos en una población a menudo exhiben patrones característicos de **dispersión**, o espaciamiento, mutua. Los individuos pueden ser separados en una dispersión aleatoria, agrupada o uniforme. La **dispersión aleatoria** ocurre cuando los individuos en una población son separados a lo largo de un área de manera que no están relacionados con la presencia de otros (FIGURA 53-1a). De los tres tipos principales de dispersión, la aleatoria es la menos común y difícil de observar en la naturaleza, lo que ha llevado a algunos ecólogos a cuestionar su existencia. Por ejemplo, algunas veces, árboles de la misma especie parecen





(a) La dispersión aleatoria, ilustrada por comparación, ocurre rara vez en la naturaleza.



(b) La dispersión agrupada es evidente en el comportamiento de cardumen de ciertas especies de peces. Se muestran pargos banda azul (*Lutjanus kasmira*) fotografiados en Hawái. Este pez introducido, que crece hasta 30 cm, puede estar desplazando peces de especies nativas en aguas hawaianas.



(c) La dispersión uniforme es característica de este sitio de anidamiento de alcatrazes del Cabo (*Morus capensis*) en la costa de Sudáfrica. Las aves espacian sus nidos de manera más o menos uniforme.

**FIGURA 53-1 Animada** Dispersión de los individuos dentro de una población

estar distribuidos de manera aleatoria en los bosques tropicales. Sin embargo, un equipo internacional de 13 ecólogos estudió seis bosques tropicales que medían entre 25 y 52 hectáreas de superficie y reportaron que la mayoría de las 1000 especies de árboles estaban agrupadas y no dispersas aleatoriamente. (Los ecólogos determinan las dispersiones

agrupada y uniforme al probar estadísticamente las diferencias respecto de una dispersión aleatoria supuesta). La dispersión aleatoria puede ocurrir con poca frecuencia debido a que importantes factores ambientales que afectan la dispersión no suelen ocurrir al azar. Las larvas del escarabajo de la harina en un contenedor de la misma están dispersas en forma aleatoria, pero su ambiente (harina) es extraordinariamente homogéneo.

Quizá el espaciamiento más común es la **dispersión agrupada**, también conocida como **distribución agregada** o **agregación**, que ocurre cuando los individuos están concentrados en partes específicas del hábitat. La dispersión agrupada a menudo resulta de la agregación de recursos en el ambiente. También ocurre entre animales debido a la presencia de grupos familiares y parejas, y entre plantas debido a la dispersión limitada de semillas o a la reproducción asexual. Por ejemplo, toda una arboleda de álamos puede originarse asexualmente a partir de una sola planta. La dispersión agrupada algunas veces puede ser ventajosa porque los animales sociales obtienen muchos beneficios de su asociación. Por ejemplo, muchas especies de peces se asocian en densos cardúmenes por lo menos durante parte de su ciclo de vida, quizá porque este tipo de agrupamiento puede reducir el riesgo de depredación para cualquier individuo particular (**FIGURA 53-1b**). Los muchos pares de ojos de los peces en el cardumen tienden a detectar depredadores más eficazmente que el simple par de ojos de un pez. Cuando el cardumen está amenazado, los peces se agrupan aún más entre sí, de modo que es difícil que un depredador aisle a un individuo.

La **dispersión uniforme** ocurre cuando los individuos están distanciados de manera más regular de lo que podría esperarse en una ocupación aleatoria de cierto hábitat. Una colonia de anidación de aves marinas, donde las aves hacen sus nidos en un ambiente relativamente homogéneo y los colocan a una distancia más o menos igual uno de otro, es un ejemplo de dispersión uniforme (**FIGURA 53-1c**). ¿Qué puede significar este patrón de espaciamiento? En este caso la dispersión uniforme puede ocurrir como resultado de territorialidad de anidamiento. Las interacciones agresivas entre las aves cuando se picotean entre sí desde sus nidos ocasionan que cada pareja instale su nido justo más allá del alcance de los nidos vecinos. La dispersión uniforme también ocurre cuando la competencia entre los individuos es severa, cuando las raíces u hojas que se desprenden de una planta producen sustancias tóxicas e inhiben el crecimiento de plantas próximas o cuando los animales establecen territorios de alimentación o apareamiento.

Algunas poblaciones tienen diferentes patrones de separación a edades distintas. La competencia por la luz solar entre algunos pinos de arena de la misma edad en una comunidad de matorrales en Florida resultó en un cambio a lo largo del tiempo de dispersión aleatoria o agrupada cuando las plantas eran jóvenes a una dispersión uniforme cuando las plantas eran viejas. El pino de arena es una planta adaptada a los incendios con conos que no liberan sus semillas hasta que han sido expuestas a altas temperaturas (de 45°C a 50°C o más). Como resultado de la dispersión de semillas y de las condiciones del suelo a continuación de un incendio, las plántulas crecen de nuevo y forman bosques densos que exhiben dispersión aleatoria o ligeramente agrupada. Sin embargo, con el tiempo, muchos de los árboles más hacinados tienden a morir por efecto de la sombra o por competencia, resultando en dispersión uniforme de los árboles sobrevivientes (**TABLA 53-1**).

## Repaso

- ¿Cuál es la diferencia entre densidad y dispersión de población?
- ¿Cuáles son algunas ventajas biológicas de una dispersión agrupada? ¿Y algunas desventajas?



TABLA 53-1

Dispersión en una población de pinos en Florida

Troncos de árboles examinados	Densidad (por m <sup>2</sup> )	Dispersión
Todos (vivos y muertos)	0.16	Aleatoria
Sólo los vivos	0.08	Uniforme

Fuente: adaptado de Laessle, A. M., "Spacing and Competition in Natural Stands of Sand Pine". *Ecology*, vol. 46, pp. 65-72, 1965. Los datos fueron recolectados 51 años después de un incendio.

## 53.2 CAMBIOS EN EL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN

### OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

- Explicar los cuatro factores (natalidad, mortalidad, inmigración y emigración) que producen cambios en el tamaño de la población y resolver problemas simples que implican estos cambios.
- Definir *tasa intrínseca de crecimiento* y *capacidad de carga*, y explicar las diferencias entre curvas de crecimiento en forma de J y en forma de S.

Un objetivo de la ciencia es descubrir patrones comunes entre observaciones separadas. Como ya se mencionó, los ecólogos de poblaciones desean comprender procesos generales que son compartidos por muchas poblaciones diferentes, así que desarrollan modelos matemáticos basados en ecuaciones que describen la dinámica de una sola población. Los modelos poblacionales no son representaciones perfectas de una población, pero ayudan a esclarecer procesos complejos. Más aún, elaborar un modelo matemático mejora el proceso científico al proporcionar un marco de referencia con el que es posible comparar los estudios experimentales de población. Un modelo puede probarse y ver cómo se ajusta o no a los datos existentes. Los datos inconsistentes con el modelo son particularmente útiles porque demandan preguntarse en qué difiere el sistema natural del modelo matemático desarrollado para explicarlo. A medida que se acumula más conocimiento a partir de observaciones y experimentos, el modelo se refina y se hace más preciso.

El tamaño de la población, sea de girasoles, elefantes o humanos, cambia con el tiempo. A escala mundial, este cambio termina por ser provocado por dos factores, expresados sobre una base per cápita (es decir, por individuo): la **natalidad**, la tasa de nacimientos promedio per cápita, y la **mortalidad**, la tasa de muertes promedio per cápita. En los humanos, la tasa de nacimientos suele expresarse como el número de nacimientos por cada 1000 personas al año y la tasa de mortalidad, como el número de muertes por cada 1000 personas al año.

Para determinar la razón de cambio en el tamaño de una población, también es necesario considerar el lapso implicado; es decir, el cambio en el tiempo. Para expresar el cambio, en las ecuaciones se usa la letra griega delta ( $\Delta$ ). En la ecuación (1),  $\Delta N$  es el cambio en el número de individuos en la población,  $\Delta t$  es el cambio en el tiempo,  $N$  es el número de individuos en la población existente,  $b$  es la natalidad y  $d$  es la mortalidad.

$$(1) \Delta N / \Delta t = N(b - d)$$

La tasa de crecimiento ( $r$ ), o razón de cambio (aumento o disminución) de una población en una base per cápita, es la tasa de nacimientos menos la tasa de mortalidad:

$$(2) r = b - d$$

Como ejemplo, considere una población humana hipotética de 10,000 donde hay 200 nacimientos al año (es decir, por convención, 20 nacimientos por cada 1000 personas) y 100 muertes por año (10 muertes por cada 1000 personas):

$$r = 20/1000 - 10/1000 = 0.02 - 0.01 = 0.01, \text{ o } 1\% \text{ por año}$$

Una modificación de la ecuación (1) indica la tasa a la que la población está creciendo en un instante particular; es decir, su tasa de crecimiento instantánea ( $dN/dt$ ). (Los símbolos  $dN$  y  $dt$  son las diferenciales matemáticas de  $N$  y  $t$ , respectivamente; no son productos, y tampoco debe confundirse la  $d$  en  $dN$  y  $dt$  con la tasa de mortalidad,  $d$ ). Al usar cálculo diferencial, esta tasa de crecimiento puede expresarse como sigue:

$$(3) dN/dt = rN$$

donde  $N$  es el número de individuos en la población existente,  $t$  es el tiempo y  $r$  es la tasa de crecimiento per cápita.

Debido a que  $r = b - d$ , si los individuos en la población nacen más rápido de lo que mueren,  $r$  es un valor positivo y el tamaño de la población aumenta. Si los individuos en la población mueren más rápido de lo que nacen,  $r$  es un valor negativo y el tamaño de la población disminuye. Si  $r$  es igual a cero, los nacimientos y las muertes coinciden y el tamaño de la población es estacionario a pesar de que la reproducción y las muertes continúan.

### La dispersión afecta la tasa de crecimiento de algunas poblaciones

Además de las tasas de nacimiento y mortalidad, cuando se analizan cambios en poblaciones a escala local es necesario considerar la **dispersión**, que es el movimiento de individuos entre poblaciones. Hay dos tipos de dispersión: inmigración y emigración. La **inmigración** ocurre cuando a una población entran individuos, incrementando así su tamaño. La **emigración** ocurre cuando de una población salen individuos, disminuyendo así su tamaño. La tasa de crecimiento de una población local debe tomar en cuenta la tasa de natalidad ( $b$ ), la tasa de mortalidad ( $d$ ), la tasa de inmigración ( $i$ ) y la tasa de emigración ( $e$ ) con una base per cápita. La tasa de crecimiento per cápita es igual a la tasa de natalidad menos la tasa de mortalidad, más la tasa de inmigración menos la tasa de emigración:

$$(4) r = (b - d) + (i - e)$$

Por ejemplo, la tasa de crecimiento de una población humana de 10,000 que tiene 200 nacimientos (por convención, 20 por cada 1000), 100 muertes (10 por cada 1000), 10 inmigrantes (1 por cada 1000) y 100 emigrantes (10 por cada 1000) en un año podría calcularse como sigue:

$$r = (20/1000 - 10/1000) + (1/1000 - 10/1000) = 0.001, \text{ o } 0.1\% \text{ por año}$$



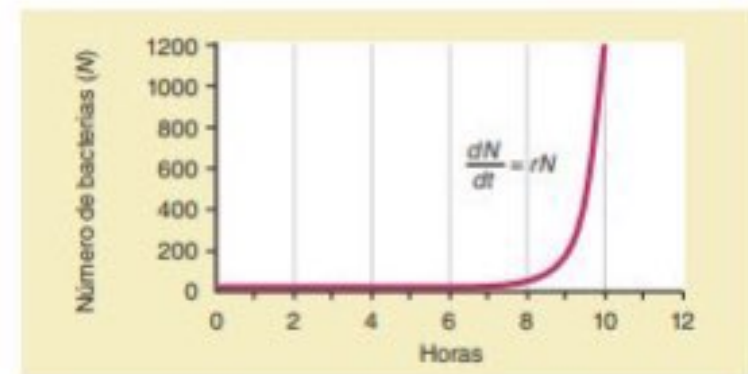
## Cada población tiene una tasa intrínseca de crecimiento característica

La tasa máxima a la que una población de una especie dada puede crecer en condiciones ideales, cuando los recursos son abundantes y la densidad de población es baja, se conoce como **tasa intrínseca de crecimiento** ( $r_{max}$ ). Especies diferentes tienen tasas intrínsecas de crecimiento distintas. La tasa intrínseca de crecimiento de una especie particular es influida por varios factores. Éstos incluyen la edad a la que empieza la reproducción, la fracción de la **esperanza de vida** (duración de la vida de un individuo) durante la cual el individuo es capaz de reproducirse, el número de periodos reproductivos a lo largo de la vida y el número de descendientes que el individuo es capaz de producir durante cada período de reproducción. Estos factores, que se analizan con mayor detalle más adelante en el capítulo, determinan si una especie particular tiene una tasa intrínseca de crecimiento grande o pequeña.

En general, especies grandes como las ballenas azules y los elefantes tienen las tasas intrínsecas de crecimiento más pequeñas, mientras que los microorganismos tienen las tasas intrínsecas de crecimiento más grandes. En condiciones ideales (un ambiente con recursos ilimitados), ciertas bacterias pueden reproducirse por fisión binaria cada 20 minutos. A esta tasa de crecimiento, ¡una sola bacteria se incrementaría hasta una población de más de mil millones en apenas 10 horas!

Si se grafica el tamaño de la población en función del tiempo, en condiciones óptimas, la gráfica tiene la forma de J característica de un **crecimiento exponencial de la población**, que es la tasa de crecimiento poblacional acelerada que ocurre cuando las condiciones óptimas permiten una tasa de crecimiento per cápita constante (**FIGURA 53-2**). Cuando una población crece exponencialmente, mientras más grande sea la población, más rápido crece.

Sin importar la especie en consideración, siempre que una población crece a su tasa intrínseca de crecimiento, la gráfica del tamaño de la población en función del tiempo da una curva de la misma forma. La única variable es el tiempo. Una población de elefantes puede requerir más tiempo que una de bacterias para alcanzar cierto tamaño (debido a que los elefantes no se reproducen tan rápido), pero ambas poblaciones siempre crecen exponencialmente en tanto sus tasas de crecimiento per cápita permanezcan constantes.



**FIGURA 53-2 Animada** Crecimiento exponencial de una población

Cuando las bacterias se dividen cada 20 minutos, su cantidad (expresada en millones) crece exponencialmente. La curva de crecimiento exponencial de una población tiene una forma de J característica. Las condiciones ideales en que las bacterias u otros organismos se reproducen exponencialmente ocurren rara vez en la naturaleza y cuando se dan dichas condiciones son de corta duración.

## Ninguna población puede crecer exponencialmente de manera indefinida

Ciertas poblaciones pueden crecer exponencialmente durante cortos periodos. El crecimiento exponencial ha sido demostrado experimentalmente en ciertos insectos y cultivos de bacterias o protistas (al suministrar de manera continua nutrientes y eliminar los productos de desecho). Sin embargo, los organismos no pueden reproducirse indefinidamente a sus tasas intrínsecas de crecimiento porque el ambiente establece límites. Éstos incluyen condiciones ambientales desfavorables como la disponibilidad limitada de comida, agua, refugio y otros recursos esenciales (que resultan en un aumento de la competencia), así como límites impuestos por las enfermedades y la depredación.

En el ejemplo anterior, las bacterias en la naturaleza jamás podrían reproducirse sin control durante un periodo indefinido porque se les agotaría la comida y el espacio para vivir, y los residuos venenosos se acumularían en su vecindad. Con el apiñamiento, las bacterias también se volverían más sensibles a los parásitos (altas densidades de población facilitan la dispersión de organismos infecciosos, como los virus, entre los individuos) y depredadores (las altas densidades de población aumentan la probabilidad de que un depredador atrape a un individuo). En la medida que el ambiente se deteriorara, su tasa de nacimiento ( $b$ ) disminuiría y su tasa de mortalidad ( $d$ ) aumentaría. Las condiciones podrían empeorar hasta un punto en que  $d$  sea superior a  $b$  y la población disminuiría. Entonces, el número de individuos en una población está controlado por la capacidad del ambiente para apoyarlo. A medida que el número de individuos en una población ( $N$ ) aumenta, los límites ambientales actúan para controlar el crecimiento de la población.

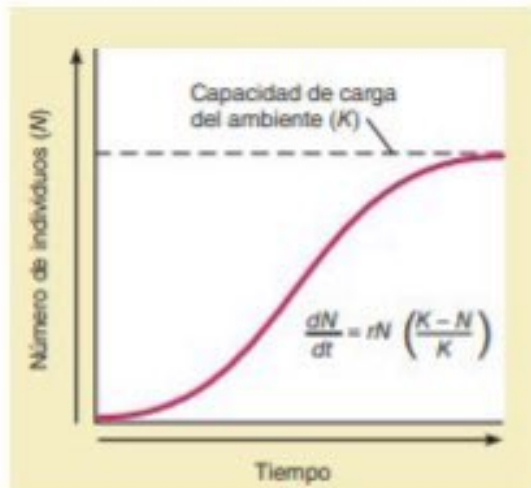
En periodos largos, la tasa de crecimiento de la población puede decrecer casi hasta cero. Esta situación ocurre en los límites del ambiente para mantener a la población o cerca de ellos. La **capacidad de carga** ( $K$ ) representa la mayor población que un ambiente particular puede mantener por un periodo indefinido, en el supuesto de que en dicho ambiente no haya cambios. En la naturaleza, la capacidad de carga es dinámica y varía en respuesta a cambios ambientales. Por ejemplo, una larga sequía podría disminuir la cantidad de vegetación que crece en un área y este cambio, a su vez, podría disminuir la capacidad de carga para los ciervos y otros herbívoros en ese ambiente.

Cuando una población regulada por límites ambientales se grafica durante largos periodos, la curva tiene una forma de S característica. La curva muestra el incremento exponencial inicial de la población (observe la forma de J de la curva al principio, cuando los límites ambientales son pocos), seguido por una nivelación a medida que se aproxima a la capacidad de carga del ambiente (**FIGURA 53-3**). La curva de crecimiento en forma de S, también denominada **crecimiento logístico de población**, puede modelarse por medio de una ecuación de crecimiento modificada denominada **ecuación logística**. El modelo logístico de crecimiento de población fue desarrollado para explicar el crecimiento de poblaciones que se reproducen continuamente. Existen modelos semejantes para poblaciones que tienen temporadas de reproducción específicas.

El modelo logístico describe una población que crece desde un pequeño número de individuos hasta un gran número de ellos que en última instancia está limitado por el ambiente. La ecuación logística toma en consideración la capacidad de carga del ambiente:

$$(5) \frac{dN}{dt} = rN[(K - N)/K]$$





**FIGURA 53-3** Capacidad de carga y crecimiento logístico de población

En muchos estudios de laboratorio, el crecimiento exponencial de la población disminuye a medida que tiende a la capacidad de carga ( $K$ ) del ambiente. Cuando se grafica el modelo logístico de crecimiento de la población, tiene una curva característica en forma de S.

Observe que parte de la ecuación es igual a la ecuación (3). El elemento añadido  $[(K - N)/K]$  refleja un declive en el crecimiento a medida que el tamaño de la población se aproxima a su capacidad de carga. Cuando el número de organismos ( $N$ ) es pequeño, la tasa de crecimiento de la población no es frenada por el ambiente porque la expresión  $[(K - N)/K]$  tiene un valor de casi 1. Pero a medida que la población ( $N$ ) empieza a acercarse a la capacidad de carga ( $K$ ), la tasa de crecimiento declina porque el valor de  $[(K - N)/K]$  tiende a cero.

Aunque la curva S es una simplificación excesiva de cómo cambian la mayoría de las poblaciones con el tiempo, parece ajustarse a algunas poblaciones que han sido estudiadas en el laboratorio, así como a algunas que han sido estudiadas en la naturaleza. Por ejemplo, Georgyi F. Gause, un ecólogo ruso que condujo experimentos durante la década de 1930, hizo crecer una población de una sola especie, *Paramecium caudatum*, en un tubo de ensayo. Cada día proporcionaba una cantidad limitada de comida (bacterias) y reponía ocasionalmente el medio de crecimiento para eliminar la acumulación de residuos metabólicos. En estas condiciones, la población de *P. caudatum* creció exponencialmente al principio, pero luego su tasa de crecimiento disminuyó a cero y el tamaño de la población se estabilizó (vea la figura 54-5, gráfica de en medio).

Es raro que una población se estabilice en  $K$  (capacidad de carga), aunque temporalmente puede crecer por arriba de  $K$ . Luego descenderá de nuevo hasta la capacidad de carga o por debajo de ella. Algunas veces una población que sobrepasa a  $K$  puede experimentar un *desplome de la población*, un descenso abrupto desde una densidad de población alta a una baja. Un cambio abrupto así suele observarse comúnmente en cultivos de bacterias, zooplancton y otras poblaciones cuyos recursos se han agotado.

La capacidad de carga para los renos, que viven en fríos hábitats nórdicos, está determinada en gran medida por la disponibilidad de forraje invernal. En 1910, los humanos introdujeron una pequeña manada de 26 renos en una de las islas Pribilof en Alaska. La población de renos creció exponencialmente durante alrededor de 25 años hasta que había aproximadamente 2000 renos, muchos más de los que la isla podía mantener, particularmente en el invierno. Los renos pacieron en exceso la vegetación hasta que la vida vegetal casi fue eliminada. Luego, en poco más de una década, a medida que los renos morían de hambre, su número se redujo a 8, un tercio del tamaño de la población introducida original-

mente. La recuperación de la vegetación subártica y ártica después del apacentamiento excesivo puede llevarse de 15 a 20 años, tiempo durante el cual la capacidad de carga para los renos está bastante reducida.

## Repaso

- ¿Qué efecto tiene cada uno de los siguientes en el tamaño de la población?: (1) natalidad, (2) mortalidad, (3) inmigración y (4) emigración.
- ¿Cuál es la diferencia entre una curva en forma de J y una en forma de S en términos de tasa intrínseca de crecimiento y capacidad de carga?
- ¿Cuál sería la diferencia más importante entre gráficas que representen el crecimiento a largo plazo de dos poblaciones de bacterias cultivadas en tubos de ensayo, uno en el que el medio nutriente es repuesto y otro en el que no lo es?

## 53.3 FACTORES QUE AFECTAN EL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN

### OBJETIVO DE APRENDIZAJE

- 4 Contrastar la influencia de los factores dependientes e independientes de la densidad sobre el tamaño de la población, y proporcionar ejemplos de cada uno.

Ciertos mecanismos naturales influyen en el tamaño de la población. Los factores que afectan el tamaño de la población caben en dos categorías: factores dependientes de la densidad y factores independientes de la densidad. Estos dos conjuntos de factores varían en importancia de una especie a otra y, en la mayoría de los casos, es probable que interactúen de manera simultánea para determinar el tamaño de una población.

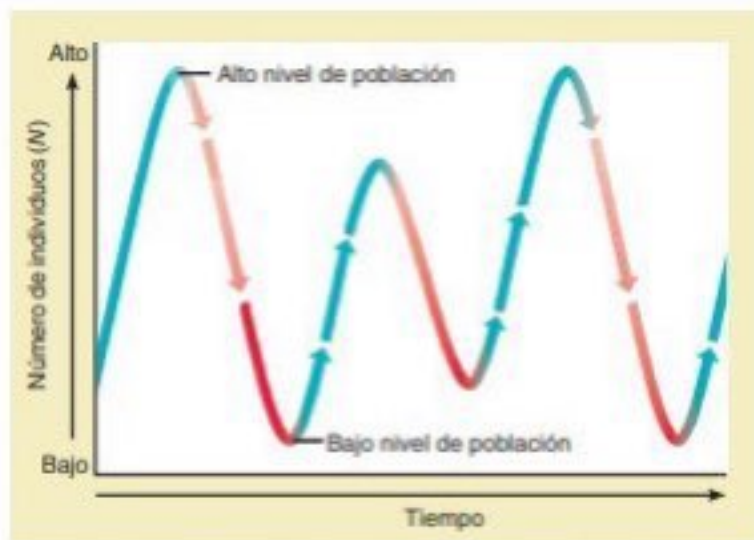
### Los factores dependientes de la densidad regulan el tamaño de una población

Algunas veces la influencia de un factor ambiental sobre los individuos en una población varía con la densidad o apiñamiento de dicha población. Si un cambio en la densidad de población altera la forma en que un factor ambiental afecta a la población, entonces se dice que el factor ambiental es un **factor dependiente de la densidad**.

A medida que la densidad de población aumenta, los factores dependientes de la densidad tienden a disminuir el crecimiento de la población al provocar un incremento en la tasa de mortalidad y/o una disminución en la tasa de natalidad. El efecto de estos factores dependientes de la densidad sobre el crecimiento de la población crece a medida que aumenta la densidad de población; es decir, los factores dependientes de la densidad afectan una proporción mayor, no sólo a un número más grande, de la población. Los factores dependientes de la densidad también pueden afectar el crecimiento de la población cuando la densidad de población declina al disminuir la tasa de mortalidad e/o incrementar la tasa de natalidad. Así, los factores dependientes de la densidad tienden a regular una población a un tamaño relativamente constante que está próximo a la capacidad de carga del ambiente. (Sin embargo, tenga en cuenta que la capacidad de carga del ambiente cambia con frecuencia). Los factores dependientes de la densidad son un excelente ejemplo de un **sistema de retroalimentación negativa** (FIGURA 53-4).

La depredación, enfermedad y competencia son ejemplos de factores dependientes de la densidad. A medida que la densidad de una población aumenta, es más probable que los depredadores encuentren un individuo de una especie de presa dada. Cuando la densidad de población





- ➡ Los factores dependientes de la densidad son cada vez más severos: la población alcanza un máximo y comienza a declinar.
- ➡ Los factores dependientes de la densidad son cada vez más laxos: la población llega a un mínimo y comienza a aumentar.

**FIGURA 53-4** Factores dependientes de la densidad y retroalimentación negativa

Cuando el número de individuos aumenta en una población, los factores dependientes de la densidad provocan un declive de aquélla. Cuando disminuye el número de individuos de una población, un relajamiento de los factores dependientes de la densidad permite que la población se incremente.

es alta, los miembros de una población se encuentran entre sí con mayor frecuencia y aumenta la posibilidad de transmisión de parásitos y organismos causantes de enfermedades infecciosas. A medida que la densidad de población crece, también lo hace la competencia por recursos como espacio vital, comida, abrigo, agua, minerales y luz solar; finalmente, puede alcanzarse un punto en el que muchos miembros de una población no puedan obtener la cantidad mínima de cualquier recurso del que haya escasez. A mayores densidades de población, los factores dependientes de la densidad incrementan la tasa de mortalidad y/o disminuyen la tasa de natalidad, inhibiendo aún más el crecimiento de la población. El efecto opuesto ocurre cuando la densidad de una población decrece. Los depredadores tienen menor probabilidad de encontrar presas individuales, los parásitos y las enfermedades infecciosas tienen menor probabilidad de transmitirse de un huésped a otro y la competencia entre los miembros de la población por recursos como el espacio vital y la comida disminuye.

#### Los factores dependientes de la densidad pueden explicar las razones por las que ciertas poblaciones fluctúan cíclicamente con el tiempo

Los lemmings son pequeños roedores con cola corta que se encuentran en las regiones más frías del hemisferio norte (**FIGURA 53-5**). Son herbívoros que se alimentan de juncias y hierbas en la tundra ártica. Desde hace mucho se sabe que la población de lemmings tiene una oscilación cíclica de tres a cuatro años que suele denominarse "auge y caída". Es decir, la población crece de manera espectacular y luego se colapsa; los picos de población pueden ser de hasta 100 veces el valor de los puntos bajos en el ciclo de población. Muchas otras poblaciones, como la de la liebre de montaña y la del urogallo rojo, también exhiben fluctuaciones cíclicas.

¿Cuál es la fuerza motora detrás de estas fluctuaciones? Se han sugerido varias hipótesis para explicar la periodicidad cíclica de las poblaciones de lemmings y otras de auge y caída; muchas implican factores



**FIGURA 53-5** Lemming

El lemming café (*Lemmus trimucronatus*) vive en la tundra ártica. Aunque las poblaciones de lemmings han sido estudiadas durante décadas, aún no se comprende mucho acerca de la naturaleza cíclica de las oscilaciones de la población de lemmings y sus efectos sobre el ecosistema de la tundra. Esta especie habita desde Alaska hacia el oriente hasta la bahía de Hudson.

dependientes de la densidad. Una posibilidad es que cuando una población de presas se vuelve más densa, excede su abastecimiento de comida; como resultado, la población declina. En el ejemplo de los lemmings, los investigadores han estudiado la forma de varias curvas de población de estos roedores durante sus oscilaciones; los datos sugieren que la población de lemmings decae porque pacen en exceso las plantas, no porque los depredadores se los coman.

Otra explicación es que la densidad de población de los depredadores, como los saltadores de cola larga (aves emparentadas con las gaviotas, que comen lemmings), aumenta en respuesta a la densidad de población creciente de la presa. Pocos saltadores se reproducen cuando la población de lemmings es baja. Sin embargo, cuando la población de lemmings es alta, la mayoría de los saltadores se reproducen y el número de huevos por nidada es mayor de lo normal. A medida que más depredadores consumen las presas abundantes, la población de presas declina. Luego, con menos presas en el área, la población de depredadores disminuye (algunos se dispersan fuera de la zona y se produce menos descendencia).

En 2003, los investigadores de la Universidad de Helsinki, Finlandia, reportaron los resultados de un estudio a largo plazo de los lemmings de collar en Groenlandia, donde observaron ciclos de cuatro años de densidad de población de los lemmings que no eran afectados por la disponibilidad de comida o de espacio vital. Desarrollaron un modelo en el cual las fluctuaciones en la población de lemmings se pronostican con mayor precisión por el hecho de que la población de armiños, miembros de la familia de las comadrejas que se alimentan casi exclusivamente de lemmings, llega a un pico un año después de que la población de lemmings alcanza un máximo. Por otro lado, las poblaciones de otros tres depredadores de lemmings: búhos nevados, zorros árticos y págalos de cola larga (aves relacionadas con las gaviotas), responden de manera más rápida a los cambios en la población de lemmings y por tanto tienden a estabilizar el ciclo de población establecido por los armiños.

Los cambios climáticos también pueden afectar la dinámica de la población de lemmings. En 2008, investigadores de la Universidad de Oslo, Noruega, y un grupo de colaboradores internacionales reportaron una correlación entre el clima y los ciclos de los lemmings. Encontraron que la población de lemmings crece en los años en que pueden sobre-



vivir alimentándose del musgo que crece en el espacio entre el suelo y la capa de nieve. Las poblaciones se reducen en los años más cálidos, cuando un deshielo y recongelamiento ligeros en la nieve elimina este espacio.

Los parásitos también pueden interactuar con sus huéspedes para provocar fluctuaciones cíclicas regulares. Estudios detallados sobre el urogallo rojo han demostrado que incluso poblaciones administradas en reservas de vida silvestre pueden tener oscilaciones cíclicas importantes. La reproducción del urogallo rojo está relacionada con la densidad de nematodos parásitos (lombrices) que viven en los intestinos de los adultos. Menos aves se reproducen con éxito cuando los adultos están infestados de lombrices; así, una alta densidad de lombrices lleva a la disminución de una población. Al conjeturar que la población de urogallo rojo fluctuaba en respuesta a los parásitos, los ecólogos de la Universidad de Stirling en Escocia redujeron o eliminaron exitosamente las fluctuaciones de población en varias poblaciones de urogallo rojo. Lo lograron al atrapar y tratar oralmente a las aves con un producto químico que provoca la expulsión de los gusanos.

### La competencia es un factor importante dependiente de la densidad

La **competencia** es una interacción entre dos o más individuos que intentan usar el mismo recurso esencial, como comida, agua, luz solar o espacio vital, cuya disponibilidad es limitada. El uso del recurso por uno de los individuos reduce la disponibilidad de ese recurso para otros individuos. La competencia ocurre dentro de una población dada (**competencia intraespecífica**) y entre poblaciones de especies diferentes (**competencia interespecífica**). Aquí se consideran los efectos de la competencia intraespecífica; la competencia interespecífica se analizará en el capítulo 54.

Los individuos de la misma especie compiten por un recurso limitado mediante competencia de interferencia o competencia de explotación. En la **competencia de interferencia**, también denominada **competencia tipo concurso**, ciertos individuos dominantes obtienen un abastecimiento adecuado del recurso limitado a expensas de otros miembros de la población; es decir, los individuos dominantes interfieren activamente con el acceso de otros a los recursos. En la **competencia de explotación**, también conocida como **competencia mediante lucha**, todos los individuos en la población "comparten" el recurso limitado de manera más o menos equitativa de modo que a altas densidades de población ninguno obtiene la cantidad que necesita. Las poblaciones de especies en las que opera la competencia de explotación a menudo oscilan con el tiempo y siempre existe el riesgo de que su tamaño descienda a cero. Por el contrario, las especies en las que opera la competencia de interferencia experimentan una caída relativamente pequeña en su tamaño, provocada por la muerte de los individuos incapaces de competir con éxito.

La competencia intraespecífica entre los urogallos rojos implica competencia de interferencia. Cuando las poblaciones de urogallos rojos son pequeñas, las aves son menos agresivas y las más jóvenes establecen un territorio de alimentación (un área defendida contra otros miembros de la misma especie). Sin embargo, cuando la población es grande, el establecimiento de un territorio es difícil porque hay más aves que terreno y los urogallos son mucho más agresivos. Los que quedan sin territorio a menudo mueren por depredación o inanición. Por tanto, las aves con territorios usan una mayor porción del recurso limitado (el territorio con su comida y refugio asociados), mientras las que carecen de él no pueden competir con éxito.

La población de alces en isla Royal, Michigan, la de mayor superficie en el lago Superior, es un ejemplo vívido de competencia de explotación semejante al de la población de renos en las islas Pribilof (aborda-

das antes). La isla Royal difiere de la mayoría de las demás islas en que grandes mamíferos pueden llegar a ella caminando cuando el lago está congelado en invierno. Sin embargo, la distancia mínima por caminar es de 24 km, de modo que este movimiento ha ocurrido con poca frecuencia. Alrededor de 1900, una pequeña manada de alces vagó a través del hielo del lago Superior congelado y llegó a la isla por vez primera. Aproximadamente en 1934, la población de alces en la isla había crecido hasta alrededor de 3000 y ya había consumido casi toda la vegetación comestible. Cuando ya no hubo más este recurso comestible, en 1934 se produjo una hambruna masiva. Más de 60 años después, en 1996, una mortandad semejante reclamó 80% de los alces después de que habían aumentado de nuevo a una alta densidad. Así, la competencia de explotación cuando están de por medio recursos escasos puede resultar en oscilaciones espectaculares de la población.

### Los efectos de los factores dependientes de la densidad son difíciles de evaluar en la naturaleza

La mayoría de los estudios sobre dependencia de la densidad han sido conducidos en entornos de laboratorio donde todos los factores dependientes (e independientes) de la densidad excepto uno son controlados experimentalmente. Pero las poblaciones en entornos naturales están expuestas a un conjunto complicado de variables que cambia de manera continua. Como resultado, en comunidades naturales es difícil evaluar los efectos relativos de diferentes factores dependientes de la densidad.

Ecólogos de la Universidad de California en Davis observaron que en las islas tropicales habitadas por lagartos hay pocas arañas, mientras que en islas sin lagartos hay más arañas y más especies de ellas. Decididos a estudiar experimentalmente estas observaciones, David Spiller y Thomas Schoener eligieron parcelas de vegetación (principalmente arbustos de uva de mar) y encerraron algunas con biombos a prueba de lagartos (**FIGURA 53-6**). En algunas de las parcelas no se permitió que hubiese ningún lagarto; cada cercado de control contenía aproximadamente nueve lagartos. En los cercados se observaron nueve especies de arañas tejedoras de telarañas. Las arañas fueron contadas alrededor de 30 veces desde 1989 hasta 1994. Durante los 4.5 años de observaciones reportadas ahí, las densidades de población de las arañas eran mayores en las parcelas sin lagartos que en las parcelas donde había lagartos. Además, las parcelas sin lagartos tenían más especies de arañas. En consecuencia, es posible concluir que los lagartos controlan las poblaciones de arañas.

Pero incluso este experimento relativamente simple puede explicarse por medio de una combinación de dos factores dependientes de la densidad: depredación (los lagartos comen arañas) y competencia interespecífica (los lagartos compiten con las arañas por insectos presa; es decir, tanto las arañas como los lagartos comen insectos). En este experimento, los efectos de los dos factores dependientes de la densidad en la determinación del tamaño de la población de arañas no pueden evaluarse por separado. Líneas adicionales de evidencia apoyan las acciones de la competencia y la depredación en estos sitios.

### Los factores independientes de la densidad suelen ser abióticos

Cualquier factor ambiental que afecte el tamaño de una población pero que no esté influido por cambios en la densidad de población se denomina **factor independiente de la densidad**. Estos factores suelen ser abióticos. Eventos climáticos aleatorios que reducen el tamaño de la población sirven como factores independientes de la densidad. Dichos factores afectan a menudo la densidad de población de maneras impredecibles. Por ejemplo, una helada asesina, una severa tormenta de nieve,



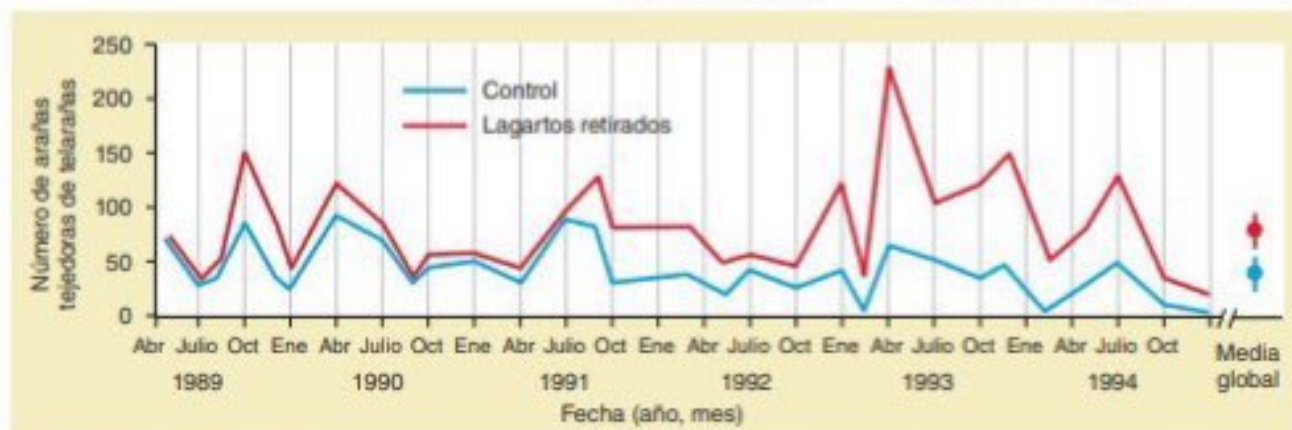
**PREGUNTA:** ¿Cuál es la influencia de los factores dependientes de la densidad sobre el tamaño de la población en un hábitat natural?

**HIPÓTESIS:** Los lagartos reducen las poblaciones de arañas.

**EXPERIMENTO:** Los investigadores condujeron un experimento de campo en el que construyeron parcelas cerradas (vea la fotografía); las arañas y los insectos podían pasar libremente hacia dentro y fuera de la parcela, pero los lagartos no. En algunas parcelas había lagartos; en las demás no los había. Las arañas fueron contadas periódicamente durante un período de 4.5 años. Un experimento anterior indicaba que las parcelas no afectaban el número de arañas tejedoras de telarañas.



Cortés de Thomas W. Schoener



**RESULTADOS Y CONCLUSIÓN:** La gráfica del número medio de arañas tejedoras de telarañas en cada conteo por cercado con lagartos (control, azul) y por cercado sin lagartos (rojo) demuestra que el número de arañas tejedoras de telarañas era consistentemente alto en ausencia de lagartos. Los lagartos pueden controlar las poblaciones de arañas al depredarlas, al competir por los insectos presa o por una combinación de estos factores.

Fuente: gráfica de Spiller, D. A. y T. W. Schoener, "Lizards Reduce Spider Species Richness by Excluding Rare Species". *Ecology*, vol. 79, núm. 2, 1998. Derechos reservados © 1998 Ecological Society of America. Reproducido con autorización.

**FIGURA 53-6** Interacciones de los factores dependientes de la densidad

un huracán, pueden ocasionar reducciones extremas e irregulares en una población vulnerable, sin importar su tamaño y por tanto pueden ser considerados bastante independientes de la densidad.

Considere un factor independiente de la densidad que influye en la población de mosquitos en ambientes árticos. Estos insectos producen varias generaciones por verano y alcanzan una alta densidad de población al final de la estación. La escasez de comida no parece ser un factor limitante para los mosquitos, ni tampoco cualquier falta de estanques en los cuales reproducirse. Lo que impone un límite a la población de nubes de mosquitos es el invierno. Ningún mosquito adulto sobrevive al invierno y toda la población debe crecer de nuevo el siguiente verano a partir de los huevos y larvas en hibernación que sobreviven. Así, el serio clima invernal es un factor independiente de la densidad que afecta las poblaciones árticas de mosquitos.

Los factores independientes y dependientes de la densidad a menudo están correlacionados. Por ejemplo, los animales sociales a menudo resisten condiciones climatológicas peligrosas por conducta colectiva, como en el caso de las ovejas que se agrupan en una tormenta de nieve. En este caso parece que mientras más grande sea la densidad de población de las ovejas, es mejor su capacidad para resistir el estrés ambiental de un factor independiente de la densidad (como una tormenta de nieve).

## Repaso

- ¿Cuáles son tres ejemplos de factores dependientes de la densidad que afectan el crecimiento de la población?
- ¿Cuáles son tres factores independientes de la densidad?

## 53.4 CARACTERÍSTICAS DE HISTORIA DE LA VIDA

### OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

- Contrastar la reproducción semépara e iterópara.
- Distinguir entre especies que exhiben una estrategia *r*, las que muestran una estrategia *K* y las que no se ubican fácilmente en ninguna de estas categorías.
- Describir las curvas de sobrevivencia tipo I, tipo II y tipo III, y explicar cómo las tablas de vida y las curvas de sobrevivencia indican la mortalidad y la sobrevivencia.

Cada especie está adaptada de manera única a su estilo de vida. Pasan muchos años antes que un joven árbol de magnolia florezca y produzca



semillas, mientras que una planta anual germina, florece y muere en una estación. Una pareja de albatros de ceja negra produce una sola cría cada año, pero una pareja de albatros cabeza gris produce una sola cría cada dos años.

Se dice que las especies que dedican su energía a un solo esfuerzo reproductivo inmenso son **semélparas**. La mayoría de los insectos e invertebrados, muchas plantas y algunas especies de peces exhiben semelparidad. Por ejemplo, el salmón del Pacífico eclosiona en agua dulce y nada hacia el océano, donde vive hasta la madurez. Los salmones maduros nadan de regreso del océano por los mismos ríos o corrientes en los que eclosionaron para desovar (reproducirse). Después de que han desovado, los salmones mueren.

Los agaves son plantas semélparas comunes en áreas semitropicales y tropicales. Las gruesas hojas carnosas de la planta de agave están apiladas en un rosetón en la base del tallo. Comúnmente denominadas planta del siglo porque erróneamente se consideraba que florecían una vez cada cien años, los agaves pueden florecer después de los 10 años de edad o algo así, después de lo cual toda la planta muere (**FIGURA 53-7**).

Muchas especies son **iteróparas** y exhiben ciclos de reproducción repetidos; es decir, reproducción durante varias temporadas de apareamiento a lo largo de su existencia. La iteroparidad es común en la mayoría de los vertebrados, así como en las plantas herbáceas, matorrales y árboles perennes. La sincronización de la reproducción, más pronto o más tarde en la vida, es un aspecto crucial de la iteroparidad e implica concesiones. Por un lado, la reproducción temprana en la vida puede

significar una probabilidad reducida de sobrevivencia (porque un individuo gasta energía en la reproducción en lugar de en su propio desarrollo), la cual reduce el potencial de una reproducción posterior. Por otro lado, la reproducción tardía en la vida significa que el individuo tiene menos tiempo para eventos reproductivos adicionales.

Los ecólogos tratan de comprender la consecuencia adaptativa de varias **características de historia de la vida**, como la semelparidad y la iteroparidad. Adaptaciones como la tasa de reproducción, la edad a la que se alcanza la madurez y la **fecundidad** (capacidad potencial de producir descendencia), forman parte de las características de historia de la vida de una especie, e influyen la sobrevivencia y reproducción de un organismo. La capacidad de un individuo para reproducirse con éxito, haciendo así una contribución genética a las generaciones futuras de una población, se denomina **aptitud** (recuerde el análisis de la aptitud en el capítulo 19).

Aunque existen muchas historias de vida, algunos ecólogos reconocen dos extremos: las especies seleccionadas *r* y las especies seleccionadas *K*. Al leer las siguientes descripciones de selección *r* y selección *K* tenga en cuenta que estos conceptos, aunque son de utilidad, simplifican demasiado la mayoría de las historias de vida. Las especies tienden a poseer una combinación de rasgos de selección *r* y selección *K*, así como rasgos que no es posible clasificar en ninguna de las dos categorías. Además, algunas poblaciones dentro de una especie pueden exhibir las características de la selección *r*, mientras otras poblaciones en ambientes diferentes pueden asumir rasgos de la selección *K*.

Las poblaciones descritas por el concepto de **selección *r*** poseen rasgos que contribuyen a una alta tasa de crecimiento de población. Recuerde que *r* designa la tasa de crecimiento per cápita. Debido a que estos organismos tienen una *r* alta, los biólogos los denominan **estrategas *r*** o **especies seleccionadas *r***. Tamaño corporal pequeño, madurez prematura, vida corta, progenies numerosas y poco o ningún cuidado parental son típicos de muchos estrategas *r*, que son oportunistas que se encuentran en ambientes variables, temporales o impredecibles donde la probabilidad de sobrevivencia a largo plazo es baja. Algunos de los mejores ejemplos de los estrategas *r* son los insectos, como los mosquitos, y plantas como las amapolas mostradas en la fotografía al principio del capítulo. Luego de un periodo de lluvia, estas plantas anuales del desierto crecen rápidamente a partir de semillas, florecen y producen semillas, y luego mueren.

En poblaciones descritas por el concepto de **selección *K***, los rasgos maximizan la posibilidad de sobrevivencia en un ambiente donde el número de individuos está cerca de la capacidad de carga (*K*) del ambiente. Estos organismos, denominados **estrategas *K*** o **especies seleccionadas *K***, no producen grandes cantidades de descendencia. Se caracterizan por tener largas duraciones de vida con bajo desarrollo, reproducción tardía, gran tamaño corporal y baja tasa de reproducción. Los estrategas *K* tienden a encontrarse en ambientes relativamente constantes o estables, donde tienen una alta habilidad competitiva. Los árboles secoya, así como la mayoría de los árboles de los bosques tropicales, son clasificados como estrategas *K*. Los animales que son estrategas *K* suelen invertir en el cuidado parental de sus crías. Por ejemplo, los cárabos (*Strix aluco*) son estrategas *K* que forman vínculos de pareja para toda la vida, con ambos miembros de un par viviendo y cazando en territorios adyacentes bien definidos. Su reproducción es regulada según los recursos, especialmente el suministro de alimentos, presentes en sus territorios. En un año promedio, 30% de las aves no se reproducen en absoluto. Si el suministro de alimentos es más limitado de lo que indicaba inicialmente, muchos de los que se reproducen fracasan en incubar sus huevos. Rara vez los búhos ponen el número máximo de huevos que son fisiológicamente capaces de engendrar y la reproducción suele ser retrasada hasta muy entrada la estación, cuando ha crecido la población de roedores de los que dependen.



### FIGURA 53-7 Semelparidad

Los agaves florecen una vez y luego mueren. El agave es una planta suculenta con hojas en forma de espada dispuestas en forma de rosetón alrededor de un tallo corto. Se muestra un *Agave shawii*, cuyas hojas crecen hasta 30 cm. Observe el tallo floral, que puede crecer hasta 3 m de alto.



Así, la conducta de los cárbos asegura un mejor éxito reproductivo de los individuos y conduce a una población estable cerca de la capacidad de carga del ambiente o justo en ella. El hambre, un indicador de que la población de cárbos ha excedido la capacidad de carga, ocurre muy pocas veces.

## Las tablas de vida y las curvas de sobrevivencia indican mortalidad y sobrevivencia

Una **tabla de vida** puede elaborarse para mostrar los datos de mortalidad y sobrevivencia de una población o **cohorte**, un grupo de individuos de la misma edad, en diferentes etapas de su vida. Las compañías de seguros fueron las primeras en usar tablas de vida para calcular la relación entre la edad de un cliente y la probabilidad de que sobreviviera para pagar suficientes primas de seguro para saldar el costo de la póliza. Los ecólogos elaboran estas tablas para animales y plantas con base en datos que dependen de una variedad de métodos de muestreo de poblaciones y técnicas para determinar la edad.

En la **TABLA 53-2** se muestra una tabla de vida para una cohorte de 530 ardillas grises. Las dos primeras columnas muestran las unidades de edad (años) y el número de individuos en la cohorte que estaban vivos al inicio de cada intervalo de edad (los datos reales reunidos en el campo por el ecologista). Los valores de la tercera columna (la proporción de vivos al inicio de cada intervalo de edad) se calculan al dividir cada número en la columna 2 entre 530, el número de ardillas en la cohorte original. Los valores en la cuarta columna (la proporción de muertes durante cada intervalo de edad) se calculan usando los valores en la tercera columna, al restar el número de sobrevivientes al inicio del siguiente intervalo de los vivos al inicio del intervalo actual. Por ejemplo, la proporción de muertes durante el intervalo 0-1 años es  $1.000 - 0.253 = 0.747$ . La última columna, la tasa de mortalidad para cada intervalo de edad, se calcula al dividir la proporción de muertes durante el intervalo de edad (columna 4) entre la proporción de vivos al inicio del intervalo de edad (columna 3). Por ejemplo, la tasa de mortalidad para el intervalo de edad de 1-2 años es  $0.147 \div 0.253 = 0.581$ .

La **sobrevivencia** es la probabilidad de que un individuo dado en una población o cohorte sobreviva a una edad particular. Al graficar el logaritmo (base 10) del número de individuos sobrevivientes contra la edad, desde el nacimiento hasta la edad máxima alcanzada por cualquier individuo, se obtiene una **curva de sobrevivencia**. En la **FIGURA 53-8** se muestran las tres curvas de sobrevivencia más importantes reconocidas por los ecólogos.

En la **sobrevivencia tipo I**, como se ejemplifica con el bisonte y los humanos, las crías y los que están en edad reproductiva tienen mayor probabilidad de sobrevivir. La probabilidad de sobrevivencia disminuye más rápido con el aumento de la edad; la mortalidad se concentra más tarde en la vida. En la **FIGURA 53-9** se muestra una curva de sobrevivencia para una población natural de flox de Drummond, una planta nativa anual del este de Texas que se distribuyó ampliamente en el suroeste de Estados Unidos luego de escapar al cultivo. Debido a que la mayoría de las plántulas de flox sobreviven para reproducirse, después de germinar la planta exhibe una sobrevivencia tipo I típica de las anuales.

En la **sobrevivencia tipo III**, la probabilidad de mortalidad es mayor en la etapa temprana de la vida y los individuos que han evitado una

**TABLA 53-2**

Tabla de vida para una cohorte de 530 ardillas grises (*Sciurus carolinensis*)

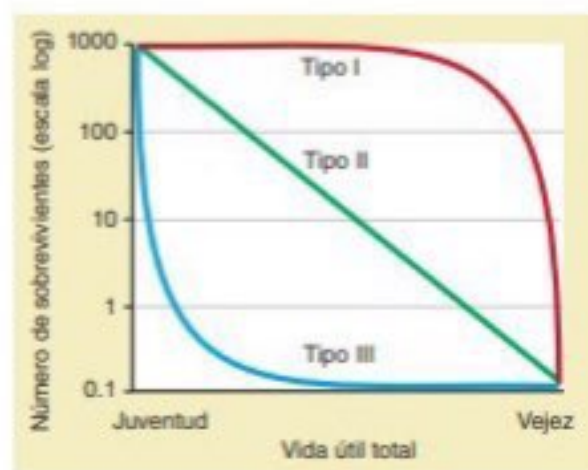
Intervalo de edad (años)	Número de vivos al inicio del intervalo de edad	Proporción de vivos al inicio del intervalo de edad	Proporción de muertes durante el intervalo de edad	Tasa de mortalidad para el intervalo de edad
0-1	530	1.000	0.747	0.747
1-2	134	0.253	0.147	0.581
2-3	56	0.106	0.032	0.302
3-4	39	0.074	0.031	0.418
4-5	23	0.043	0.021	0.488
5-6	12	0.022	0.013	0.591
6-7	5	0.009	0.006	0.666
7-8	2	0.003	0.003	1.000
8-9	0	0.000	0.000	—

Fuente: Adaptado de Smith, R. L. y T. M. Smith. *Elements of Ecology*, 4a. ed., tabla T3.1, p. T50. Benjamin/Cummings Science Publishing, San Francisco, 1998.

muerte temprana ulteriormente tienen mayor probabilidad de sobrevivencia; es decir, la posibilidad de sobrevivir crece con el aumento de edad. La sobrevivencia tipo III es característica de las ostras; las ostras jóvenes tienen tres etapas larvarias de desplazamiento libre antes de establecerse y secretar una concha. Estas larvas son vulnerables a la depredación y pocas sobreviven para llegar a la edad adulta.

En la **sobrevivencia tipo II**, que es intermedia entre los tipos I y III, la probabilidad de sobrevivencia no cambia con la edad. La probabilidad de muerte es igualmente probable en todos los grupos de edad, lo que resulta en un decremento lineal en la supervivencia. Es probable que esta constancia resulte de eventos esencialmente aleatorios que provocan la muerte con poco sesgo en la edad. Aunque esta relación entre edad y sobrevivencia es rara, algunos lagartos exhiben sobrevivencia tipo II.

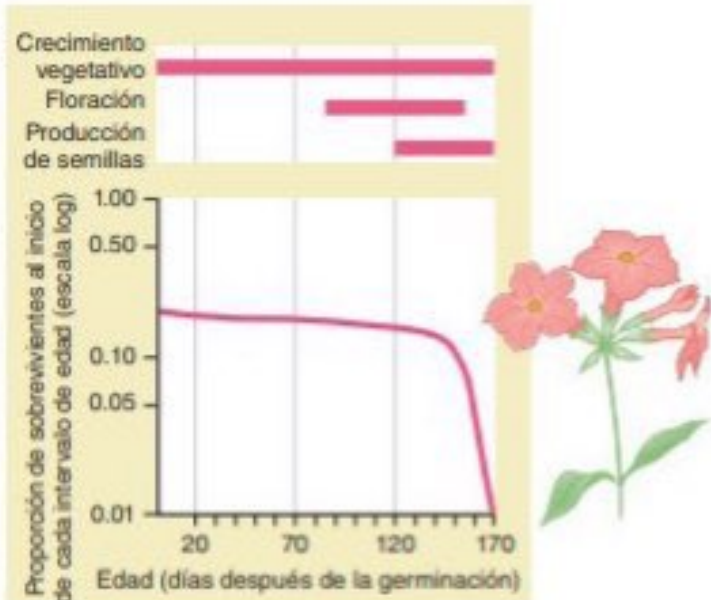
Las tres curvas de sobrevivencia son generalizaciones y pocas poblaciones se ajustan exactamente a una de las tres. Algunas especies tienen un tipo de sobrevivencia durante su vida temprana y otro de adultos. Por ejemplo, las gaviotas empiezan con una curva de sobrevivencia tipo III pero desarrollan una tipo II cuando son adultas (**FIGURA 53-10**). La curva de sobrevivencia mostrada en esta figura es característica de las



**FIGURA 53-8 Animada** Curvas de sobrevivencia

Estas curvas representan la sobrevivencia ideal de especies en las cuales la mortalidad es mayor a edad avanzada (tipo I), se distribuye uniformemente en todos los grupos de edad (tipo II) y es máxima entre las crías (tipo III). La sobrevivencia de la mayoría de los organismos puede compararse con estas curvas.





**FIGURA 53-9** Curva de sobrevivencia de una población de flox de Drummond

El flox de Drummond tiene una curva de sobrevivencia tipo I después de la germinación de las semillas. Las barras arriba de la gráfica indican las varias etapas en la historia de vida del flox de Drummond. Los datos fueron reunidos en Nixon, Texas, en 1974 y 1975. La sobrevivencia sobre el eje y empieza en 0.296 en lugar de en 1.00 porque el estudio consideró la muerte durante el período latente de las semillas antes de la germinación (no se muestra). (Tomado de: Leverich, W. J. y D. A. Levin, "Age-Specific Survivorship and Reproduction in *Phlox drummondii*". *American Naturalist*, vol. 113, núm. 6, p. 1148, 1979. Derechos reservados © 1979 University of Chicago Press. Reproducido con autorización.

aves en general. Observe que la mayoría de las muertes ocurre inmediatamente después de eclosionar, a pesar de la protección y cuidado proporcionado a los polluelos por el padre. Los polluelos de las gaviotas mueren por depredación o ataque de otras gaviotas, clima inclemente, enfermedades infecciosas o hambre luego de la muerte del padre. Una vez que los polluelos se vuelven independientes, su sobrevivencia aumenta de manera espectacular y la muerte ocurre aproximadamente a la misma tasa a lo largo del resto de sus vidas. Pocas o ninguna gaviota mueren por las enfermedades degenerativas de la "vejez" que ocasionan la muerte de la mayoría de los humanos.

## Repaso

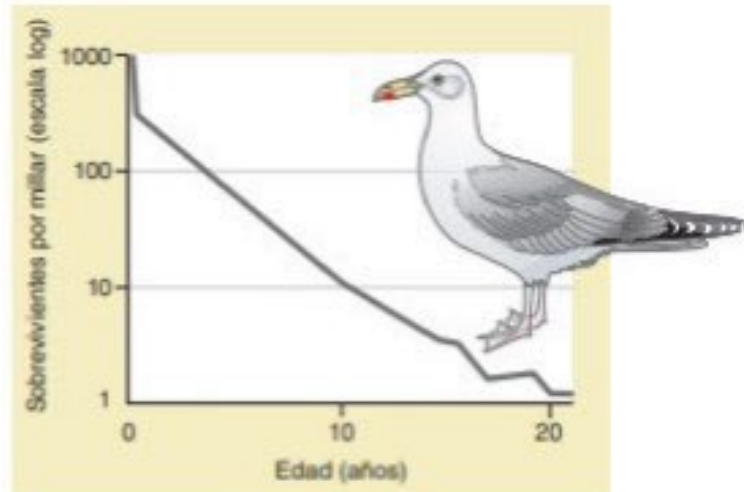
- ¿Cuáles son las ventajas de la semelparidad? ¿Y de la iteroparidad? ¿Hay desventajas?
- ¿Por qué el cuidado parental de las crías es una característica común de los estrategas K?
- ¿Todas las curvas de sobrevivencia se ajustan claramente a los modelos tipo I, II o III? Explique su respuesta.

## 53.5 METAPOBLACIONES

### OBJETIVO DE APRENDIZAJE

- Definir metapoblación, y distinguir entre hábitats fuente y hábitats sumidero.

El ambiente natural es un **paisaje** heterogéneo que consta de ecosistemas interactuantes que proporcionan una variedad de parches de hábi-



**FIGURA 53-10** Curva de sobrevivencia para una población de gaviotas

Las gaviotas (*Larus argentatus*) tienen sobrevivencia tipo III cuando son crías y sobrevivencia tipo II cuando son adultas. Los datos fueron obtenidos de la isla Kent, Maine, durante un período de cinco años en la década de 1930; a las gaviotas crías se les colocó una cinta para identificarlas. El muy ligero aumento antes de los 20 años de edad se debe a error de muestreo. (Paynter, R. A., Jr. "A New Attempt to Construct Lifetables for Kent Island Herring Gulls". *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, vol. 133, núm. 11, pp. 489-528, 1966).

tats. Los paisajes, que suelen tener muchos kilómetros cuadrados de área, abarcan áreas de terreno más grandes que los ecosistemas individuales. Por ejemplo, considere un bosque. El paisaje boscoso es un mosaico de diferentes elevaciones, temperaturas, niveles de precipitación, humedad del suelo, tipos de suelo y otras propiedades. Debido a que cada especie tiene sus propios requerimientos de hábitat, esta heterogeneidad en las propiedades físicas se ve reflejada en los diferentes organismos que ocupan los diversos parches en el paisaje (**FIGURA 53-11**). Algunas especies existen en rangos de territorio muy estrechos, mientras que otras tienen distribuciones de hábitat más amplias.

Los ecólogos poblacionales han descubierto que muchas especies no están distribuidas como una gran población a lo largo del paisaje. En lugar de ello, muchas especies existen como una serie de poblaciones locales distribuidas en distintos parches del hábitat. Cada población local tiene sus propias características demográficas, como tasas de nacimiento, mortalidad, emigración e inmigración. Una población que está dividida en varias poblaciones locales entre las cuales los individuos se dispersan ocasionalmente (emigran e inmigran) se conoce como **metapoblación**. Por ejemplo, observe las varias poblaciones locales de roble rojo en la ladera montañosa en la figura 53-11b.

La distribución espacial de una especie ocurre porque los diferentes hábitats varían en idoneidad, desde aceptable hasta preferida. Los sitios preferidos son hábitats más productivos que incrementan la probabilidad de sobrevivencia y éxito reproductivo para los individuos que viven ahí. Los buenos hábitats, denominados **hábitats fuente**, son áreas donde el éxito reproductivo es mayor que la mortalidad local. Las **poblaciones fuente** suelen tener densidades de población mayores que las poblaciones en sitios menos adecuados, y los individuos excedentes en el hábitat fuente se dispersan y encuentran otro hábitat donde establecerse y reproducirse.

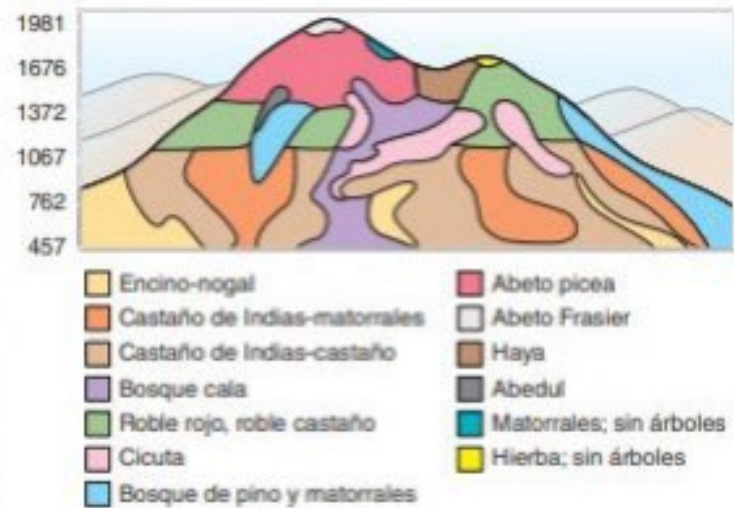
Los individuos que viven en hábitats de menor calidad pueden sufrir muerte o, en caso de sobrevivir, poco éxito reproductivo. Los hábitats de menor calidad, denominados **hábitats sumidero** son áreas donde el éxito reproductivo local es menor que la mortalidad local. Sin





(a) Esta vista a principios de la primavera del valle Deep Creek en el Parque Nacional Great Smoky Mountains da una idea de la heterogeneidad del paisaje. Durante el verano, cuando toda la vegetación es verde oscuro, el paisaje parece homogéneo.

Elevación (m)



(b) Una evaluación de la distribución de la vegetación en una ladera común orientada al oeste en el Parque Nacional Great Smoky Mountains revela que el paisaje consta de parches. El castaño de Indias es un especie de castaño (*Quercus prinus*); el matorral es un área dentro del bosque de castaños donde los árboles están bastante dispersos y las laderas debajo están cubiertas por un crecimiento espeso de arbustos de laurel (*Kalmia*); el bosque cala es un sitio mixto de árboles caducifolios.

### FIGURA 53-11 La naturaleza de mosaico de los paisajes

(Adaptado de Whittaker, R. H., "Vegetation of the Great Smoky Mountains". *Ecological Monographs*, vol. 26, 1956).

inmigración de otras áreas, una **población sumidero** declina hasta la extinción. Si una población local se extingue, los individuos de un hábitat fuente pueden recolonizar después el hábitat vacante. Entonces, los hábitats fuente y sumidero están vinculados mutuamente por la dispersión (FIGURA 53-12).

Las metapoblaciones se están volviendo más comunes a medida que los humanos modifican el paisaje al fragmentar hábitats para aco-

modar casas y fábricas, campos agrícolas y explotación forestal. Como resultado, el concepto de metapoblaciones, en particular a medida que se relacionan con especies en peligro y amenazadas, se ha convertido en un área de estudio importante en la biología de la conservación.

### Repaso

- ¿Qué es una metapoblación?
- ¿Cómo se distingue entre un hábitat fuente y un hábitat sumidero?

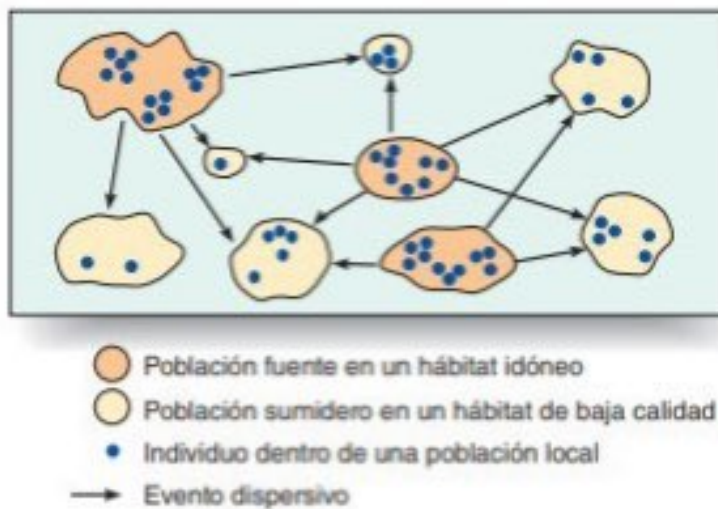


FIGURA 53-12 Poblaciones fuente y sumidero en una metapoblación hipotética

Las poblaciones locales en los parches de hábitat que se muestran aquí conforman colectivamente la metapoblación. Los hábitats fuente proveen individuos que emigran y colonizan los hábitats sumidero. Estudiada a lo largo del tiempo, se muestra que la metapoblación existe como un patrón cambiante de parches de hábitat ocupados y vacantes.

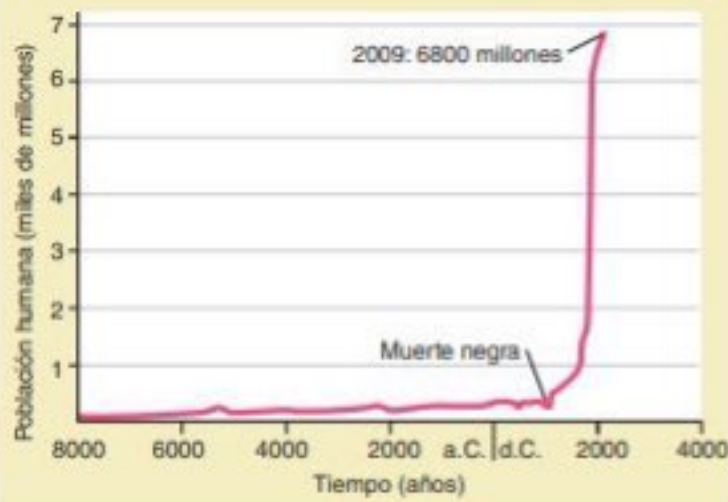
## 53.6 POBLACIONES HUMANAS

### OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

- Resumir la historia del crecimiento de la población humana.
- Explicar cómo los países altamente desarrollados y los países en desarrollo difieren en características de población tales como tasa de mortalidad infantil, tasa total de fertilidad, fertilidad a nivel de reemplazo y estructura de edad.
- Distinguir entre sobrepoblación humana y sobrepoblación de consumo.

Ahora que se han abordado algunos de los conceptos básicos de ecología de poblaciones, es posible aplicar estos conceptos a la población humana. Analice la FIGURA 53-13, que muestra el aumento mundial de la población humana desde el desarrollo de la agricultura hace aproximadamente 10,000 años. Ahora vuelva a revisar la figura 53-2 y compare las dos curvas. La curva característica en forma de J del crecimiento exponencial de la población mostrada en la figura 53-13 refleja la cantidad decreciente de tiempo que tomó cada vez añadir mil millones de personas a las cifras. Fueron necesarios miles de años para que la población humana





**FIGURA 53-13** Crecimiento de la población humana

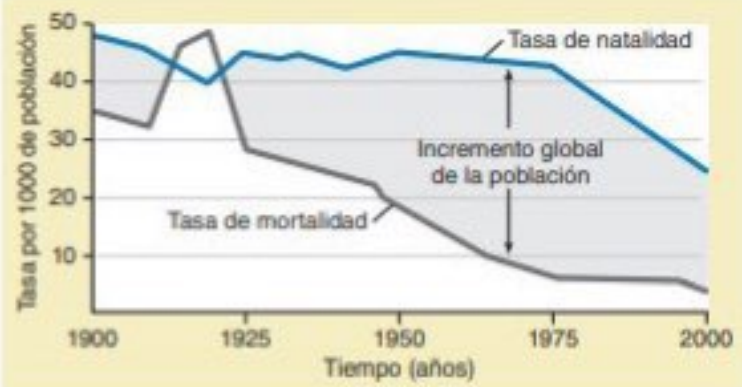
Durante los últimos 1000 años, la población humana ha crecido de manera casi exponencial. Los expertos en demografía pronostican que la población se nivelará durante el siglo XXI, formando la curva en forma de S observada en otras especies. (La muerte negra se refiere a una enfermedad devastadora, probablemente la peste bubónica, que diezmo a Europa y Asia en el siglo XIV).

alcanzara mil millones, un hito que se llevó a cabo alrededor de 1800. Fueron necesarios 130 años para alcanzar dos mil millones (en 1930), 30 años para alcanzar tres mil millones (en 1960), 15 para llegar a cuatro mil millones (en 1975), 12 años para alcanzar cinco mil millones (en 1987) y 12 años para llegar a seis mil millones (en 1999). La Organización de Naciones Unidas informaron en 2011 que la población humana llegó a los siete mil millones.

Thomas Malthus (1766-1834), un clérigo y economista británico, fue uno de los primeros en reconocer que la población humana no podía continuar creciendo de manera indefinida (vea el capítulo 18). Señaló que el crecimiento de la población humana no siempre es deseable (una opinión contraria a lo que en esa época se creía, aunque en la actualidad todavía hay quienes siguen pensando igual) y que la población humana es capaz de crecer más rápido que el suministro de alimentos. Sostenía que las consecuencias inevitables del crecimiento de la población son hambruna, enfermedades y guerra.

La población mundial actualmente está creciendo en alrededor de 83 millones de personas cada año. Alcanzó 6800 millones a mediados de 2009. Este cambio no fue provocado por un incremento en la tasa de natalidad (*b*). De hecho, la tasa de natalidad mundial en realidad ha descendido durante los pasados 200 años. En lugar de ello, el incremento de la población se debe a una disminución espectacular en la tasa de mortalidad (*d*). Esta reducción en la mortalidad ha ocurrido principalmente a causa de más producción de alimentos, mejores cuidados médicos y mejores prácticas de saneamiento que han incrementado las esperanzas de vida de una gran mayoría de la población mundial. Por ejemplo, de 1920 a 2000, la tasa de mortalidad en México descendió de aproximadamente 40 por cada 1000 individuos a 4 por cada 1000, mientras la tasa de natalidad cayó de aproximadamente 40 por cada 1000 individuos a 24 por cada 1000 (**FIGURA 53-14**).

La población humana ha llegado a un momento de decisión. Aunque las cifras continúan creciendo, la tasa de crecimiento per cápita mundial (*r*) ha declinado a lo largo de varios años en el pasado, de un máximo de 2.2% al año a mediados de la década de 1960 hasta 1.2% al año en 2009. Los expertos en población en la Organización de Naciones



**FIGURA 53-14** Tasas de natalidad y mortalidad en México, 1900 a 2000

Las tasas de natalidad y mortalidad declinaron durante el siglo XX, pero debido a que la tasa de mortalidad declinó mucho más rápido que la de natalidad, México ha experimentado una alta tasa de crecimiento. (La alta tasa de mortalidad antes de 1920 fue ocasionada por la Revolución Mexicana; Population Reference Bureau).

Unidas y el Banco Mundial han proyectado que la tasa de crecimiento puede continuar disminuyendo lentamente hasta alcanzar una tasa de crecimiento poblacional cero. Así, el crecimiento exponencial de la población humana podría terminar y, en caso de hacerlo, la curva S podría sustituir a la curva J. Los demógrafos proyectan que un **crecimiento poblacional cero**, el punto en que la tasa de natalidad es igual a la tasa de mortalidad ( $r = 0$ ) ocurrirá hacia fines del siglo XXI.

Las últimas proyecciones disponibles (2009) del Population Reference Bureau, con base en datos de la Organización de Naciones Unidas, pronostican que la población humana excederá los 9300 millones en el año 2050. Ésta es una proyección "media"; dichas proyecciones de población son ejercicios de "qué ocurriría si". Dadas ciertas hipótesis sobre futuras tendencias en la natalidad, mortalidad y dispersión, los expertos en población pueden calcular la población de un área para un número dado de años en el futuro. Las proyecciones de población indican los cambios que podrían ocurrir, aunque deben ser interpretadas con cuidado porque varían en función de las hipótesis que se hayan planteado. Pequeñas diferencias en la fertilidad, así como en las tasas de mortalidad, producen grandes diferencias en los pronósticos de población.

El principal factor desconocido en cualquier escenario de crecimiento de población es la capacidad de carga de la Tierra. Según Joel Cohen, profesor adjunto en la Universidad Rockefeller y en la Universidad de Columbia, la mayoría de las estimaciones publicadas de cuánta población puede soportar la Tierra varían de 4 mil millones a 16 mil millones. Estas estimaciones varían tanto a causa de las hipótesis que se hacen sobre estándar de vida, consumo de recursos, innovaciones tecnológicas y generación de desechos. Si se quiere que todas las personas tengan un elevado nivel de bienestar material equivalente a los estilos de vida comunes en países altamente desarrollados, entonces resulta evidente que la Tierra será capaz de mantener muchos menos humanos que si todos viven justo por arriba del nivel de subsistencia. Así, la capacidad de carga de la Tierra para la población humana no es decidida simplemente por restricciones ambientales naturales. Las elecciones y valores humanos deben ser tomados en cuenta en la evaluación.

Tampoco es claro qué le ocurrirá a la población humana si se aproxima a la capacidad de carga o cuando lo hará. Los optimistas sugieren que la población humana se estabilizará debido a un decremento en la tasa de natalidad. Algunos expertos asumen un punto de vista más pesimista y pronostican que la degradación ampliamente distribuida



del ambiente provocada por las cifras siempre en aumento hará que la Tierra sea inhabitable para los humanos y otras especies. Estos expertos sostienen que ocurrirá una ola masiva de sufrimiento y muerte humana. Algunos expertos creen que la población humana ya ha excedido la capacidad de carga del ambiente, una situación potencialmente peligrosa que amenaza la sobrevivencia a largo plazo de la especie humana.

## No todos los países tienen la misma tasa de crecimiento

Aunque las cifras de la población mundial ilustran tendencias globales, no describe otros aspectos importantes de la historia de la población humana, como las diferencias en la población de un país a otro. La **demografía humana**, la ciencia que trata con estadísticas sobre la población humana como tamaño, densidad y distribución, proporciona información sobre las poblaciones de varios países. Como quizá sepa el lector, no todas las partes del mundo tienen las mismas tasas de aumento de población. Los países pueden clasificarse en dos grupos: los altamente desarrollados y los que están en vías de desarrollo, con base en sus tasas de crecimiento de la población, grado de industrialización y prosperidad relativa (TABLA 53-3).

Los **países altamente desarrollados**, como Estados Unidos, Canadá, Francia, Alemania, Suecia, Australia y Japón, tienen bajas tasas de crecimiento de población y están altamente industrializados con respecto al resto del mundo. Los países altamente desarrollados tienen las menores tasas de natalidad del mundo. En efecto, algunos países altamente desarrollados como Alemania tienen tasas de natalidad justo por debajo de las necesarias para sostener la población, por lo que declinan lentamente en número. Los países altamente desarrollados también tienen bajas **tasas de mortalidad infantil** (el número de muertes infantiles por cada 1000 nacidos vivos). Por ejemplo, la tasa de mortalidad infantil de Estados Unidos fue de 6.6 en 2009, en comparación con una tasa de mortalidad infantil mundial de 46.

Los países altamente desarrollados también tienen mayores esperanzas de vida (78 años al nacer en Estados Unidos, contra 69 años en todo el mundo) y mayor PIB en términos de paridad del poder adquisitivo per cápita (\$46,970 en Estados Unidos contra \$10,090 en el resto del mundo). El PIB en términos de paridad del poder adquisitivo per cápita es el Producto Interno Bruto en términos de paridad del poder adquisitivo dividido entre la población a la mitad del año. Indica la cantidad de bienes y servicios que un ciudadano promedio de esa región o país particular puede adquirir en Estados Unidos.

Los **países en desarrollo** caben en dos subcategorías: moderadamente desarrollados y menos desarrollados. México, Turquía, Tailandia

y la mayoría de los países de Sudamérica son ejemplos de **países moderadamente desarrollados**. Sus tasas de natalidad y mortalidad infantil suelen ser mayores que las de los países altamente desarrollados, aunque dichas tasas están declinando. Los países moderadamente desarrollados tienen un nivel medio de industrialización y su PIB en términos de paridad del poder adquisitivo per cápita es inferior al de los países altamente desarrollados.

Bangladesh, Nigeria, Etiopía, Laos y Camboya son ejemplos de **países menos desarrollados**. Estos tienen las tasas de natalidad más altas, las tasas de mortalidad infantil más elevadas, las esperanzas de vida más bajas y el menor PIB medio en términos de paridad del poder adquisitivo per cápita del mundo.

Una forma de representar el crecimiento de población de un país es determinar su **tiempo de duplicación**, la cantidad de tiempo necesaria para duplicar el tamaño de su población, en el supuesto de que su tasa de crecimiento actual no cambiara. Una fórmula simplificada para el tiempo de duplicación ( $t_d$ ) es  $t_d = 70 \div r$ . (La verdadera fórmula implica cálculo diferencial y rebasa el alcance de este texto. La fórmula simplificada tiene en realidad muchas aplicaciones prácticas; por ejemplo, puede usarse para estimar en cuánto tiempo se duplicará una cantidad de dinero en una cuenta de ahorro a una tasa de interés compuesto específica).

Al considerar el tiempo de duplicación de un país es posible identificarlo como un país con un desarrollo alto, moderado o menor; mientras más corto es el tiempo de duplicación, menos desarrollado es el país en cuestión. A las tasas de crecimiento de 2009, el tiempo de duplicación aproximado es 26 años para Etiopía, 33 años para Laos, 58 años para Turquía, 117 años para Tailandia, 117 años para Estados Unidos y 175 años para Francia.

También resulta instructivo analizar la **fertilidad a nivel de reemplazo**, el número de niños que debe producir una pareja para "reemplazarse" a sí mismos. La fertilidad a nivel de reemplazo suele darse como 2.1 niños en países altamente desarrollados y 2.7 niños en países en desarrollo. El número siempre es mayor que 2 porque algunos niños mueren antes de llegar a una edad reproductiva. Las tasas de mortalidad infantil más altas son la razón más importante por la cual los niveles de reemplazo en los países en desarrollo sean mayores que en los países altamente desarrollados. La **tasa de fertilidad global**, el número promedio de niños nacidos de una mujer durante su vida útil, es 2.6 en todo el mundo, lo cual está bastante por arriba de los niveles de reemplazo. Sin embargo, ha descendido por debajo de dichos niveles, hasta 1.7, en los países altamente desarrollados. La tasa de fertilidad global en Estados Unidos es mayor que en otros países industrializados: 2.1.

**TABLA 53-3** Comparación de datos de población de 2009 en países desarrollados y en desarrollo seleccionados

	Desarrollado	En desarrollo	
	(Altamente desarrollado) Estados Unidos	(Moderadamente desarrollado) Brasil	(Menos desarrollado) Etiopía
Tasa de fertilidad	2.1	2.0	5.3
Tiempo de duplicación	117 años	70 años	26 años
Tasa de mortalidad infantil	6.6 por cada 1000	24 por cada 1000	77 por cada 1000
Esperanza de vida al nacer	78 años	73 años	53 años
PIB en términos de paridad del poder adquisitivo per cápita (en dólares de E. U.)	\$46,970	\$10,070	\$870
Mujeres casadas entre 15 y 49 años que usan métodos anticonceptivos modernos	68%	70%	14%

Fuente: Population Reference Bureau.



TABLA 53-4

Cambios en la fertilidad en países en desarrollo seleccionados

País	Tasa de fertilidad global	
	1960-1965	2009
Bangladesh	6.7	2.5
Brasil	6.2	2.0
China	5.9	1.6
Egipto	7.1	3.0
Guatemala	6.9	4.4
India	5.8	2.7
Kenia	8.1	4.9
México	6.8	2.3
Nepal	5.9	3.1
Nigeria	6.9	5.7
Tailandia	6.4	1.8

Fuente: Population Reference Bureau.

La población en muchos países en desarrollo está empezando a tender a la estabilización. La tasa de fertilidad debe disminuir para que la población se estabilice (TABLA 53-4; observe la disminución general en la tasa de fertilidad global desde la década de 1960 hasta 2009 en los países en desarrollo seleccionados). La tasa de fertilidad global en los países en desarrollo ha disminuido desde un promedio de 6.1 niños por mujer en 1970 hasta 3.1 en 2009 (con excepción de China) o 2.7 si se incluye a China. La fertilidad es muy variable en los países en desarrollo y aunque en muchos de éstos las tasas de fertilidad han disminuido, es necesario recordar que la mayoría todavía siguen excediendo la fertilidad a nivel de reemplazo. En consecuencia, las poblaciones en estos países siguen creciendo. Además, aun cuando las tasas de fertilidad sean iguales a la fertilidad a nivel de reemplazo, la población seguirá creciendo durante algún tiempo. Para comprender este hecho es necesario analizar la estructura de edad de varios países.

### La estructura de edad de un país ayuda a pronosticar el crecimiento futuro de la población

Para pronosticar el crecimiento futuro de una población es importante conocer la **estructura de edad**, que es el número y la proporción de personas en cada edad en la población. Las cifras de hombres y mujeres en cada edad, desde el nacimiento hasta el fallecimiento, se representan en un **diagrama de estructura de edad**.

La forma global de un diagrama de estructura de edad indica si la población está creciendo, es estacionaria o se está reduciendo (FIGURA 53-15). El diagrama de estructura de edad para los países menos desarrollados tiene forma piramidal. Debido a que el porcentaje mayoritario de la población está en el grupo de edad previa a la reproductiva (es decir, de 0 a 14 años de edad), la probabilidad de un incremento futuro en la

población es grande. Existe un gran impulso al crecimiento de la población porque cuando todos estos niños maduren se volverán padres de la siguiente generación y este grupo de padres será más grande que el grupo previo. Entonces, incluso si las tasas de fertilidad en estos países disminuyen a niveles de reemplazo (es decir, que las parejas tengan familias más pequeñas que las de sus padres), la población seguirá creciendo durante algún tiempo. El impulso al crecimiento de la población puede tener un valor positivo (es decir, la población seguirá creciendo) o uno negativo (es decir, la población disminuirá). Sin embargo, suele analizarse en un contexto positivo a fin de explicar cómo el crecimiento futuro de la población se ve afectado por su distribución de edad actual.

En contraste, las bases más estrechas de los diagramas de estructura de edad de los países altamente desarrollados con poblaciones con crecimiento lento, estable o que disminuyen indican que una proporción más pequeña de la población serán padres de la siguiente generación. El diagrama de estructura de edad de una población estable, una que no crece ni disminuye, demuestra que el número de personas en edad previa a la reproductiva y reproductiva son aproximadamente las mismas. Asimismo, un porcentaje mayor de la población es más vieja (es decir, posreproductiva) que en una población de rápido crecimiento. Muchos países europeos tienen poblaciones estables. En una población cuyo tamaño se reduce, el grupo prerreproductivo es menor que el grupo reproductivo o que el grupo posreproductivo. Alemania, Rusia y Bulgaria son ejemplos de países con poblaciones que disminuyen lentamente.

En todo el mundo, 27% de la población humana tiene menos de 15 años de edad. Cuando estas personas llegan a su edad reproductiva, tienen el potencial de ocasionar un gran incremento en la tasa de crecimiento. Incluso si la tasa de natalidad no aumenta, la tasa de crecimiento se incrementa simplemente porque más personas están reproduciéndose.

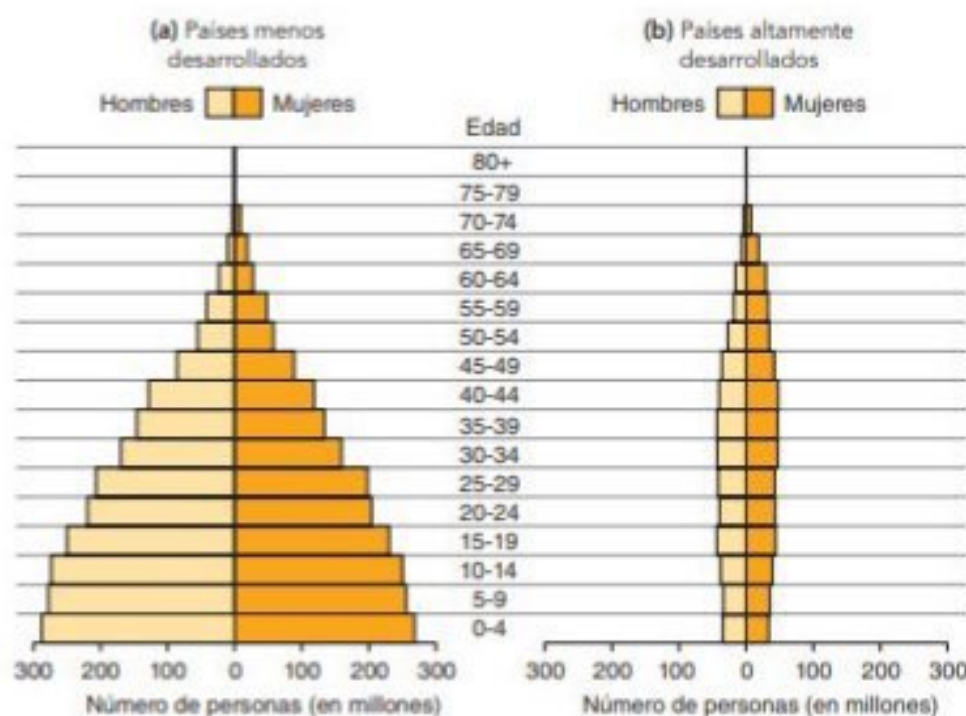


FIGURA 53-15 Animada Diagramas de estructura de edad

Estos diagramas de estructura de edad para (a) países menos desarrollados y (b) países altamente desarrollados indican que las regiones menos desarrolladas tienen un mayor porcentaje de jóvenes que la mayoría de los países altamente desarrollados. Como resultado, se proyecta que los países menos desarrollados tengan un mayor crecimiento de población que los países altamente desarrollados. (Adaptado de la Population Reference Bureau usando datos de Naciones Unidas, World Population Prospects: The 2002 Revision, 2003).



La mayor parte del crecimiento de la población mundial desde 1950 ha ocurrido en países en desarrollo como resultado de la estructura de edad más joven y las tasas más altas de fertilidad a nivel de reemplazo de sus poblaciones. En 1950, 66.8% de la población mundial se encontraba en países en desarrollo en África, Asia (menos Japón) y América Latina. Entre 1950 y 2009, la población mundial creció a más del doble, pero la mayoría de este crecimiento ocurrió en países en desarrollo. Como reflejo de esto, en 2009 la población en los países en desarrollo creció hasta casi 82% de la población mundial. La mayor parte del incremento en la población que ocurrirá durante el siglo XXI también tendrá lugar en los países en desarrollo, en gran medida como resultado de sus estructuras de edad más jóvenes. Estos países, la mayoría de los cuales son pobres, son menos capaces de soportar este crecimiento.

### La degradación ambiental está relacionada con el crecimiento de la población y el consumo de recursos

Las relaciones entre crecimiento de la población, uso de recursos naturales y degradación ambiental son complicadas, aunque es posible hacer dos generalizaciones útiles. Primero, aunque la cantidad de recursos necesaria para la sobrevivencia de un individuo pueda ser poca, una población que crece rápidamente (como en los países en desarrollo) tiende a sobrepasar y agotar los suelos, bosques y otros recursos naturales de un país (FIGURA 53-16a). Segundo, en naciones altamente desarrolladas, las demandas por recursos naturales son grandes, mucho más altas que los requerimientos para sobrevivir. Con el fin de satisfacer sus deseos más que sus necesidades básicas, las personas en las naciones ricas agotan recursos y degradan el ambiente global a causa de un consumo excesivo y estilos de vida de "usar y tirar" (FIGURA 53-16b).

El rápido crecimiento de la población puede provocar la sobreexplotación de los recursos naturales. Por ejemplo, grandes grupos de personas pobres deben cultivar en terrenos inadecuados para hacerlo, como laderas de montañas o algunos bosques tropicales. Aunque esta práctica puede representar una solución a corto plazo para la necesidad de alimentos, no funciona a largo plazo, porque cuando estas tierras están limpias para la agricultura, su productividad declina rápidamente y ocurren graves deterioros ambientales.

Los efectos del crecimiento de la población sobre los recursos naturales son particularmente críticos en los países en desarrollo, pues su crecimiento económico suele ir atado a la explotación de recursos naturales, a menudo para exportar a países altamente desarrollados. Los países en desarrollo afrontan la dificultad de elegir entre explotar recursos naturales para satisfacer sus crecientes poblaciones a corto plazo (para pagar los alimentos o saldar deudas) o conservar dichos recursos para futuras generaciones. Resulta ilustrativo observar que el crecimiento y desarrollo económicos de Estados Unidos y otras naciones altamente desarrolladas se logró a cambio de la explotación y, en algunos casos, la destrucción de sus recursos naturales.

Aunque el tema de los recursos está claramente relacionado con el tamaño de la población (más personas usan más recursos), un factor igualmente importante, si no es que más, es el consumo de los recursos de una población. Las personas en los países altamente desarrollados son consumidores extravagantes, su uso de los recursos está totalmente desproporcionado de su cantidad. Un solo niño nacido en un país altamente desarrollado como Estados Unidos provoca mayor impacto en el ambiente y el agotamiento de recursos que una docena o más de niños nacidos en un país en desarrollo. Se requieren muchos recursos naturales para proporcionar los automóviles, acondicionadores de aire, pañales desechables, computadoras, vestimenta, calzado deportivo, mobiliario, yates de placer y otras "comodidades" de la vida en naciones altamente



(a) El número de personas que se incrementa rápidamente en los países en desarrollo supera sus recursos naturales, aun cuando los requerimientos individuales puedan ser escasos. En la imagen se muestra una familia común de la India, en la villa de Ahraura, con todas sus pertenencias.



(b) Las personas en países altamente desarrollados consumen una porción desproporcionada de recursos naturales. En la imagen se muestra una familia estadounidense común de Pearland, Texas, con todas sus pertenencias.

### FIGURA 53-16 Personas y recursos naturales

desarrolladas. Así, el grande y desproporcionado consumo de recursos por parte de Estados Unidos y otros países altamente desarrollados afecta los recursos naturales y el ambiente tanto o más que la explosión demográfica en el mundo en desarrollo.

Un país está sobrepoblado si el nivel de demanda de su base de recursos resulta en un daño al ambiente. Si se compara el impacto humano sobre el ambiente en los países en desarrollo y altamente desarrollados, se observa que un país puede estar sobrepoblado en dos formas. La **sobrepoblación humana** ocurre cuando el ambiente empeora a causa de demasiadas personas, incluso si éstas consumen pocos recursos cada una. La sobrepoblación humana es el problema actual en muchas naciones en desarrollo.

Por el contrario, la **sobrepoblación de consumo** ocurre cuando cada individuo en una población consume una porción demasiado elevada de recursos. El efecto de la sobrepoblación de consumo sobre el ambiente es el igual que la sobrepoblación humana: contaminación y



degradación del ambiente. Los países altamente desarrollados más ricos, incluido Estados Unidos, sufren sobrepoblación de consumo. Los países altamente desarrollados representan alrededor de 18% de la población mundial, pero consumen significativamente más de la mitad de los recursos. Según el Worldwatch Institute, una institución privada de investigación en Washington, D. C., los países altamente desarrollados se llevan la mayor parte de todos los recursos consumidos como sigue: 86% del aluminio usado, 76% de la madera cosechada, 68% de la energía producida 61% de la carne consumida y 42% del agua potable

consumida. Estas naciones también generan 75% de la contaminación y los desechos mundiales.

## Repaso

- ¿Qué es la fertilidad a nivel de reemplazo? ¿Por qué es mayor en países en desarrollo que en países altamente desarrollados?
- ¿Cómo es posible que un solo niño nacido en Estados Unidos tenga un efecto más grande sobre el ambiente y los recursos naturales que una docena de niños nacidos en Kenia?

## RESUMEN: ENFOQUE EN LOS OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

### 53.1 (página 1154)

- Definir **densidad** y **dispersión de la población**, y describir los tipos principales de dispersión de la población.

- La **densidad de población** es el número de individuos de una especie por unidad de área o volumen en un momento dado.



Dispersión aleatoria    Dispersión agrupada    Dispersión uniforme

- La **dispersión de población** (espaciamiento) puede ser **dispersión aleatoria** (espaciamiento impredecible), **dispersión agrupada** (acumulada en partes específicas del hábitat) o **dispersión uniforme** (espaciada uniformemente).

### 53.2 (página 1156)

- Explicar los cuatro factores (natalidad, mortalidad, inmigración y emigración) que producen cambios en el tamaño de la población y resolver problemas simples que impliquen estos cambios.

- El tamaño de una población se ve afectado por la tasa de natalidad promedio per cápita ( $b$ ), la tasa de mortalidad promedio per cápita ( $d$ ) y dos medidas de la dispersión: la tasa de **inmigración** promedio per cápita ( $i$ ) y la tasa de **emigración** promedio per cápita ( $e$ ).
- La **tasa de crecimiento** ( $r$ ) es la razón de cambio (aumento o disminución) de una población sobre una base per cápita. En una escala mundial (cuando la dispersión no es un factor),  $r = b - d$ . Las poblaciones aumentan de tamaño en tanto la tasa de natalidad promedio per cápita (**natalidad**) sea mayor que la tasa de mortalidad promedio per cápita (**mortalidad**).
- Para una población local (donde la dispersión es un factor),  $r = (b - d) + (i - e)$ .

- Definir **tasa intrínseca de crecimiento** y **capacidad de carga**, y explicar las diferencias entre curvas de crecimiento en forma de  $J$  y en forma de  $S$ .



Crecimiento exponencial de la población

Crecimiento logístico de la población

- La **tasa intrínseca de crecimiento** ( $r_{max}$ ) es la tasa máxima a la que una especie o población puede crecer en cantidad en condiciones ideales.

- Aunque ciertas poblaciones exhiben un patrón acelerado de crecimiento conocido como **crecimiento exponencial de la población** durante periodos limitados (la curva en forma de  $J$ ), la tasa de crecimiento termina por caer a casi cero o se vuelve negativa.
- El tamaño de la población es modificado por límites establecidos por el ambiente. La **capacidad de carga** ( $K$ ) del ambiente es la mayor población que puede ser mantenida durante un tiempo indefinido por un ambiente particular. Cuando se grafica el **crecimiento logístico de la población**, muestra una curva característica en forma de  $S$ . Rara vez las poblaciones naturales siguen la curva de crecimiento logístico con mucha aproximación.

CENGAGENOW Aprenda más sobre las curvas de crecimiento de la población al hacer clic en las figuras en CengageNOW.

### 53.3 (página 1158)

- Contrastar la influencia de los factores dependientes e independientes de la densidad sobre el tamaño de la población, y proporcionar ejemplos de cada uno.
- Los **factores dependientes de la densidad** regulan el crecimiento de la población al afectar a una gran proporción de la población a medida que la densidad de población crece. La depredación, las enfermedades y la competencia son ejemplos de estos factores.
- Los **factores independientes de la densidad** limitan el crecimiento de la población pero no son influidos por cambios en la densidad de población. Los huracanes y las tormentas de nieve son ejemplos de estos factores.

### 53.4 (página 1161)

- Contrastar la reproducción semélfara e iterópara.
- Las especies **semélfaras** gastan su energía en un solo e inmenso esfuerzo reproductivo. Las especies **iteróparas** exhiben ciclos reproductivos repetidos a lo largo de sus vidas.
- Distinguir entre especies que exhiben una estrategia  $r$ , las que muestran una estrategia  $K$  y las que no se ubican fácilmente en ninguna de estas categorías.
- Aunque existen muchas combinaciones diferentes de características de historia de la vida, algunos ecólogos reconocen dos extremos: estrategia  $r$  y estrategia  $K$ .
- Una estrategia  $r$  enfatiza una alta tasa de crecimiento. Los organismos caracterizados como **estrategas  $r$**  a menudo tienen pequeños tamaños corporales, altas tasas de reproducción y **vidas útiles** cortas, y suelen habitar en ambientes variables.
- Una estrategia  $K$  mantiene una población cerca de la capacidad de carga del ambiente. Los organismos caracterizados como **estrategas  $K$**  a menudo tienen un gran tamaño corporal, bajas tasas de reproducción y vidas útiles largas, y suelen habitar en ambientes estables.
- Las dos estrategias simplifican exageradamente la mayoría de las historias de vida. Muchas especies combinan rasgos seleccionados  $r$  y  $K$ , así como rasgos que no pueden ser clasificados como ninguno de los dos.
- Describir las curvas de sobrevivencia tipo I, tipo II y tipo III, y explicar cómo las tablas de vida y las curvas de sobrevivencia indican la mortalidad y la sobrevivencia.
- Una **tabla de vida** muestra los datos de mortalidad y sobrevivencia de una población o **cohorte**, un grupo de individuos de la misma edad, en momentos diferentes de su vida útil.



- La **sobrevivencia** es la probabilidad de que un individuo dado en una población o cohorte sobreviva una edad particular. Hay tres curvas de sobrevivencia: **sobrevivencia tipo I**, en la que la mortalidad es mayor con la edad; **sobrevivencia tipo II**, en la que la mortalidad está distribuida de manera uniforme a lo largo de todos los grupos de edad, y **sobrevivencia tipo III**, en la que la mortalidad es mayor entre los jóvenes.

CENGAGENOW Explore las curvas de sobrevivencia al hacer clic en la figura en CengageNOW.

- Los científicos que estudian la **demografía humana** (estadísticas de la población humana) proyectan que la población humana se volverá estacionaria ( $r = 0$  o **tasa de crecimiento cero**) a fines del siglo XXI.

CENGAGENOW Explore la población humana y el futuro al hacer clic en la figura en CengageNOW.

### 53.5 (página 1164)

- Definir **metapoblación**, y distinguir entre **hábitats fuente** y **hábitats sumidero**.
  - Muchas especies existen como **metapoblación**, un conjunto de poblaciones locales entre las cuales están distribuidos los individuos en distintos parches de hábitat a lo largo de un **paisaje**, que es una gran área de terreno (desde varios hasta muchos kilómetros cuadrados) compuestos de ecosistemas que interactúan.
  - Dentro de una metapoblación los individuos se dispersan ocasionalmente de un hábitat local a otro, por emigración e inmigración. Los **hábitats fuente** son sitios preferidos donde el éxito reproductivo local es mayor que la mortalidad local. El exceso de individuos se dispersa desde los hábitats fuente. Los **hábitats sumidero** son de menor calidad, en ellos los individuos pueden sufrir muerte o, en caso de sobrevivir, un deficiente éxito reproductivo. Si ocurre la extinción de una **población sumidero**, los individuos de una **población fuente** pueden recolonizar el hábitat vacante en un momento posterior.

### 53.6 (página 1165)

- Resumir la historia del crecimiento de la población humana.
  - La población mundial se incrementa en aproximadamente 83 millones de personas cada año y a mediados de 2011 alcanzó los 7000 millones.
  - Aunque la población continúa creciendo, la tasa de crecimiento per cápita ( $r$ ) ha descendido durante varios años en el pasado, desde un pico en 1965 de alrededor de 2% al año hasta una tasa de crecimiento en 2009 de 1.2%.
- Los científicos que estudian la **demografía humana** (estadísticas de la población humana) proyectan que la población humana se volverá estacionaria ( $r = 0$  o **tasa de crecimiento cero**) a fines del siglo XXI.

- Explicar cómo los países altamente desarrollados y los países en desarrollo difieren en características de población tales como tasa de mortalidad infantil, tasa total de fertilidad, fertilidad a nivel de reemplazo y estructura de edad.
  - Los **países altamente desarrollados** tienen las tasas de natalidad más bajas, las tasas de mortalidad infantil más bajas, las tasas de fertilidad total más bajas, las esperanzas de vida más largas y mayor PIB en términos de paridad del poder adquisitivo per cápita (una medida de la cantidad de bienes y servicios que el ciudadano común puede adquirir en Estados Unidos). Los **países en desarrollo** tienen las tasas de nacimientos más altas, las tasas de mortalidad infantil más altas, las tasas de fertilidad total más altas, las esperanzas de vida más cortas y el menor PIB en términos de paridad del poder adquisitivo per cápita.
  - La **estructura de edad** de una población influye bastante en la dinámica de la población. Es posible que un país tenga una **fertilidad a nivel de reemplazo** y siga experimentando crecimiento si el porcentaje mayoritario de la población está en los años previos a los reproductivos. Una estructura de edad joven ocasiona un **impulso al crecimiento de la población** a medida que las personas en el grupo de edad previa a la reproductiva maduran y se convierten en padres.
- Distinguir entre **sobrepoblación humana** y **sobrepoblación de consumo**.
  - Los países en desarrollo tienden a tener **sobrepoblación humana**, en la cual el crecimiento de la población degrada el ambiente aun cuando cada individuo use menos recursos.
  - Los países altamente desarrollados tienden a tener **sobrepoblación de consumo**, en la que cada individuo en una población de lento crecimiento o estacionaria consume una gran parte de los recursos, lo que resulta en degradación ambiental.

## EVALÚE SU COMPRENSIÓN

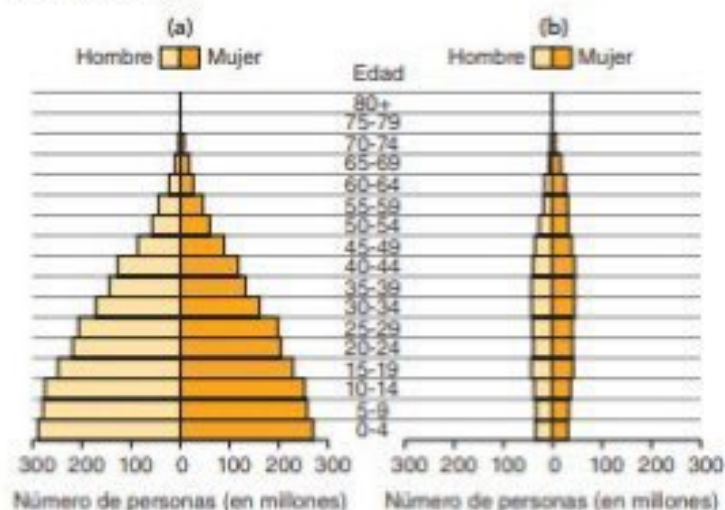
- La \_\_\_\_\_ de población es el número de individuos de una especie por unidad de área o volumen de hábitat en un momento dado.  
(a) dispersión (b) densidad (c) sobrevivencia (d) estructura de edad (e) demografía
- ¿Cuál de los siguientes patrones de automóviles estacionados en una calle es un ejemplo de dispersión uniforme? (a) cinco automóviles estacionados cerca de otro en medio, dejando dos espacios vacíos en un extremo y tres espacios vacíos en el otro extremo (b) cinco automóviles estacionados con este patrón: automóvil, espacio vacío, automóvil, espacio vacío y así sucesivamente (c) cinco automóviles estacionados sin ningún patrón discernible, algunas veces con espacios vacíos a cada lado y algunas veces estacionados cerca de otro automóvil
- La tasa de crecimiento per cápita de una población donde la dispersión no es un factor se expresa como (a)  $i + e$  (b)  $b - d$  (c)  $dN/dt$  (d)  $rN(K - N)$  (e)  $(K - N) + K$
- La tasa máxima a la que una población podría crecer en condiciones ideales se conoce como su (a) tasa de fertilidad total (b) sobrevivencia (c) tasa intrínseca de crecimiento (d) tiempo de duplicación (e) estructura de edad
- Cuando  $r$  es un número positivo, el tamaño de la población es (a) estable (b) creciente (c) decreciente (d) creciente o decreciente, dependiendo de la competencia de interferencia (e) creciente o estable, dependiendo de si la especie es semelpara
- En una gráfica de tamaño de población en función del tiempo, una curva con forma de J es característica de (a) un crecimiento exponencial de la población (b) un crecimiento logístico de la población (c) un crecimiento poblacional cero (d) una fertilidad a nivel de reemplazo (e) un impulso al crecimiento de la población
- La mayor población que un ambiente particular puede mantener durante un periodo indefinido se conoce como (a) población semelpara (b) población que experimenta un crecimiento exponencial (c) metapoblación (d) capacidad de carga de una población (e) población fuente
- El bambú gigante vive muchos años sin reproducirse, luego da lugar a un largo pedúnculo florecido y muere poco después. Por tanto, el bambú gigante es un ejemplo de (a) iteroparidad (b) una población fuente (c) una metapoblación (d) una estrategia  $r$  (e) semelparidad
- Depredación, enfermedad y competencia son ejemplos de factores \_\_\_\_\_. (a) dependientes de la densidad (b) independientes de la densidad (c) sobrevivencia (d) dispersión (e) semelparos
- La competencia \_\_\_\_\_ ocurre dentro de una población y la competencia \_\_\_\_\_ ocurre entre poblaciones de especies diferentes.  
(a) Interespecífica; intraespecífica (b) Intraespecífica; interespecífica (c) Sobrevivencia tipo I; sobrevivencia tipo II (d) Interferencia; explotación (e) Explotación; interferencia



11. Un país altamente desarrollado tiene (a) un tiempo de duplicación largo (b) una tasa de mortalidad infantil baja (c) un alto PIB en términos de paridad del poder adquisitivo (d) a y b (e) a, b y c
12. El crecimiento continuo de una población con una estructura de edad joven, incluso después de que su tasa de fertilidad ha disminuido, se conoce como (a) duplicación de población (b) iteroparidad (c) impulso al crecimiento de la población (d) selección  $r$  (e) dependencia de la densidad

## PENSAMIENTO CRÍTICO

1. ¿Pueden los cerdos en un abrevadero ser un ejemplo de competencia de explotación? ¿Y de competencia de interferencia? ¿Por qué?
2. Explique por qué el tamaño de la población de una especie que compite por interferencia a menudo está cerca de la capacidad de carga, mientras que el tamaño de la población de una especie que compite por explotación a menudo es mayor o inferior a la capacidad de carga.
3. Un elefante hembra produce una sola cría cada dos o cuatro años. Con base en esta información, ¿qué curva de sobrevivencia considera el lector que es representativa de los elefantes? Explique su respuesta.
4. **VÍNCULO CON LA EVOLUCIÓN.** Al desarrollar su teoría de la selección natural, Charles Darwin consideró cuatro observaciones principales: variación heredable entre los individuos de una población, sobreproducción de descendencia, límites al crecimiento de la población y éxito reproductivo diferencial. Compare cómo estas observaciones pueden aplicarse a poblaciones que tienden a ajustarse a los conceptos de selección  $r$  y selección  $K$ .
5. **ANÁLISIS DE DATOS.** En Bolivia, 39% de la población es menor de 15 años de edad y 4% es mayor de 65 años de edad. En Australia, 16% de la población es menor de 15 años de edad y 16% es mayor de 65 años de edad. ¿Qué país tendrá la mayor tasa de crecimiento durante las dos décadas siguientes?
6. **ANÁLISIS DE DATOS.** En 2009 la población en los Países Bajos era 16.5 millones y su territorio mide 15,768 millas cuadradas. La población en Estados Unidos ese mismo año era de 306.8 millones y su área territorial es 3,717,796 millas cuadradas. ¿Cuál país tiene mayor densidad de población?
7. **ANÁLISIS DE DATOS.** La población de la India en 2009 era de 1171 millones y su tasa de crecimiento era 1.6% anual. Calcule la población de la India en 2010.
8. **ANÁLISIS DE DATOS.** La población mundial en 2009 era de 6800 millones y su tasa de crecimiento anual era 1.2%. Si la tasa de natalidad era 20 por cada 1000 personas en 2009, ¿cuál era la tasa de mortalidad, expresada como una cifra por cada 1000 personas?
9. **ANÁLISIS DE DATOS.** Considere los siguientes diagramas de estructura de edad para los países (a) y (b) siguientes. ¿Cuál diagrama es consistente con un impulso negativo de crecimiento de la población? ¿Por qué?
10. **CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD.** ¿De qué maneras ha contribuido la tecnología a la sobrepoblación de consumo? ¿Puede el lector proponer algunas aplicaciones de la tecnología que puedan ayudar a aliviar estos efectos?



Preguntas adicionales están disponibles en CengageNOW en [www.cengage.com/login](http://www.cengage.com/login).