

CAPÍTULO 10

Efectos de los contaminantes sobre poblaciones

Federico Rimoldi

Introducción

Retomando las definiciones y objetivos de la ecotoxicología discutidos en los capítulos previos, uno de los principales desafíos de los ecotoxicólogos es estudiar y predecir los efectos que los contaminantes pueden ocasionar sobre las poblaciones naturales, y consecuentemente, sobre el resto de los niveles de organización supra-poblacionales. A pesar de esto, en general los estudios desarrollados en el campo de esta disciplina científica, son abordados desde un enfoque que dificulta la extrapolación de los resultados a condiciones reales. Por ejemplo, la obtención de puntos finales como el NOEC o LOEC a partir de un bioensayo de toxicidad, involucra la existencia o no de significancia estadística respecto a un grupo de individuos control, pero nos lleva a preguntarnos ¿Cuál es la relevancia de un efecto que resultó estadísticamente significativo sobre la viabilidad y desarrollo de una población natural de la especie? Esta pregunta adquiere más relevancia, si los puntos finales son estudiados en condiciones de laboratorio y no involucran aspectos comportamentales y reproductivos. Por otro lado, este tipo de efectos, ¿Qué valor predictivo tienen sobre el desempeño de una población en un ecosistema?

La ecología define a una población como un grupo de individuos de una misma especie que coexisten e interactúan en un mismo espacio y tiempo. Esto significa que se trata de un conjunto de individuos que comparten propiedades biológicas y ecológicas, que les dan una alta cohesión reproductiva y ecológica. La cohesión reproductiva implica el intercambio de material genético entre los individuos, mientras que la cohesión ecológica supone la presencia de interacciones entre ellos debido a que poseen requerimientos similares para la supervivencia y la reproducción. El límite físico referido en la definición previa, determina un aislamiento geográfico entre los organismos de diferentes poblaciones que puede ser superado sólo de manera ocasional, predominando entonces el movimiento libre de los organismos dentro del área geográfica que limita a la población. Esta dimensión espacial es incorporada en los estudios poblacionales a través del análisis de la distribución de los organismos en espacio “estructura poblacional”. Mientras que la dimensión temporal se manifiesta a través del análisis de la “dinámica de las poblaciones”, que se corresponde con el estudio de la variación en el tiempo de los atributos espaciales. Sin embargo, un mero agrupamiento de individuos en un mismo tiempo y espacio geográfico no deter-

minan que estemos en presencia de una población biológica. Las interacciones entre los componentes de un nivel de organización son fundamentales para definir al mismo, ya que determinan propiedades únicas (“**propiedades emergentes**”), que son incapaces de ser predichas por la simple suma de los componentes del nivel anterior. Así como el punto de fusión del agua no puede ser predicho a partir de la suma de los puntos de fusión de hidrógeno y el oxígeno, en una población existen ciertas propiedades emergentes que son particulares de este nivel de organización y que pueden ser estudiadas para conocer el estado de las mismas.

De esta forma, cualquier estudio poblacional (incluidos obviamente los que analizan los efectos de contaminantes sobre este nivel de organización biológico) debe incorporar el análisis de propiedades emergentes para poder efectuar conclusiones y predicciones sobre su comportamiento.

Estructura poblacional

Como se mencionó previamente la estructura de una población refiere al tamaño y distribución de los componentes de la misma en un espacio físico definido. Si bien esta definición no parece presentar dificultades, la determinación del espacio físico que pone límite a las poblaciones no siempre resulta sencilla y presenta un alto grado de subjetividad. La discusión en relación a los límites impuestos a una población es un debate aún irresoluto, por lo que en términos prácticos los límites que les son impuestos a las poblaciones para su estudio se realizan en general teniendo en cuenta principalmente cuestiones operativas relacionadas con el objetivo de estudio.

Medidas de tamaño poblacional

Uno de los componentes principales del estudio de la estructura de una población reside en conocer el tamaño (o abundancia) de la misma, la cual es el resultado de factores físicos del ambiente, de las relaciones intra e inter específicas y de la historia de vida de la población. La abundancia poblacional puede ser expresada de diferente forma de acuerdo al objetivo de estudio:

La **abundancia absoluta** se define como el número total de individuos en la población. Por ejemplo, la abundancia absoluta de la población de venado de las pampas (*Ozotoceros bezoariticus*) de la Bahía de Samborombón asciende a 200 individuos.

La **abundancia** puede también ser expresada en términos **relativos**, ya sea: en función del número de individuos de otras especies presentes en el área; como el número de individuos de una determinada edad en relación al número total de individuos de esa especie; o bien en relación a la intensidad de muestreo (horas hombre, horas trampa). Por ejemplo: Número de indivi-

duos/Unidad de captura, Número de individuos observados/Unidad de tiempo, número de huellas/metros recorridos, número de lechuzas/cueva, número de cantos/tiempo de observación, número de perros/habitante.

La **densidad poblacional** es otra medida del tamaño de la población en la que el número de individuos es expresado en función de la unidad de superficie o volumen. Por ejemplo, un estudio de diversidad de fitoplancton en el ambientes lóticos y lenticos de la localidad de Diamante (Entre Ríos) determinó que la densidad promedio de *Tribonema subtilissimum* (Xanthophyceae) fue de 86,5 individuos por μm^3 (Mirande y col., 2009).

En cualquiera de los casos, no siempre es posible el conteo directo del número de individuos (estimación directa), siendo necesario recurrir a la observación de indicios, como huellas, heces, nidos, daños a plantas, etcétera, para su estimación (estimaciones indirectas).

La **biomasa**, en términos poblacionales, es la unidad de materia orgánica acumulada en la población. Si bien estrictamente no representa una variable de relación directa con el tamaño poblacional, en los casos donde los individuos que componen la población presentan tamaños relativamente homogéneos, podría utilizarse como una aproximación. La biomasa está estrechamente relacionada con la productividad de la población estudiada, por lo tanto representa una variable muy útil a la hora de evaluar su estado.

Proporción de sexos

La proporción de sexo de una población indica la cantidad en términos relativos de machos y hembras presentes. Probabilísticamente, en una población de una especie que se reproduce sexualmente la proporción de sexos debería ser cercana a 1 (50% de Machos-50% de hembras). Sin embargo, esto no siempre es así ya que por cuestiones comportamentales la relación de sexos puede variar (competencia reproductiva). Esta proporción influye fuertemente sobre la presión de la selección sexual, ya que la intensidad de la competencia por la cópula depende de la cantidad de parejas sexuales disponibles. Por otro lado, teniendo en cuenta que en algunos casos los machos y hembras pueden presentar sensibilidad diferencial ante algunos contaminantes (por ejemplo en especies con marcado dimorfismo sexual por tamaño, la cantidad de un contaminante por unidad de masa va a variar entre macho y hembras si fueron igualmente expuestos), esto también puede ser un condicionante para una relación de sexos desigual.

Distribución horizontal

Patrón de distribución de los individuos en las poblaciones

Dentro de una población los individuos generalmente se distribuyen en el ambiente siguiendo 3 patrones generales (Figura 10.1.). Los determinantes de los patrones de distribución que asumen los individuos de una población tienen que ver con la distribución espacial de los recursos

que dichos individuos utilizan. Si bien estos patrones resultan mucho más evidentes en organismos sésiles o de baja movilidad, también pueden ser observados en organismos con gran capacidad de dispersión.

De esta forma los patrones de distribución generales son:

Azar: Todos los organismos igual probabilidad de ser hallados. Varianza (S^2) = media. En general es observable a baja escala espacial

Agrupada: Los organismos se distribuyen en grupos. Varianza (S^2) > media. Es el patrón predominante cuando se estudian grandes superficies. Este tipo de patrón se da en individuos cuya distribución es altamente dependiente del ambiente

Uniforme: se trata de un patrón generalmente artificial, que se da en poblaciones antropizadas (Ej. Cultivos). Varianza (S^2) < media. En los casos en los que esta distribución se da naturalmente, en general está asociada a una interacción negativa entre los organismos.



Figura 10.1: Representación gráfica de los patrones generales de distribución de organismos en una población

Estructura de edades

La estructura de edades de una población es la distribución porcentual de la composición etaria de la misma, es decir, el modo en que se distribuye el número total de individuos de la población en grupos de edades establecidas previamente por la persona que está realizando el estudio. Los grupos de edades puede tener unidades de tiempo diversas (años, meses, días, etc.); referirse a estados de desarrollo (en general para individuos de crecimiento discreto – Por ejemplo: huevo, larva 1, larva 2, pupa, adulto-); o a maduración reproductiva (Edades pre-reproductivas- juveniles, organismos potencialmente reproductores –Adultos-, edades post-reproductivas –seniles-), dependiendo del tipo de organismo estudiado. Si bien la estructura de edades de una población representa el estado de la misma en un momento dado (podría ser representado como una fotografía), y por lo tanto, es una variable descriptiva de la estructura poblacional, puede brindar algunos indicios sobre la dinámica de la misma. En la [Figura 10.2](#). se representan algunas de las principales morfologías que puede asumir una distribución de edades (pirámide de edades). Una población que asume una pirámide de edades de tipo “**progresiva**”, en la que hay más cantidad de individuos en las edades jóvenes y el número va disminuyendo hacia las edades superiores, sugiere que la misma se encuentra en crecimiento. Si no existen grandes

diferencias en el número de individuos de edades superiores y medias, la población se encuentra “**estacionaria**”; mientras que si la cantidad de individuos en edades juveniles es inferior a la de edades medias, la pirámide adquiere una forma “**regresiva**”, y la población estaría decreciendo.

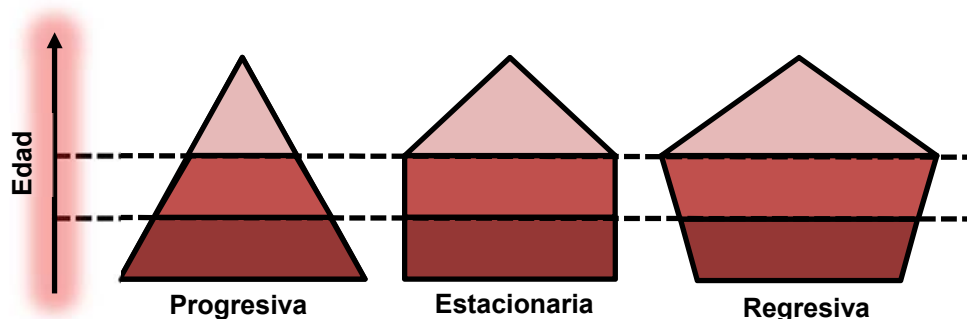


Figura 10.2: Pirámides de edades generales que puede presentar una población

Dinámica poblacional

Como se ha venido mencionando, el tamaño de una población es uno de las principales variables que describen su estructura. Si alguna de las medidas directa de abundancia (número de individuos, densidad) se expresa en función del tiempo (de manera total o parcial), se obtiene una curva poblacional, que describe la forma en que la población varía en el tiempo.

El número de individuos existente en un momento dado en una población, depende del balance entre los individuos que se incorporan (nacimientos e inmigración) y los que salen de la misma (muertes y emigración). Si bien la influencia de los fenómenos migratorios en el tamaño de una población puede ser muy grande, desde el punto de vista ecotoxicológico estos factores en general son poco relevantes en relación a la mortalidad y natalidad, que son variables de afectación directa por los contaminantes.

La mortalidad (y consecuentemente la supervivencia) poblacional, puede ser expresada de diferentes maneras, lo cual dependerá no sólo de la finalidad del estudio y la especie estudiada, sino también de la posibilidad de obtener información. A continuación, se resumen algunas de las tasas de mortalidad más comúnmente utilizadas:

Tasa de mortalidad bruta: número de muertos en relación al total de individuos. Es una de las formas de expresión de la mortalidad más simple, pero también menos informativa. Permite realizar consideraciones generales de la población en estudio. Por ejemplo, a la hora de evaluar los efectos de un xenobiótico sobre una población natural (o una población experimental de laboratorio), ésta es una de las más utilizadas para comparar con una población control, y permite visualizar efectos en general agudos producidas por dosis altas. Sin embargo, esta expresión no brinda mayor detalle sobre las edades (o estadios), o sexo más susceptibles.

Tasa de mortalidad específica por sexo: mortalidad de machos o hembras respecto del total. Ocasionalmente, en estudios de toxicidad, la tasa de mortalidad por sexos puede brindar una primera aproximación de los potenciales efectos sobre el tamaño poblacional en la siguiente generación, pero para esto se debe tener un buen conocimiento de la dinámica poblacional de la población no expuesta.

Tasa de mortalidad específica por causas: mortalidad expresada en función del agente que la genera. Se refiere a la probabilidad de morir que tiene un individuo de la población, en un período de tiempo como resultado de una causa particular. Es muy útil a la hora de determinar la influencia relativa de diferentes agentes de mortalidad en poblaciones de campo. En el ámbito de la ecotoxicología permite diferenciar los efectos reales de un contaminante sobre la supervivencia de la población, de la mortalidad asociada a otras causas.

Tasa de mortalidad específica por edad: se trata del porcentaje de individuos que mueren en una determinada edad (rango de edad o estadio de desarrollo). En estudios ecotoxicológicos esta expresión de la mortalidad es muy útil a la hora de determinar los estadios más susceptibles – o más resistentes- de una especie a un contaminante particular.

Todas estas tasas de mortalidad pueden también ser expresadas por períodos de tiempo infinitesimalmente pequeñas, de forma de obtener tasas instantáneas.

Tablas de vida

Las tablas de vida son una forma de expresar la mortalidad por edades de manera ampliada, que permite además calcular una serie de parámetros poblacionales que tienen gran valor descriptivo y predictivo de la dinámica poblacional. Históricamente, los efectos de los contaminantes sobre la supervivencia de los individuos, ha sido la principal variable de análisis utilizada en los estudios ecotoxicológicos. Con el paso del tiempo, el estudio de variables subletales ha ido ganando cada vez más terreno, permitiendo de esta forma conocer efectos a concentraciones más bajas. En los últimos años, los estudios ecotoxicológicos han ido adquiriendo bases ecológicas más firmes, haciendo hincapié cada vez más en parámetros relacionados con el *fitness* del organismo y con parámetros demográficos y respuestas funcionales.

En las siguientes secciones se resumirán las principales herramientas utilizadas para estudios demográficos. Si bien en los últimos años las tablas de vida se han actualizado (tablas de vida para ambos sexos) y existen herramientas informáticas que facilitan notoriamente los cálculos (Huang y Chi, 2011), aquí se presentarán las consideraciones básicas de manera que el lector adquiera las bases conceptuales de cada parámetro, y de esta manera pueda actuar en consecuencia.

La tabla de vida es una herramienta que fue concebida y utilizada originalmente para análisis demográficos de poblaciones humanas. El hecho de permitir el cálculo de la esperanza de vida, resultó para las compañías de seguro, una herramienta muy útil para presupuestar los seguros de vida de las personas. Fue Deevery en el año 1947, el primero en poner en vista de los ecólogos la posibilidad de usar estas herramientas en ecología de animales.

Una tabla de vida es una síntesis de las estadísticas de mortalidad, supervivencia y fecundidad por edad de una población. Desde punto de vista metodológico es un herramienta muy sencilla ya que consiste en: 1) determinar *a priori* “edades”⁴; 2) contar y registrar el número total de individuos vivos que alcanza cada una de esas “edades”; y 3) para las edades reproductivas contar el número de “descendientes” que aportan los individuos de cada edad. Teniendo en cuenta que en la mayoría de las especies la proporción de sexos es cercana a 1, y que en cuestiones reproductivas el papel determinante lo juegan las hembras, los modelos tradicionales para la confección de tablas de vida consideran que la población está formada enteramente (y exclusivamente), por hembras. Sin embargo, también, existen modelos que permiten la confección de tablas de vida que consideran ambos sexos (estos son particularmente útiles para especies con distinta proporción de machos y hembras).

Teniendo en cuenta la metodología que se debe utilizar para recabar la información necesaria para la construcción de la tabla de vida, existen 2 tipos de tablas:

Tabla de Vida Específica por Edades – Horizontal: donde el registro del número de individuos que ingresa a cada una de las edades determinadas *a priori*, se realiza a partir del seguimiento de una cohorte⁵ real, desde el inicio de la misma hasta la muerte del último organismo.

Tabla de Vida Temporal – Vertical: No siempre es posible el seguimiento completo de una cohorte real de organismos. Por ejemplo, hay especies que tienen ciclos de vida tan largos que sería imposible (e incluso irrelevante), el seguimiento de una cohorte real. ¿Cómo haría un investigador para realizar el seguimiento completo de una cohorte de una población de tortugas terrestres que pueden llegar a vivir más de 100 años?. En casos como estos, la información para elaborar la tabla de vida se realiza considerando una cohorte imaginaria que se construye a partir de la estructura de edades de la población. Es decir, se considera que el número de individuos que ingresa a cada edad, es justamente el número de individuos que hay para cada edad en el momento en que se elabora la estructura de edades. En otras palabras, se utiliza la información tomada en un momento para elaborar una serie temporal. A pesar que este procedimiento presenta evidentes limitaciones, es una alternativa válida cuando es imposible construir una tabla de vida horizontal, siempre y cuando la población se encuentre estacionaria (no crece ni decrece) y presente superposición de generaciones.

La [Tabla 10.1](#) resume algunos de los parámetros más importantes que pueden calcularse con una tabla de vida (Ravinovich, 1978). Más adelante se brindará más detalle de los parámetros más importantes utilizados en el ámbito de la ecotoxicología.

⁴ En este caso como se ha mencionado precedentemente en este capítulo, el término “edades” puede referirse a rango de edades, estadios de desarrollo o cualquier rango temporal que puede ser medido o estimado en forma directa o indirecta (tamaño, anillos de crecimiento, etcétera) en el grupo de organismos estudiado. La cantidad de “edades” a utilizar, dependerá tanto de la especie estudiada como de los objetivos de estudio.

⁵ Conjunto de individuos de una población nacidos en la misma fecha

Tabla 10.1. Resumen de los parámetros poblacionales que pueden ser calculados en una tabla de vida

Símbolo	Definición	Cálculo ⁶
X	Edad	Se establecen <i>a priori</i>
N_x	Número de organismos vivos al inicio de la edad x	Debe contarse en la población de estudio
L_x	Proporción (o probabilidad) de sobrevivientes a la edad x.	$\frac{N_x}{N_{x-1}}$
D_x	Número de muertos en un intervalo de edad	$N_{x-1} - N_x$
Q_x	Probabilidad de morir entre las edades x-1 y x	$\frac{d_x}{N_x - 1}$
L_x	Media de la probabilidad de sobrevivencia entre 2 edades sucesivas.	$\frac{l_x + l_{x-1}}{2}$
T_x	Tiempo que le quedan de vida a los sobrevivientes que han alcanzado la edad x. m=máxima edad alcanzada.	$\sum_m^x L_x$
E_x	Esperanza de vida. Tiempo que le queda por vivir en relación a la probabilidad de haber llegado vivo a esa edad	$\frac{T_x}{l_x}$
k_x	Fuerza de la mortalidad	$\log_{10}N(x-1) - \log_{10}N_x$
F_x	Fecundidad total de la edad x.	N° de descendientes. Debe contarse en la población en estudio
m_x	Fecundidad individual. Es la fecundidad medida como N° promedio de crías totales por individuo o de crías hembras nacidas por hembra de edad x.	$\frac{F_x}{N_x}$
R_o	Tasa de reproducción o de reemplazo	$\sum l_x \times m_x$
T_c	Tiempo generacional de la cohorte (Ej.: de puesta a puesta)	$\frac{\sum l_x \times m_x}{R_o}$
R	Tasa instantánea de crecimiento poblacional.	$\text{Ln } \frac{R_o}{T_c}$
V_x	Valor reproductivo.	$\frac{e^{rx}}{l_x} \times \sum e^{-ry} l_y m_y$

⁶ Los algoritmos que se presentan se utilizan para especies de crecimiento discreto. Para poblaciones de especies que crecen en forma continua, la fórmula para calcular alguno de los parámetros es diferente a la presentada en la tabla.

Tasa neta de reproducción o de reemplazo. Representa la capacidad de reproducción de **una población** en el lapso de una generación. En otras palabras, indica la capacidad que tiene esa población de reemplazarse a sí misma en una generación. El valor obtenido cuando se calcula este parámetro indica las veces la que población es capaz de reemplazarse. De esta manera si:

$R_o > 1$. Población crece.

$R_o = 1$. Población estable

$R_o < 1$. Población decrece

Si observamos cómo se calcula este parámetro, se puede ver que las edades pre y post reproductivas no contribuyen a la siguiente generación ($m_{x=0}$), ya que en la sumatoria esas edades anulan el término.

$$R_o = \sum l_x \times m_x$$

Este es uno de los parámetros más utilizados en estudios de toxicidad sobre poblaciones animales (Schneider et al, 2009). Es altamente sensible a efectos en la supervivencia y reproducción de los organismos y tiene un alto valor predictivo, permitiendo conocer el impacto de los contaminantes en las siguientes generaciones de la población en estudio.

Tiempo generacional: Se define como el tiempo promedio entre 2 generaciones sucesivas. Si la reproducción es discreta este parámetro se mide como el tiempo promedio que demoran los individuos en alcanzar la misma edad en 2 generaciones sucesivas (Por ejemplo, se puede tomar como el período entre el estado de huevo de la generación 1 y el estado de huevo de la generación 2). En los casos en que la reproducción es continua, medir el tiempo de la manera mencionada anteriormente resulta muy difícil, entonces se calcula de la siguiente forma:

$$T = \frac{\sum x \times l_x \times m_x}{\sum l_x \times m_x}$$

En muchos organismos se ha observado que algunos contaminantes producen alteraciones en los tiempos normales de desarrollo (Desneux et al., 2007; Rimoldi et al., 2008, 2017). No siempre resulta sencillo entender cuáles son las implicancias poblacionales asociadas a las alteraciones significativas de este parámetro, para esto hay que tener en cuenta que los seres vivos son sistemas biológicos altamente regulados (física, química y temporalmente), en los que por ejemplo existen una coordinación temporal en la maduración sexual (entre machos y hembras y entre diferentes poblaciones de la misma especie), cuyo desfasaje puede atentar contra el éxito reproductivo. Asimismo, algunas especies requieren de otras especies para dispersarse (polinizadores), las alteraciones en los tiempos normales de desarrollo pueden llevar a problemas de coordinación interespecífica que limiten la capacidad dispersiva de los individuos de una determinada población.

Tasa Intrínseca de incremento natural: es una tasa instantánea de crecimiento de la población. Se define como la capacidad potencial o máxima de crecimiento de una población en condiciones ilimitadas. Indica para cada tiempo infinitesimalmente pequeño si la población crece, está estable, o decrece, y se calcula como sigue:

$$1 = \sum lx \times mx \times e^{-rx}$$

Si observamos la fórmula no existe una expresión que permita despejar r de forma directa. Como todas las variables se conocen (lx , mx , y x) y solo hay 1 incógnita (r), este parámetro podríamos calcularlo, de las siguientes formas:

- Por *prueba y error*, es decir realizar la sumatoria con diferentes valores de r hasta que de 1, lo cual sería un trabajo bastante tedioso.
- Obtener el valor de r de la fórmula que expresa el crecimiento de las poblaciones en condiciones ilimitadas (crecimiento exponencial):

$$Nt = No \times e^{rt}$$

Donde;

Nt : número de individuos en un tiempo determinado

No : Número de individuos inicial

De la expresión anterior puedo despejar r como sigue:

$$Nt = No \times e^{rt} \rightarrow \ln Nt = \ln No + (-r \times t) \rightarrow r = \ln \frac{Nt/No}{t} \text{ o } r = \ln Ro/T$$

Entonces sí:

$r < 0$ La población está decayendo

$r = 0$ La población está estable

$r > 0$ La población está creciendo

Ahora bien, como se mencionó antes, una población en condiciones ilimitadas crece de manera exponencial (Figura 10.3.). Esta es una condición inexistente en la naturaleza, aunque en determinadas ocasiones y **por lapsos de tiempo relativamente cortos**, algunas poblaciones pueden crecer de esta manera (Ejemplo, poblaciones de bacterias en laboratorio). Pero siempre en definitiva, el ambiente termina limitando el crecimiento de las poblaciones (recursos alimenticios finitos, hacinamiento, etcétera), existiendo entonces para cada hábitat una capacidad de carga⁷ (K).

⁷ Capacidad de carga K : número máximo de individuos de una población que ese hábitat puede contener. Depende de los recursos disponibles (nutrientes, agua, espacio físico, etcétera)

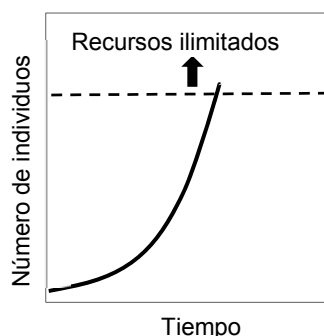


Figura 10.3. Crecimiento poblacional de tipo exponencial

De esta forma, la **tasa intrínseca de crecimiento** de una población en condiciones ilimitadas, se comporta de la siguiente forma:

$$r = r_0 - b N$$

Donde r_0 y b son constantes. Como se mencionó, cuando una población alcanza la capacidad de carga del ambiente, no sigue creciendo, es decir $N=K$, entonces en este caso, de la fórmula anterior se desprende que:

$$0 = r_0 - b K \rightarrow b = \frac{r_0}{K} \rightarrow r = r_0 - r_0 \times \frac{N}{K}$$

Al igual que la tasa neta de reemplazo, la tasa instantánea de crecimiento es uno de los parámetros más importantes en ecología de poblaciones, y es muy sensible a efectos de contaminantes (si afectan supervivencia o fecundidad). A diferencia de la tasa de reemplazo, esta es una tasa instantánea, por lo tanto permite mostrar de qué manera los contaminantes están afectando el crecimiento poblacional en ese momento. Por otro lado, este parámetro es muy sensible a factores dependientes de la densidad poblacional. La expresión siguiente muestra que en una población que crece en forma ilimitada, el número de individuos en un determinado tiempo está dado por:

$$\frac{dN}{dt} = r(t) \times N(t) \rightarrow r = \frac{1}{N} \times \frac{dN}{dt}$$

Cuando existen factores densodependientes:

$$r = r_0 - r_0 \times \frac{N}{K} \text{ por lo tanto } \frac{dN}{dt} = r_0 \times N \times \left(1 - \left(\frac{N}{K}\right)\right)$$

De esta forma, cuando la población es pequeña y hay gran disponibilidad de recursos, N tiende a cero, y el término $\frac{N}{K} \cong 0$ y $\frac{dN}{dt} = r_0 \times N$. Es decir, la población crece exponencialmente (Figura 3). Por el contrario, cuando los recursos limitan el crecimiento N tiende a K , y el término $\frac{N}{K} \cong 1$ y $\frac{dN}{dt} = 0$, por lo tanto la población no crece. Entonces, el crecimiento poblacional que describe la ecuación $\frac{dN}{dt} = r_0 \times N \times 1 - \left(\frac{N}{K}\right)$ es de tipo logarítmico (Figura 10.4.) e incorpora la limitación de los recursos para las poblaciones.

Como se observa en la figura cuando la población es pequeña el crecimiento es exponencial (r se incrementa), a medida que se incrementa el número de individuos, la población sigue creciendo, pero a una tasa menor hasta alcanzar un crecimiento lineal (r constante), y luego el crecimiento se desacelera (r decrece) hasta alcanzar la capacidad de carga (K) alrededor de la cual el número de individuos oscila.

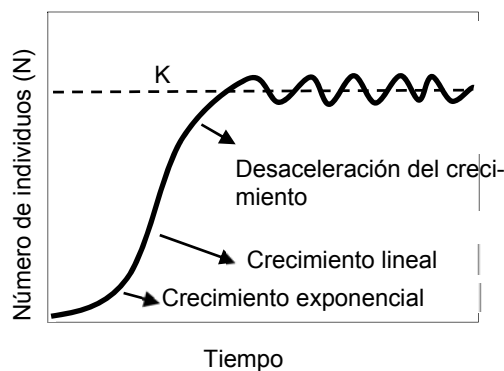


Figura 10.4: Crecimiento poblacional de tipo logístico

Desde el punto de vista ecotoxicológico, las poblaciones expuestas a agentes contaminantes suelen presentar alteraciones en las curvas de crecimiento. Del mismo modo, la presencia de contaminantes en el medio altera la capacidad de carga del ambiente. Por ejemplo, un cuerpo de agua superficial eutrofizado puede presentar un incremento en la capacidad de carga de la población de ciertas especies (algunas bacteria y algas - por incremento del nivel de nutrientes disponibles) y una disminución en este parámetro para otras especies (peces - por disminución del oxígeno disuelto).

Valor reproductivo. Indica la contribución (en individuos) de cada una edad determinada a la siguiente generación. En los casos en que la tabla de vida se construya sólo con hembras, la contribución se refiere al número de hembras promedio que aporta cada hembra de una edad determinada.

Este parámetro se calcula de la siguiente forma:

$$V_x = \frac{e^{rx}}{l_x} \times \sum e^{-ry} l_y m_y \text{ o bien } V_x = \frac{\text{N}^\circ \text{ de hembras producidas x hembras de edad } x \text{ o mayor}}{\text{N}^\circ \text{ de hembras de edad } x}$$

Donde, y se usa para denotar todas las edades de las hembras desde la edad x hasta el infinito. Nótese que si el individuo muere en edad post-reproductiva, la contribución será nula (salvo social) y $V_x=0$. Si se elimina una hembra joven que está **por iniciar la edad reproductiva** el efecto en la siguiente generación será considerable y el valor reproductivo será el máximo. Este parámetro es muy importante ya que permite conocer las edades que más aportan a la preservación de la población en el tiempo. Si por ejemplo un contaminante ejerce un efecto diferencial superior sobre los organismos de una población cuando están en las edades donde V_x es alto, el impacto a futuro sobre la población será mayor que si los efectos son en edades con V_x inferiores. Además, este parámetro permite seleccionar en que edades se deben incrementar los esfuerzos de protección de una población para minimizar su daño.

Consideraciones generales

Si bien como se mencionó al inicio del capítulo los estudios ecotoxicológicos en los últimos años han ido incorporando de a poco, bases ecológicas cada vez más firmes, todavía el uso de herramientas de la ecología clásica en estudios de toxicidad es incipiente y mayormente son aplicadas en estudios de laboratorio en los que se comparan poblaciones (de laboratorio) expuestas y no expuestas a contaminantes individuales. Si bien la ventajas de utilizar estos métodos son evidentes, ya que permiten detectar efectos de contaminantes no perceptibles a corto plazo; visualizar posibles consecuencias de efectos subletales a nivel poblacional; y los parámetros poblacionales obtenidos tienen alto valor predictivo, presentan algunas desventajas operativas que pueden ser una de las principales causas por las que estos métodos aún no se han extendido completamente. Entre estas, se debe considerar que los estudios demográficos suelen ser muy costosos tanto económica como temporalmente, y que son sólo realizables, para fines ecotoxicológicos, para organismos con ciclos biológicos reducidos.

Por otro lado, los bioensayos ecotoxicológicos de laboratorio rara vez estudian los efectos de los contaminantes conjuntamente con factores demográficos densodependientes (competencia intraespecífica, disponibilidad de hábitat, alimentos, etcétera), que junto a los factores que determinan la biodisponibilidad de los contaminantes, son los principales condicionantes de los efectos diferenciales observados en condiciones de laboratorio y campo. Por lo tanto, si bien los estudios de laboratorio son una primera herramienta fundamental para conocer los efectos de un contaminante sobre una población, la extrapolación de los resultados obtenidos en esas condiciones a una población natural, requiere estudios adicionales que incorporen de manera secuencial complejidad al sistema de estudio (estudios de semi-campo y campo). Los estudios poblacionales en condiciones de campo requieren de conocimientos de técnicas de muestreo específicas que son fundamentales para obtener resultados confiables y representativos, algunos de los cuales se resumen a continuación.

Herramientas para el estudio de poblaciones naturales

A la hora de conocer el tamaño de una población una opción es realizar un “*censo poblacional*” en la que se realiza el conteo total de los individuos que la conforman. Operativamente, en general el área de muestreo se divide en parcelas y se realiza el conteo de la totalidad de individuos existente en cada parcela y luego se suman. Para individuos de gran tamaño y que se disponen en grupos pueden utilizarse muestreos aéreos. Sin embargo, esta metodología no siempre es aplicable cuando se trabaja con poblaciones numerosas, grandes extensiones territoriales, o individuos pequeños. Además, en el caso de los animales, se debe tener en cuenta que pueden cometerse errores si los individuos se mueven entre las parcelas durante el conteo. En estos casos el tamaño poblacional se estima a partir de muestreos.

Si consideramos que la población es el conjunto de todos los individuos que queremos estudiar y a partir de los cuales intentamos sacar conclusiones, una *muestra* es una parte representativa de esta población que nos permite obtener resultados válidos (Figura 10.5.).

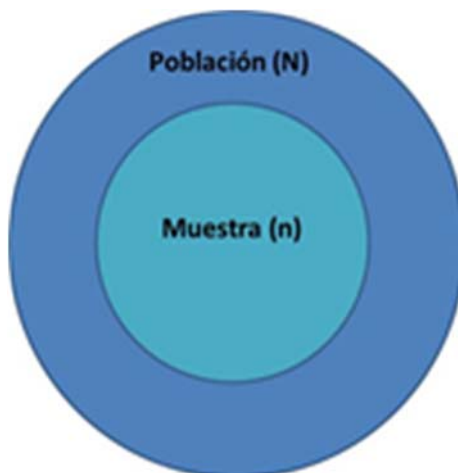


Figura 10.5: Representación gráfica de una población y una muestra.

Diseño de muestreo

Existen diversos métodos y herramientas para el muestreo de poblaciones naturales. En la presente sección se resumen algunos de los métodos más utilizados mencionando las principales características de estos, para que el lector adquiera una idea general de los mismos. No existe un criterio general para la selección del método de muestreo a utilizar, sino que esto se realiza dependiendo de los individuos (organismos sésiles o móviles), la matriz ambiental en la que se distribuyen los organismos (suelo, agua, aire), disponibilidad de equipamiento, entre otras cuestiones; sin embargo, en todo caso debe tenerse en cuenta que ***el éxito del muestreo depende mucho de la claridad con la que se plantee el problema para poder optimizar tiempo y recursos.*** La primera gran diferenciación que se puede realizar entre los métodos de muestreo, tiene que ver con el post-tratamiento estadístico de la información que se obtiene del muestreo. De esta forma existen:

Métodos informales: sin tratamiento estadístico (muy dependiente de la experticia del investigador – estimación de cobertura, fisonomía, etcétera.)

Métodos formales: con tratamiento estadístico. Más objetivo, requiere más tiempo, detecta cambios menos evidentes, permiten conocer errores e incertidumbres, y reduce cantidad de datos – estadística descriptiva.

Uno de los factores preponderantes a tener en cuenta a la hora de realizar un muestreo es la **representatividad**, es decir, el grado en el que la muestra representa las características del sistema de estudio. En líneas generales la representatividad depende de la distribución de los organismos, del tamaño de la muestra; del tamaño, forma y número de unidades muestrales. Es por esto que surgen las siguientes preguntas: ¿cuál es el área mínima que debo muestrear para que el muestreo sea representativo de la población? ¿Cuál es el tamaño, forma y número de unidades muestrales que debo utilizar? ¿Cómo debo distribuirlas?

Número de unidades muestrales

El número de unidades muestrales (UM) que se deben utilizar para lograr un muestreo representativo, implica un compromiso entre la precisión de la/s variable/s a analizar y el esfuerzo de muestreo. Es decir, lo ideal sería utilizar el menor número de UM necesarias para que la variable recolectada sea representativa. Para esto, existen **criterios subjetivos** (Por ejemplo un porcentaje de la superficie total) que dependen mucho de la experticia de la persona que lo lleva a cabo y del conocimiento del área; y **métodos objetivos** que permiten obtener de manera más rigurosa el número mínimo de UM necesarias, sin necesidad de conocer el área de estudio. Entre estos, uno de los métodos más difundidos consiste en realizar muestreos preliminares de la variable a analizar, graficando el valor medio de la misma (Por ejemplo, número de individuos) en función del número de UM, el punto de inflexión en el que el valor medio no se modifica con el incremento del número de UM, representa el número mínimo de UM necesarios para que el muestreo sea representativo (Figura 10.6.).

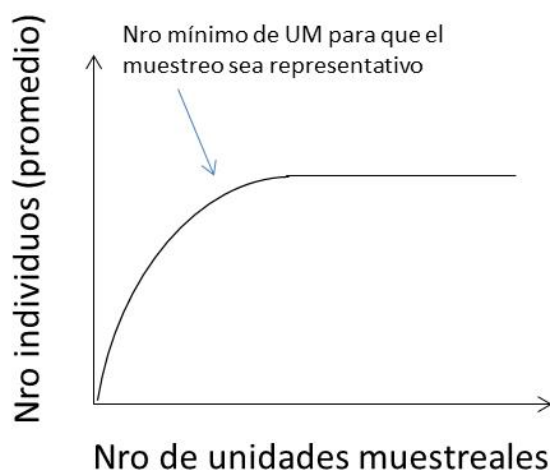


Figura 10.6: Representación gráfica de uno de los métodos objetivos para determinar el número mínimo de UM.

Tamaño y forma de las UM

Tanto la forma como el tamaño de las UM que un operador decide utilizar depende del objetivo de muestreo (Ejemplo, si se desea muestrear individuos de pequeño tamaño se prefieren UM pequeñas), y del patrón de distribución espacial de los organismos (El patrón aleatorio el tamaño no modifica exactitud, pero el agrupado sí). En relación a la **forma de las UM** entre las principales se destacan los siguientes:

Muestreo areal: consiste en la selección de parcelas de diferente forma dentro de los cuales se realiza en conteo o medición de la variable a analizar. Este tipo de métodos es muy utilizado para toma de muestras no destructivas, sin embargo una de las limitaciones más importantes que presenta es el efecto borde, es decir, el conflicto al que el operador se enfrenta a la hora de considerar un individuo dentro o fuera de la parcela cuando se encuentra en contacto con el límite de la UM. Este tipo de efecto resulta particularmente importante en el muestreo de organismos sésiles, depende fuertemente de la relación superficie/volumen, y por lo tanto, se incrementa conforme disminuye el tamaño de la UM (Figura 10.7.).



Figura 10.7: Representación gráfica del muestreo areal.

Muestreo por transectas: Se trata de UM lineales en las que se resuelve el problema del efecto borde y de las formas de la UM. Dentro de este grupo existen distintos tipos de muestreo; por ejemplo, un operador puede desplazarse por la transecta y realizar el conteo de individuos dentro de su campo visual o en forma indirecta a través sonidos; mientras que en otros estudios (comúnmente usados para para estimar cobertura o área basal), el conteo de individuos o variables deseadas de éstos, se realiza por intersección del mismo con la transecta (Figura 10.8.).

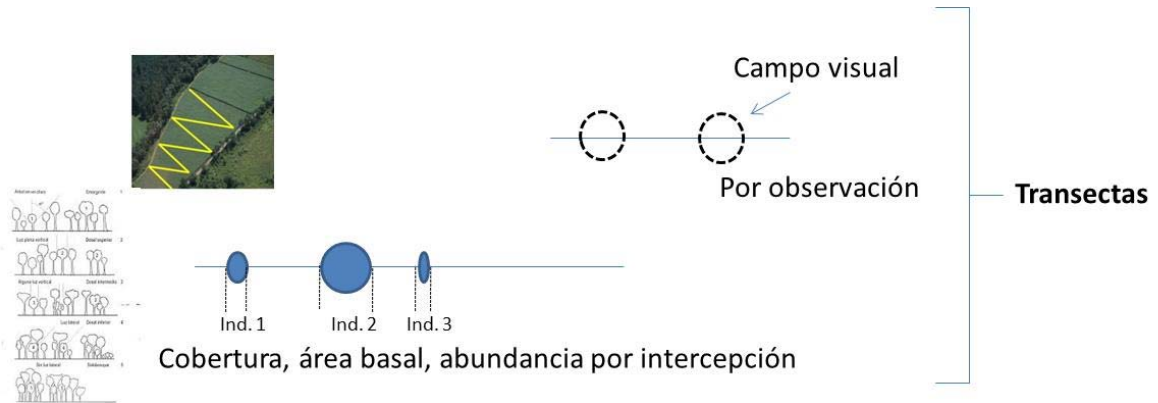


Figura 10.8. Representación gráfica del muestreo por transectas.

Muestreo por individuo: Este tipo de muestreo no puede ser utilizado para estimar el tamaño poblacional, pero es frecuentemente utilizado para estimar otro tipo de variables como cobertura, área basal, biomasa, DAP, etcétera. En estos casos, se buscan en el campo los individuos y sobre estos se estima la variable de interés.

Muestreo Point quadrats: Se trata de una técnica de muestreo de vegetación utilizado fundamentalmente para medir cobertura, a partir de la intersección de varillas que son regularmente insertadas en el suelo.

Modelos para medición de distancias: Se trata de un método para estimar densidad poblacional en organismos sésiles, que consiste en disponer puntos sobre el terreno (pueden ser dispuestos al azar o sistemáticos sobre una línea de transecta), y medir el o los individuos más cercanos a este punto (Figura 10.9.). A partir de esta información se estima la densidad poblacional a partir de diferentes algoritmos relacionados al modelo seleccionado.

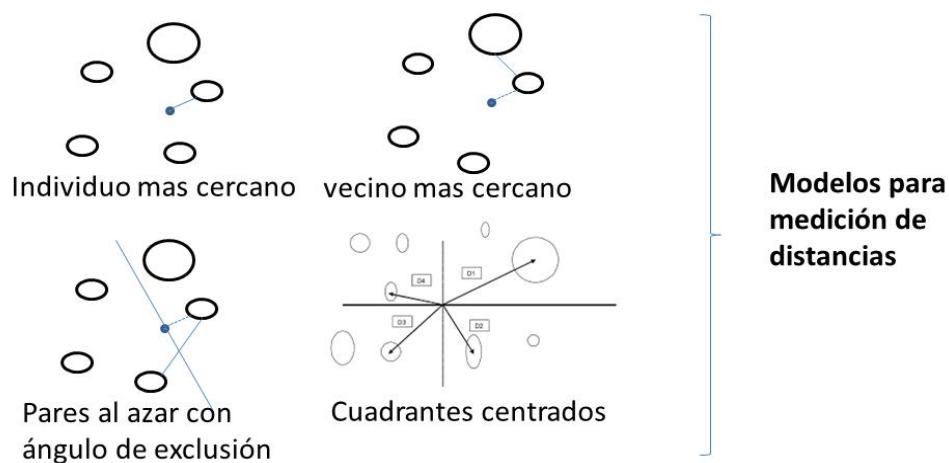


Figura 10.9: Representación gráfica de los modelos de muestreo de medición de distancias.

Métodos de captura marcaje y recaptura: Se trata de métodos utilizados para estimar abundancia en poblaciones de animales en las que no es posible hacerlo a partir del simple conteo todos los individuos. Consisten en la captura de individuos de la población, los cuales son marcados y liberados. La recaptura de estos individuos en posteriores capturas permite inferir el tamaño de la población, a partir del número total de individuos recapturados y en relación al total de capturas efectuadas.

Ubicación de las UM

Existen diferentes estrategias de muestreo de poblaciones en relación de la ubicación de las UM, la elección de la estrategia a utilizar en un muestreo poblacional, depende de los objetivos del mismo. A continuación se resumen algunas de las estrategias existentes y las características de cada una de ellas que condicionan su elección:

Muestreo aleatorio simple: Es el tipo de muestreo más fácil para llevar a cabo, consiste en seleccionar la ubicación de las unidades muestréales por sorteo, de manera tal que cualquier sitio tiene la misma probabilidad de contener una UM (Figura 10). Entre los problemas más conspicuos asociados a esta metodología se destaca que la ubicación de la UM puede aleatoriamente caer en un sector inaccesible para el operador. Además, este método presenta más error en poblaciones heterogéneas; sin embargo, es más adecuado para distribución aleatorio de datos.

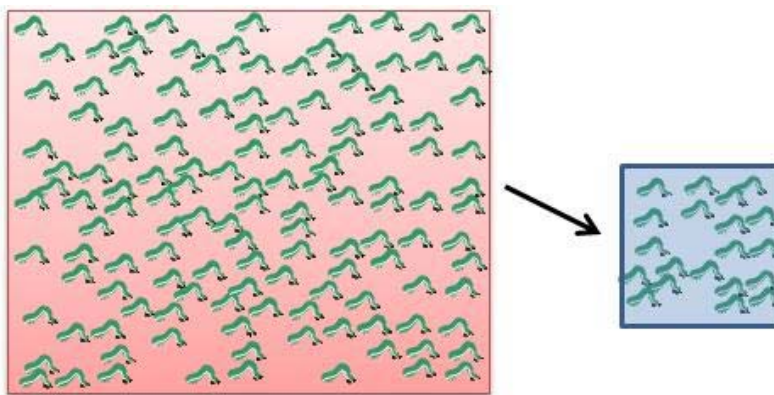


Figura 10.10. Representación gráfica del muestreo aleatorio simple.

Muestreo aleatorio sistemático: En este tipo de muestreo se elige al azar el primer punto y la selección de los individuos se realiza siguiendo un patrón sistemático (Figura 10.11). Este es un método adecuado cuando se muestrea una población que sigue patrones espaciales (altitudinales, plumas de contaminación, etcétera).

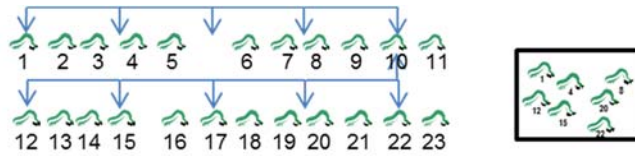


Figura 10.11: Representación gráfica del muestreo aleatorio sistemático

Muestreo aleatorio estratificado: En este caso, el área de distribución de la población presenta distintos estratos, en cada uno de estos se realiza un muestreo aleatorio (Figura 10.12.). En general, los estratos están relacionados con alguna característica ambiental, aunque este tipo de muestreos también es utilizado para conocer estratos de edades susceptibles.

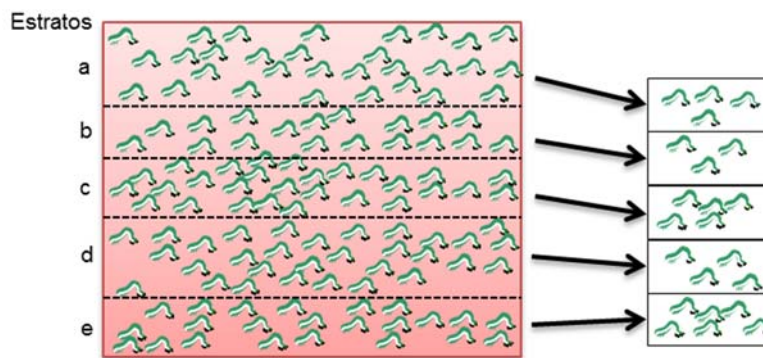


Figura 10.12. Representación gráfica del muestreo aleatorio estratificado.

Muestreo aleatorio por conglomerados: Este es un tipo de muestreo es utilizado para poblaciones de estructura compleja en la que se seleccionan conglomerados *a priori*, y dentro de ellos se hacen muestreos aleatorios (Figura 10.13.). La elección de la distribución de las UM bajo este criterio es muy adecuada en poblaciones con patrones de distribución agregados.

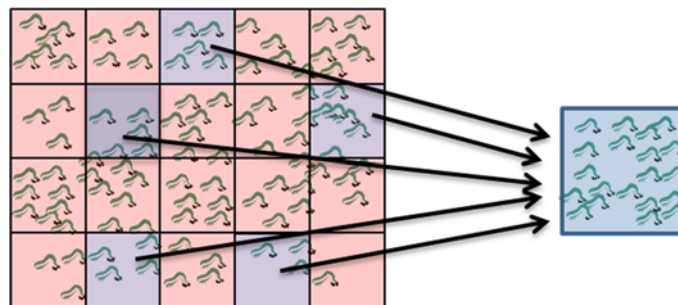


Figura 10.13: Representación gráfica del muestreo aleatorio por conglomerados.

Muestreo selectivo: En este tipo de muestreo, los elementos que formarán parte de la muestra son seleccionados según criterio especificado previamente. Es un tipo de muestreo utilizado

para evaluar el comportamiento de alguna variable en individuos que presentan una característica particular (Figura 10.14.). Por ejemplo, puede desearse estimar el crecimiento de los individuos de la población que presentan una cloración más oscura.

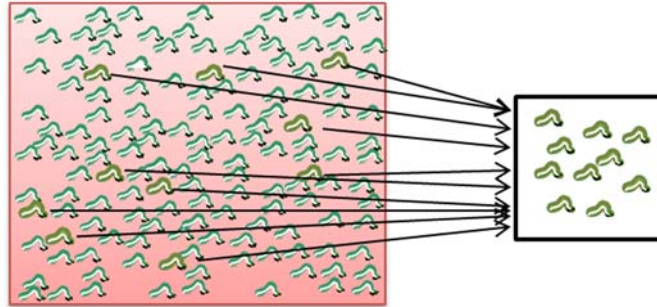


Figura 10.14: Representación gráfica del muestreo selectivo.

Muestreo secuencial: Las UM se disponen en el mismo sitio secuencialmente en diferentes tiempos (Figura 10.15.). Es un tipo de muestreo muy utilizado para comparar el comportamiento de la población a lo largo del tiempo (Ejemplo, comportamiento estacional).

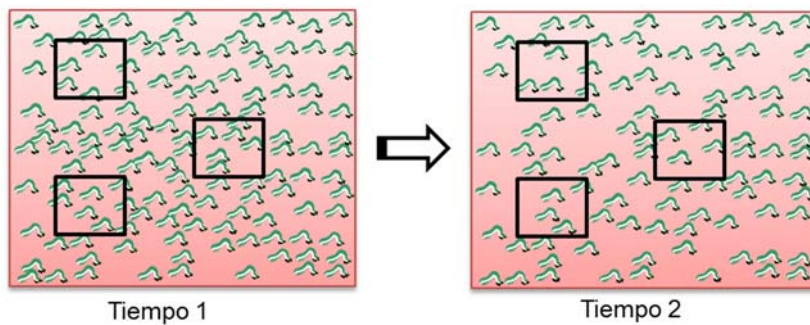


Figura 10.15: Representación gráfica del muestreo secuencial.

Metapoblaciones

Desde finales del siglo 20, en el ámbito de la ecología de la conservación ha ido ganando terreno el concepto de metapoblación, como un nivel de organización intermedio entre el poblacional que hemos discutido a lo largo del presente capítulo, e inferior al de comunidad. Una metapoblación es un conjunto de “poblaciones locales” o sub poblaciones de la misma especie, cercanas espacialmente, que se distribuyen en forma de parches e intercambian organismos de manera tal que funcionan como una gran población fragmentada. Este concepto guarda relación

cercana con la Teoría de biogeografía de islas⁸; y si bien debido al carácter heterogéneo del ambiente en algunas especies se pueden reconocer fácilmente metapoblaciones naturales, en general, son los procesos de antropización que intervienen generalmente fragmentado el hábitat uno de los principales factores que permiten que las herramientas metapoblacionales, sean tan utilizadas en estudios de conservación de poblaciones naturales (Hanski y Simberloff 1977).

Uno de los aspectos fundamentales de las metapoblaciones es que entre las poblaciones locales que la conforman hay algunas que suelen actuar como fuentes, mientras que otras actúan como receptores de individuos. En general, las poblaciones locales en las que la tasa de natalidad supera la mortalidad “producen” más individuos de los que los que el parche puede soportar y por lo tanto algunos migran; mientras que en las poblaciones locales que son receptores de individuos, la mortalidad supera la natalidad. Se debe tener en cuenta que dentro de una metapoblación la categoría de fuente o receptora que puede asumir una población local no es estable pudiendo estas pasar de una a otra categoría de acuerdo a las condiciones del medio. Por otro lado, los individuos pueden migrar de cualquier población a cualquier otra, no necesariamente las migraciones son entre fuente y sumideros sino que incluso puede haber migraciones desde sumideros hacia fuentes. Esto hace que las metapoblaciones sean sistemas extremadamente dinámicos, en el que además de existir migraciones internas entre las poblaciones locales, puede haber extinciones (sin que la metapoblación desaparezca) y reapariciones de poblaciones locales. Esta dinámica metapoblacional está condicionada por la capacidad dispersiva de los individuos que la conforman, por la distancia entre los parches, y por la existencia de barreras que impidan o limiten dicho flujo (muy asociado a barreras antrópicas), por lo que es necesario la presencia de “corredores biológicos” para la persistencia en el tiempo de la misma.

Si bien existen varios modelos metapoblacionales, a los fines en este capítulo se explicará muy brevemente uno de los más sencillos, de modo que el lector adquiera los conceptos mínimos que le permitan seguir indagando en caso que crea necesario hacerlo para un estudio específico. El modelo clásico metapoblacional descrito por Levins (1969), tiene como supuestos que todos los parches son parecidos (forma y tamaño), que la tasa de desplazamientos entre parches no es muy alta ni muy baja, no contempla diferencias entre desplazamientos de individuos (poseen la misma probabilidad de colonizar), están separados por distancias similares y las interacciones entre parches son iguales. En estas condiciones, se centra en la proporción de parches ocupados, dejando de lado las dinámicas poblaciones internas (como la natalidad y la mortalidad). De esta forma, una población local puede asumir sólo 2 estados, puede existir (estar presente) o no (ya sea porque está extinta, porque el parche aún esta inhabitable, o bien, porque el parche aún no fue colonizado). De esta manera, podemos calcular la tasa de recambio, es decir, la variación en el tiempo en el número de parches ocupados de la siguiente forma:

⁸ Teoría Biogeográfica de Islas, publicada en 1967 por Robert H. MacArthur y Edward O. Wilson. La biogeografía estudia la distribución espacial de los seres vivos, los procesos que han determinado dicha distribución, así como los factores que pueden modificar esas distribuciones. La biogeografía de Islas en particular brindó a los ecólogos herramientas matemáticas para entender cómo las especies colonizan de nuevas áreas, las extinciones locales, y cómo esto se ve regulado por la coexistencia entre especies y las características del espacio natural.

$$\frac{dp}{dt} = mp(1-p)e$$

Donde p es la proporción de parches ocupados, $1-p$ la proporción de parches en las que no hay poblaciones locales, m la tasa de colonización de un parche; y e la tasa de extinción en un parche.

Entonces, en una metapoblación en equilibrio la tasa de recambio será cero y en esas condiciones la proporción de parches ocupados podrá ser calculada como sigue:

$$\frac{dp}{dt} = 0 \rightarrow p = 1 - \frac{e}{m}$$

De manera que:

Si $e > m$ la metapoblación tiende a desaparecer

Si $e = m$ metapoblación en equilibrio (Aunque cualquier extinción fortuita haría reducir la metapoblación)

Si $e < m$ la metapoblación tiende crecer y mantenerse en el tiempo.

Si bien la aplicación de herramientas metapoblacionales en planes de conservación está bastante difundida, en estudios específicos ecotoxicológicos, aún no se ha avanzado demasiado, siendo esto quizás uno de los principales desafíos de esta disciplina científica para los próximos años.

Bibliografía

- Mirande, V., Barreto, G. A., Haleblan, S. E., y Tracanna, B. C. (2009). Biodiversidad del Parque Nacional Pre-Delta (Entre Ríos, Argentina). Estudio cuantitativo del fitoplancton. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 44, 11–23.
- Huang, Y. y Chi, H. (2011). The Age-Stage, Two-Sex Life Table with an Offspring Sex Ratio Dependent on Female Age. *Journal of Agriculture & Forestry*, 60(4), 337-345.
- Deevey, E.S. (1947). Life tables for natural populations of animals. *The Quarterly Review of Biology*, 22, 283-314.
- Rabinovich, J.E. (1978) Ecología de poblaciones animales. OEA, Washington D.C, USA.
- Schneider, M. I., Sanchez, N.E., Pineda, S., Chi, H., Ronco, A. E. (2009). Impact of glyphosate on the development, fertility and demography of *Chrysoperla externa* (Neuroptera: Chrysopidae): Ecological Approach. *Chemosphere*; 76, 1451-1455.
- Desneux, N., Decourtye, A., Delpuech, J.M. (2007). The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annual Review of Entomology*, 52, 81-106.

- Rimoldi, F., Schneider, M.I., Ronco, A.E. (2008). Susceptibility of *Chrysoperla externa* eggs (Neuroptera: Chrysopidae) to conventional and biorational insecticides. *Environmental Entomology*, 37, 1252-1257.
- Rimoldi, F., Fogel, M., Ronco, A.E., Schneider, M.I. (2017). Comparative susceptibility of two Neotropical predators, *Eriopsis connexa* and *Chrysoperla externa*, to acetamiprid and pyriproxyfen: Short and long-term effects after egg exposure. *Environmental Pollution*, 231, 1042-1050.
- Hanski, I. y Simberloff, D. (1997). The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. En *Metapopulation Año XII, N°2 / 2003 Mayo - Agosto biology: ecology, genetics, and evolution* (eds. Hanski, I. y Gilpin, M.), pp. 5-26, Academic Press, San Diego, USA.