

## DE LA POBLACIÓN AL INDIVIDUO... Y VICEVERSA

Giacomo TAVECCHIA <sup>1</sup>

RESUMEN.- *De la población al individuo... y viceversa.* El estudio de los cambios numéricos en las poblaciones de aves ha fascinado al ser humano desde tiempos históricos. Sin embargo, las poblaciones son entidades complejas formadas por individuos diferentes y sometidas a cambios importantes en el tiempo y en el espacio. La complejidad de los procesos de cambio, los distintos niveles de estructuración demográfica y espacial y las múltiples fuentes de heterogeneidad han dificultado una aproximación ‘intuitiva’ al estudio de sus dinámicas, haciendo necesario el uso de modelos matemáticos. Intentaré ilustrar un viaje por los avances en el estudio de la dinámica de las poblaciones de aves, a través de ideas, modelos y observaciones. Un viaje con sus errores, con sus fórmulas innovadoras o que pasaron desapercibidas hasta su redescubrimiento, con matemáticos y naturalistas curiosos en un diálogo interdisciplinar creciente que ha conducido al reconocimiento de la alta complejidad de las poblaciones, producida a partir de los individuos que las componen y sus interacciones.

*Palabras clave:* dinámica de población, varianza, modelos matemáticos, captura-recaptura.

SUMMARY.- *From population to individual... and vice versa.* People have been fascinated by the study of numerical changes in bird populations since historical times. Still, populations are complex entities formed by different individuals and subject to important changes in time and space. The complexity of the processes of change, the distinct levels of spatial and demographic structure and the multiple sources of heterogeneity have made an “intuitive” approach to the study of their dynamics difficult, necessitating the use of mathematical models. I will attempt to illustrate a journey through advances in the study of bird population dynamics by way of ideas, models and observations. It is a journey with its errors and innovative formulae, some of which have passed unnoticed until their rediscovery; a journey with its enquiring mathematicians and naturalists in growing interdisciplinary dialogue that has led to recognition of the great complexity of populations, produced by the individuals that composed them and their interactions.

*Key words:* population dynamics, variance, mathematical models, capture-recapture.

<sup>1</sup> Grupo de Ecología de Poblaciones, IMEDEA (CSIC-UIB)  
c/ Miquel Marqués 21, 07190 Esporles, Mallorca, España

### EL PÁNICO A LA VARIANZA

Admitámoslo, muchos naturalistas, incluido el autor de este ensayo, tienen miedo a los números. Fórmulas, ecuaciones diferenciales, integrales y

*“It is not important how rich is a state, but how unevenly this richness is distributed” T. Judt*



matrices nos hacen recordar malos momentos en la escuela y horas de frustración gastadas intentando resolver problemas de matemáticas. Pero este miedo, posiblemente justificado, no debe convertirse en pánico que paraliza y nos impide ir más allá de lo que prejuzgamos intuitivo o simple. Por ejemplo, estamos acostumbrados a detenernos en el promedio de nuestras observaciones, dejando de lado sus varianzas. Sin embargo, si lo pensamos bien, suele ser la varianza la que almacena la información más interesante. El historiador británico Tony Judt decía “lo importante no es la riqueza total de un país, sino como ésta está distribuida”, es decir, para conocer la riqueza de un país no es tan importante conocer el salario promedio de un trabajador, sino cuanto varían los salarios. También sabemos que el potencial para la evolución de un rasgo en una población se encuentra en su variabilidad y no tanto en su valor promedio ¿Por qué nos obstinamos entonces a calcular el promedio y no la varianza? Algunos piensan que este “pánico” a

## LA FASCINACIÓN DE LA “FALSA CERTIDUMBRE”

El estudio de los cambios numéricos en las poblaciones de aves ya fascinó al ser humano desde tiempos históricos. El filósofo y primer naturalista conocido Aristóteles (384-322 a.C.) se cuestionaba el porqué de la ausencia de golondrinas en invierno. En su tratado sobre la historia natural de los animales, formuló la fantástica teoría de la hibernación de algunas especies de aves (véase la re-edición del trabajo ARISTOTLE, ed. 2000). Aunque muchas de sus conclusiones en este campo eran erró-

la varianza deriva de la dificultad de su cálculo. Sin embargo, la fórmula matemática de la varianza es poco más compleja que la del promedio: solo hay que calcular el cuadrado de la diferencia entre cada observación y el promedio de la muestra.

Intentaré que me acompañéis en un viaje por los avances en el estudio de la dinámica de poblaciones de aves a través de sus protagonistas principales: las ideas y las observaciones. Es un viaje caótico por un mundo hecho de pocas ideas y muchos errores, de fórmulas aparentemente innovadoras que se conocieron decenas de años después sus formulaciones, de naturalistas que cambiaron la ecología numérica sin saber mucho de matemáticas y de matemáticos que revolucionaron el estudio de la ecología sin saber nada de la naturaleza. Un mundo donde nuevas observaciones provocaron nuevos modelos matemáticos y donde nuevos modelos matemáticos indujeron nuevas observaciones. Porque una cosa nueva no es necesariamente difícil, es solamente nueva.

*«Empires die, but Euclid's  
theorems keep their youth  
forever» V. Volterra*



neas, sus observaciones, mezcla de intuición, rigor científico y curiosos errores, fueron el estímulo para el desarrollo del método científico para la investigación de los procesos biológicos por Galileo Galilei (1564-1642) y Lazzaro Spallanzani (1729-1799).

El estudio cuantitativo de la dinámica de poblaciones, parece que tuvo su origen al final del siglo XVIII, en los

trabajos del reverendo Thomas MALTHUS (1798) veía en la creciente pobreza de Inglaterra una consecuencia inevitable del ritmo al que la población crecía (de manera geométrica o exponencial) en relación al ritmo de crecimiento de los recursos (de manera lineal). Esta diferencia en la tasa de crecimiento creaba un excedente de población necesariamente destinado a la pobreza. Malthus comprobó el ritmo de crecimiento geométrico de la población humana analizando los datos demográficos provenientes del “recientemente” colonizado continente americano. Sin embargo, el crecimiento lineal de los recursos no era fácil de demostrar y provocó más de una

crítica a las teorías catastrofistas del reverendo.

La observación de Malthus de que los individuos producían progeñie a un ritmo mas elevado que la producción de recursos, influyó profundamente en dos naturalistas, Charles Darwin y Alfred Russell Wallace cuando, setenta años después, formularon la teoría de la evolución por selección natural. Darwin y Wallace estaban fascinados no tanto por lo que el modelo de Malthus era capaz de explicar, si no por lo que no podía explicar. Sus observaciones mostraban que algunas poblaciones animales, al contrario de las poblaciones humanas que Malthus había analizado, no solo no

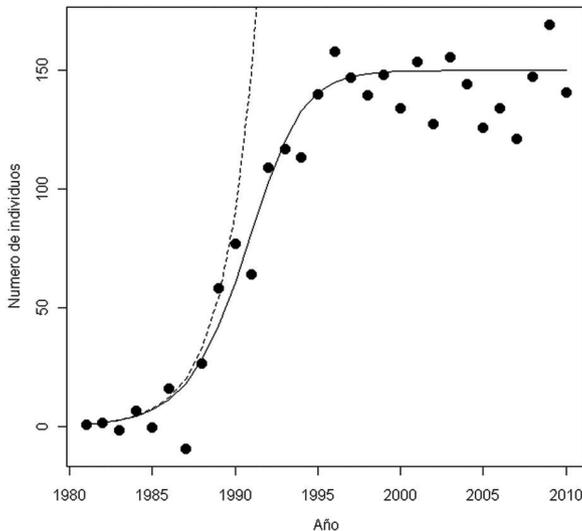


Fig. 1. Crecimiento de una población en el tiempo (puntos) y su tamaño esperado en relación al modelo exponencial de Malthus (línea discontinua) y al logístico de Verhulst (línea continua) que contempla un equilibrio demográfico una vez la población halla alcanzado la capacidad de carga del sistema.

*Fig.1. Population growth over time (dots) and its expected size in relation to the exponential model of Malthus (discontinuous line) and the logistics of Verhulst (continuous line), which shows a demographic balance once the population has reached the optimum capacity of the system.*

crecían como predecía el modelo maltusiano, sino que se mantenían constantes en el tiempo ¿qué podía mantener estas poblaciones estables? Ninguno de los dos naturalistas fue capaz de formular un modelo matemático que predijera el equilibrio poblacional, pero reconocieron que si la población permanecía constante a pesar de que los animales se reproducían de manera exponencial, ello implicaba que tenía que existir una elevada mortalidad. En torno a 1860, de manera casi independiente, identificaron en esta batalla por sobrevivir el motor de la evolución.

Lo que ni Darwin ni Wallace conocían era que algunas décadas antes, el matemático belga Pierre F. Verhulst había publicado el modelo de crecimiento logístico donde introducía el concepto de capacidad de carga, o el máximo número de individuos que un hábitat puede soportar (Verhulst, 1838 in GARNIER, J. G. y QUÉTELET, A.). En el modelo de Verhulst, que no se dio a conocer hasta 1920 (!), la tasa de crecimiento poblacional estaba en función del número de individuos que formaban la población. Cuando el número de individuos se va acercando a la capacidad de carga, la tasa de crecimiento va disminuyendo. El modelo logístico proporciona una formulación matemática del crecimiento de la población hasta un equilibrio demográfico, solucionando (matemáticamente) el problema del crecimiento infinito del modelo maltusiano (Fig.1).

En 1925, poco después de que el modelo logístico de Verhulst se diera a conocer, los matemáticos Alfred Lotka y Vito Volterra, formularon un modelo para la dinámica entre un depredador y su presa. En este modelo, conocido ahora como la ecuación de Lotka-Vol-

terra, la tasa de crecimiento de un depredador es función de la de su presa y viceversa. Una característica fascinante de la ecuación de Lotka-Volterra es que predice un equilibrio oscilatorio de las poblaciones de dos especies.

En 1930, las dinámicas de las poblaciones animales ya no parecían tener ningún secreto. Se habían encontrado modelos validos para demostrar el equilibrio de las poblaciones de una o más especies. Esto permitía calcular la tasa de crecimiento, la capacidad de carga y la trayectoria de una población a partir de los cambios de su tamaño. Era el triunfo del *determinismo*: unos pocos modelos sencillos lo explicaban todo. Entre los matemáticos, empezó la búsqueda del modelo perfecto para explicar equilibrios demográficos predecibles. Entre los naturalistas empezó un florido debate (que se renueva cada década) sobre si eran los factores extrínsecos (depredadores, clima o recursos) o intrínsecos a la población (factores denso-dependientes) los que la regulaban o limitaban (se vea NICHOLSON, 1933 y BERRYMAN, 2004).

Fue un joven físico teórico australiano ‘prestado’ a la biología, Robert MAY, quien despertó a los científicos de sus sueños de un equilibrio determinista. En dos paginas publicadas en 1974 en la revista americana *Science*, May demostró que el modelo logístico de crecimiento poblacional, generaba para algunos valores de la tasa de crecimiento, trayectorias caóticas sin equilibrios, o con equilibrios imposibles de predecir (Fig. 2).

El fin del equilibrio poblacional determinista se encontraba, paradójicamente, en el propio modelo que lo había presentado.

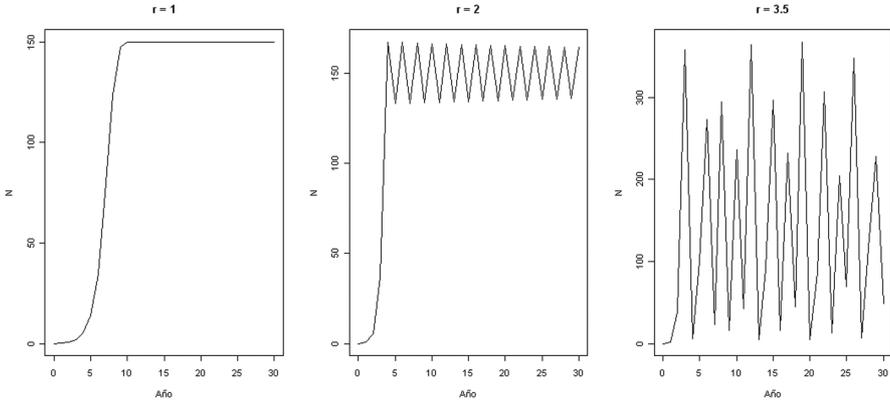


Fig. 2. Crecimiento de una población en base al modelo logístico con diferentes valores de la tasa de crecimiento,  $r$ .

*Fig 2. Growth of a population on the basis of the logistical model with different values of growth rate,  $r$ .*

## EL RECONOCIMIENTO DE LA VARIABILIDAD

El trabajo de May demostró que la formulación de un modelo simple, puramente determinista, que llegara a un equilibrio demográfico y que fuera válido para todas las poblaciones no era posible. El modelo podía ser útil en algún caso, pero no podía solucionarlo todo. Se hacía necesario intentar el viaje en una nueva dirección, y la mejor manera de empezar en una nueva dirección era volver a las preguntas de Darwin y Wallace de cuáles eran los mecanismos subyacentes a la dinámica de una población. Una formulación matemática describiendo el cambio de tamaño de una población en el tiempo por sí sola no basta. El famoso ecólogo Eugene Odum, formalizó este problema en la frase “una población es una entidad cambiante y no estamos únicamente interesados en sus cambios, sino también en *cómo* cambia”. A partir de los años sesenta, nace la idea de que una

*«A population is a changing entity and we are not only interested in its changes, but also how it changes» E. Odum*



población no sólo es simplemente el número de individuos que la forman, sino el resultado de procesos individuales, a veces complejos, de mortalidad, reproducción, inmigración y emigración. Además, la dinámica de una población no es un proceso aislado, sino que forma parte a su vez de una red de poblaciones, la meta-población (que pueden aparecer o extinguirse) conectadas por los movimientos de los individuos que las componen (LEVINS, 1969). Pero sobre todo, una nueva visión estaba emergiendo: las poblaciones como entidades complejas y formadas por individuos, o por grupos de individuos. Cobraba importancia el interés de la heterogeneidad individual, las diferencias entre los individuos que componen la población. ¿Podrían estas diferencias

ser la causa del complejo comportamiento de la población?

La nueva aproximación permitía ahora un punto de encuentro entre el estudio de las estrategias individuales (abarcando aspectos como la genética,

## DESDE LA REVOLUCIÓN DE LESLIE AL MARCAJE DE LAS AVES

A partir de los años sesenta, la heterogeneidad o variabilidad empezó a ser reconocida a todos los niveles: entre genes, individuos, clases de edad, poblaciones, especies, etc. Había empezado la Edad de Oro de la *varianza*. Sin embargo, la complejidad de los procesos, los distintos niveles de estructuración demográfica y espacial y las múltiples fuentes de heterogeneidad hacían difícil una aproximación ‘intuitiva’ al estudio de la dinámica de poblaciones. Se necesitaban, aún más que antes, nuevos modelos matemáticos para poder describir el funcionamiento complejo de las poblaciones incorporando los diferentes niveles de complejidad.

El matemático George Edward Box una vez dijo “Todos los modelos son malos, pero algunos son útiles”. Es cierto. Un modelo, como lo eran lo de Malthus y de Verhulst, por complejo que sea solo podrá aproximarse a la dinámica de los procesos estudiados pero nunca reproducirlos perfectamente (Fig. 3). Pero es cierto también que algunas de estas aproximaciones pueden ser útiles como por ejemplo, las que se utilizan para predecir el estado del mar o el tiempo que hará mañana.

En demografía aplicada, probablemente el modelo más útil fue desarrollado por Patrick LESLIE en 1945. Leslie formuló un modelo para describir la

la heredabilidad de los caracteres individuales y la presión de selección) y la dinámica de las poblaciones, lo que significó un importante paso hacia el conocimiento de los procesos micro o incluso, macroevolutivos.

*“All models are wrong  
but some are useful”*  
G.E. Box



dinámica de una población estructurada en individuos de distintas edades, cada una con su probabilidad de supervivencia y reproducción. El trabajo de Leslie pasó prácticamente inadvertido por mucho tiempo, mientras se disponía del modelo logístico y de sus predecibles equilibrios. Casi veinte años más tarde, un joven zoólogo, Leonard Lefkovich, sin una específica formación matemática, buscando un modelo que pudiera permitir un mejor estudio de los mecanismos responsables de las fluctuaciones de las poblaciones de especies que tienen múltiples fases de desarrollo, como los insectos, encontró el trabajo de Leslie. Al principio lo consideró “incomprensible” (CASWELL, 2001), pero afortunadamente ignoró su miedo a los números y se dejó conducir por su interés en responder sus preguntas. Después de algunas reuniones con Leslie, Lefkovich no solo comprendió el modelo, sino que extendió su formulación a poblaciones estructuradas en estados (y no únicamente en edades como era el modelo original). La innovación de Lefkovich encontró más aplicaciones que el modelo original de Leslie al ser más flexible y generalista.

¿Por qué el modelo de Leslie-Lefkovich revolucionó el estudio de la bio-

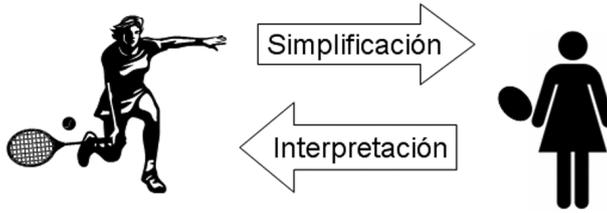


Fig. 3. Un modelo matemático es una aproximación imperfecta a la realidad y nunca podrá reproducirla en su totalidad. Sin embargo un modelo puede permitir la interpretación de procesos complejos que de otra manera escaparían a la intuición.

*Fig 3. A mathematical model is an imperfect approximation of reality and it will never be able to reproduce it entirely. Nevertheless, a model can allow the interpretation of complex processes that would otherwise escape notice.*

logía de poblaciones? El modelo, en su formulación discreta, es una matriz cuadrada (con tantas líneas como columnas) que registra las diferentes clases de edad y que permite el paso de una población desde su tamaño en el tiempo  $t$  a su tamaño al tiempo  $t+1$ . Ilustremos un caso sencillo. Tenemos, por ejemplo, una población (en general se considera sólo las hembras de la población, que son las que tienen el potencial reproductivo) de una especie donde reconocemos dos clases de edad: jóvenes y adultos. Por simplicidad, definimos  $S^j$  y  $S^a$  como las probabilidades de sobrevivir de los individuos jóvenes y adultos durante el intervalo de tiempo considerado,  $F^a$  como su fecundidad, o sea el número de hembras producidas por hembras adultas reproductoras, y  $S^0$ , la supervivencia hasta el primer año de edad de los individuos nacidos. Es decir, necesitamos saber cuantas clases de edad a considerar, el número de individuos (hembras) en cada clase de edad, su supervivencia y su fecundidad.

El número de hembras adultas en el tiempo  $t+1$  ( $N^a_{t+1}$ ) será simplemente el número de hembras adultas que han

sobrevivido ( $N^a_t S^a$ ) mas el número de hembras jóvenes que sobrevivieron y han entrado en la clase adulta ( $N^j_t S^j$ ) o sea,  $N^a_{t+1} = N^a_t S^a + N^j_t S^j$ . El número de jóvenes en el tiempo  $t+1$  será el resultado del número de hembras reproductoras al tiempo  $t$  por la fecundidad, y por la probabilidad de supervivencia en el primer año, o sea  $N^j_{t+1} = F^a N^a_t S^0$  (Fig. 4).

Se pueden resolver estas simples y intuitivas ecuaciones usando el cálculo matricial. Así, las ecuaciones  $N^j_{t+1} = F^a N^a_t S^0$  y  $N^a_{t+1} = N^a_t S^a + N^j_t S^j$  se pueden escribir como:

$$\begin{bmatrix} N^j \\ N^a \end{bmatrix}_{t+1} = \begin{bmatrix} 0 & S^0 F^a \\ S^j & S^a \end{bmatrix}_t \begin{bmatrix} N^j \\ N^a \end{bmatrix}_t$$

Para no perder demasiado tiempo en escribir matrices y vectores se utiliza una notación particular donde las matrices se representan con letras mayúsculas en negrita y los vectores con letras minúsculas, siempre en negrita. Así,  $\mathbf{n}_t$  es en realidad el vector compuesto por dos números,  $N^j_t$  y  $N^a_t$ . De esta manera, el modelo de Leslie pasa a ser  $\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{M} \mathbf{n}_t$  donde  $\mathbf{M}$  es la matriz con los parámetros de supervivencia y fecundidad de la población. ¿Así de sencillo? Más o

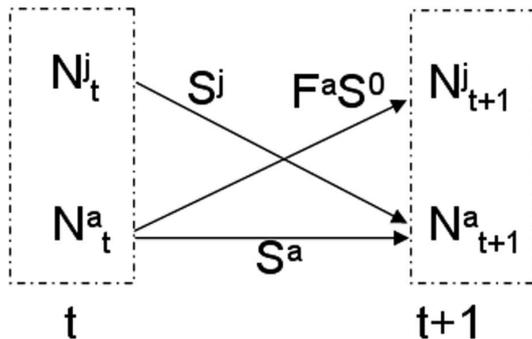


Fig. 4 El número adultos ( $N^a$ ) al tiempo  $t+1$  es el número de individuos jóvenes y adultos (hembras) en la población al tiempo  $t$  multiplicado por sus supervivencias ( $S^a$  y  $S_j$ ). El número de jóvenes ( $N_j$ ) al tiempo  $t+1$  es el número de individuos (hembras) reproductores multiplicado por su fecundidad ( $F$ ) y por la supervivencia de los pollos hasta el primer año de edad ( $S^0$ ).

*Fig 4. The number of adults ( $N^a$ ) at the time  $t+1$  is the number of juvenile and adult individuals (females) in the population at time  $t$ , multiplied by their survivors ( $S^a$  and  $S_j$ ). The number of juveniles ( $N_j$ ) at the time  $t+1$  is the number of reproductive individuals (females) multiplied by their fecundity ( $F$ ) and the survival of their offspring until the first year of age ( $S^0$ ).*

menos, sí. Hemos puesto un ejemplo con dos clases de edad, pero la matriz de transición  $\mathbf{M}$  puede tener tantas filas como clases de edad o estados tengamos en nuestra población estructurada. De esta manera estamos representando en un solo modelo las diferencias entre los individuos de diferentes edades.

El gran valor del modelo de Leslie está en las propiedades del cálculo matricial (que debemos a algunos matemáticos chinos del siglo II y en su forma más moderna a Gottfried Leibniz y Carl F. Gauss).

Puesto que la tasa de crecimiento de una población, se define simplemente como  $N_{t+1}/N_t$ , la matriz de transición  $\mathbf{M}$  debería contener toda la información para poder calcular un valor equivalente o parecido. Y así es. El autovalor real más alto de la matriz es la tasa de crecimiento asintótica de la población.

Otro valor importante del modelo de Leslie es la posibilidad de calcular

cómo esa tasa responde al cambiar los parámetros de  $\mathbf{M}$ . Así, por ejemplo, podemos verificar qué valor resultaría aumentando la supervivencia adulta un 10 % o qué pasaría si la fecundidad bajara un 15 %. Considerando que estos cálculos solo dependen de  $\mathbf{M}$ , no es necesario conocer el tamaño ni la proporción de jóvenes y adultos de la población.

Este tipo de análisis permite múltiples aplicaciones en biología evolutiva y en biología de la conservación. Por ejemplo, se puede demostrar que las poblaciones de especies con un tiempo de generación largo (que tienen una baja mortalidad adulta) son más sensibles a un cambio en la tasa de supervivencia adulta y que las poblaciones de individuos que tienen una tasa de generación corta son más sensibles a reducciones en la fecundidad (Fig. 5).

Esta generalización sugiere que para aumentar el número de parejas en

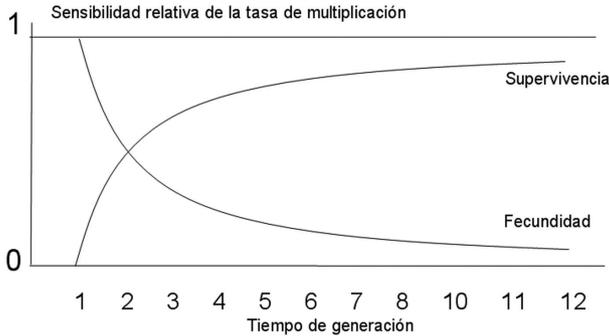


Fig. 5. Importancia relativa de la supervivencia y de la fecundidad a los cambios en la tasa de multiplicación de la población en función del tiempo de generación (dibujado a partir de LEBRETON y CLOBERT, 1991).

Fig 5. Relative importance of survival and fecundity to the change in population growth rate, as a function of generation time (drawn from LEBRETON and CLOBERT, 1991).

una población de una especie con un tiempo de generación largo, como por ejemplo, la pardela balear *Puffinus mauritanicus*, habría que actuar limitando la mortalidad adulta y no tanto aumentando su fecundidad (ORO *et al.*, 2004).

En su formulación el modelo de Leslie es determinista y nos devuelve el valor de la tasa de multiplicación de la matriz. Si este valor es  $< 1$  ¿podemos concluir que la población está condenada a la extinción? Por supuesto que no. Como en todas las estimas, el valor de la tasa de multiplicación tiene un error asociado a ella: su varianza (¡siempre ella!). Y paradójicamente, reconocer este error, nos proporciona más certidumbre a la hora de sacar conclusiones. Una vez más no es el promedio sino la varianza la que nos proporciona la información más interesante. El error asociado a la tasa de multiplicación es proporcional a los errores asociados a las estimas de los parámetros en **M**. Si la supervivencia es 0.5 y su error estándar es 0.07 esto significa que la mayoría de los individuos tienen un valor de supervivencia entre

0.36 y 0.64 ( $0.5 \pm 1.96 \cdot 0.07$ ) y que aproximadamente solo cinco de cada cien individuos tienen una supervivencia mayor de 0.64 o menor de 0.36. Es obvio que a  $S=0.64$  corresponderá una tasa de multiplicación más alta que a  $S=0.36$ . Pero solo el 5 % de la población tiene estos valores extremos así que los valores de la tasa de multiplicación correspondientes a  $S=0.64$  o  $S=0.36$  serán poco probables. Calculando la tasa de multiplicación para distintos valores de **S**, respetando sus probabilidades de ocurrencia, obtendremos un abanico de valores de la tasa de multiplicación de la población, reflejo del error (varianza) de **S**. Este abanico de valores nos contará con mayor fiabilidad si una población puede o no dirigirse a la extinción (vease ORO *et al.*, 2004 por el caso de la pardela balear).

Es evidente que el modelo de Leslie representa un paso hacia adelante comparado con los de Malthus y Verhulst por que permite especificar la estructura de la población (cuantas clases de edad), estimar la tasa de multipli-

cación, su error y su sensibilidad a cualquier parámetro de la matriz de transición. Sin embargo, no todo es perfecto y las simplificaciones del modelo de Leslie-Lofkovich lo hacen inadecuado en muchos casos. Por ejemplo, una limitación importante en el estudio de poblaciones de aves es que la tasa de multiplicación se refiere a situaciones de equilibrio demográfico y no tiene en cuenta de una posible inmigración.

El modelo de Leslie-Lefkovich tiene otra limitación. Si por un lado permite introducir las diferencias entre clases de edad, todavía no permite acomodar las diferencias entre individuos de la misma edad. Sin embargo, proporciona una buena base para poder incluir estas diferencias en forma de estocasticidad demográfica (de nuevo la varianza: cada individuo puede vivir, morir o reproducirse o no, con un grado de incertidumbre a partir de los promedios de los parámetros que se conoce para todos los individuos). En este caso el parámetro de la matriz de transición no tiene un valor fijo sino una distribución de probabilidad. Así en el curso del tiempo la formulación matricial propuesta por Leslie ha ido complicándose (vease LEBRETON and CLOBERT, 1991), permitiendo acomodar tanto la estocasticidad demográfica como la ambiental, ésta última debida a variaciones en el tiempo del valor medio del parámetro (¡otra vez la varianza!).

A pesar de sus limitaciones y aplicaciones, el trabajo de Leslie-Lefkovich había dado una importante lección: el modelo más útil en biología de poblaciones había nacido de la colaboración entre un matemático y un zoólogo. Desde entonces es difícil pensar en un trabajo de dinámica de poblaciones en el cual no haya una interacción entre personas de distintas disciplinas. Paradóji-

camente, de hecho, Leslie, con sus formulaciones matriciales, había devuelto la pelota a los naturalistas. El mensaje de Leslie era claro: las tasas vitales de los individuos de la población son la clave para el estudio de su dinámica. Ahora había que resolver el problema de cómo poder estimar esas tasas en el campo. Y no podía hacerlo Leslie.

Era el momento de encontrar una manera de estimar estos parámetros en las poblaciones naturales. Tarea que al día de hoy sigue siendo materia continua de estudio, debate e innovaciones (vease TAVECCHIA *et al.*, 2000). Para poder estimar la supervivencia y la fecundidad de los individuos es necesario seguirlos. Y para seguir a un individuo de una población a lo largo de su vida es necesario reconocerlo. Comenzó la búsqueda de marcajes duraderos e inocuos. Si bien el origen del marcaje en aves proviene del estudio de sus movimientos migratorios (el anillamiento científico), también este método y otros que se han ido sofisticando con el fin de no hacer necesaria una segunda captura física (avistamiento a distancia o control remoto: anillas de colores, marcas alares, emisores electrónicos pasivos, radio-telemetría, etc.) se han añadido al estudio de la estima de parámetros poblacionales. Hay que resaltar que el estudio de los efectos del marcaje en animales es esencial para no añadir una fuente de mortalidad más a las poblaciones naturales. Algunos de estos métodos con el tiempo se han revelado que producen efectos negativos (por ejemplo, las marcas alares tanto tiempo utilizadas en pingüinos afectan negativamente a su supervivencia, GAUTHIER-CLERK *et al.* 2004). Esto debe hacernos reflexionar sobre la necesidad de aplicar el marcaje por inocuo que parezca solo cuando realmente tenga una utilidad científica.

Los datos proporcionados por los estudios de marcaje de aves se pueden dividir en dos tipos principales: capturas de animales vivos y recuperaciones de anillas de animales muertos (por ejemplo en especies de interés cinegético). Hablaremos en el primer caso de estudios de captura-marcaje-recaptura y de marcaje-recuperación en el segundo. Aunque parezca paradójico, las recuperaciones proporcionan datos menos robustos a la hora de estimar la mortalidad (TAVECCHIA *et al.*, 2000). La razón es que en este tipo de estudios hay generalmente muy pocas recuperaciones en relación a los animales marcados y la información individual es escasa (¡se muere una sola vez!). Sin embargo en los estudios de captura-recaptura, las múltiples recapturas o re-observaciones de animales vivos proporcionan una información más robusta para estimar la supervivencia. La robustez de los resultados depende por tanto del esfuerzo de recaptura y no, como muchos piensan, del esfuerzo de captura. Mas vale marcar pocas aves y re-observar una gran proporción de ellas, que marcar muchísimas y recuperar pocas. El análisis de captura-recaptura se basa sobre la estimas de los parámetro que han generado las historias de captura de cada individuos y en particular la probabilidad de supervivencia (que se nota generalmente como  $\bar{e}$ ) y la de re-capturar un animal marcado (que se nota generalmente como 'p'). Parafraseando Andrew Royle y Robert Dorazio: “mas vale pájaro en mano que ciento volando ... si  $p=0.01$ ”. Para los lectores especialmente interesados existen muchos textos, publicaciones e informaciones generales disponibles gratuitamente online (vease, [www.phidot.org](http://www.phidot.org), LEBRETON *et al.*, 1992; TAVECCHIA *et al.*, 2000).

*“Better a bird in the hand  
than two in the bushes  
.....if  $p=0.5$ ”  
A. Royle y R. Dorazio*



## CONCLUSIONES

El interés de los matemáticos y naturalistas en el estudio de las dinámicas de población se concentró en primer lugar en el tamaño de la población y en su cambio en el tiempo. Sin embargo, esta aproximación no permitía acceder a los mecanismos responsables de las fluctuaciones. Se pasó pronto a una aproximación individual al reconocer que estas fluctuaciones son el resultado de procesos complejos que operan a nivel de los individuos. Se buscó entonces la información necesaria a nivel individual para volver al principio, es decir, modelizar los cambios poblacionales. En realidad la historia no se desarrolló de forma lineal, sino que algunos avances fueron paralelos, ramificándose en múltiples líneas de investigación (modelos de meta-población, modelos basados en los individuos, etc). Sin embargo, al día de hoy hablamos de Malthus, de Leslie y de May como pilares del estudio de la ecología de poblaciones. Por otro lado, las contribuciones a esta disciplina no solo han venido de personajes famosos. Muchos estudiosos han contribuido poco a poco al avance del conocimiento y al diálogo entre matemáticos y naturalistas, almacenando evidencias para el manejo y el conocimiento del funcionamiento de las poblaciones animales.

Para concluir propongo un simple decálogo de cómo abordar un estudio sobre la dinámica de una población en forma de un pequeño esquema (Fig. 6).

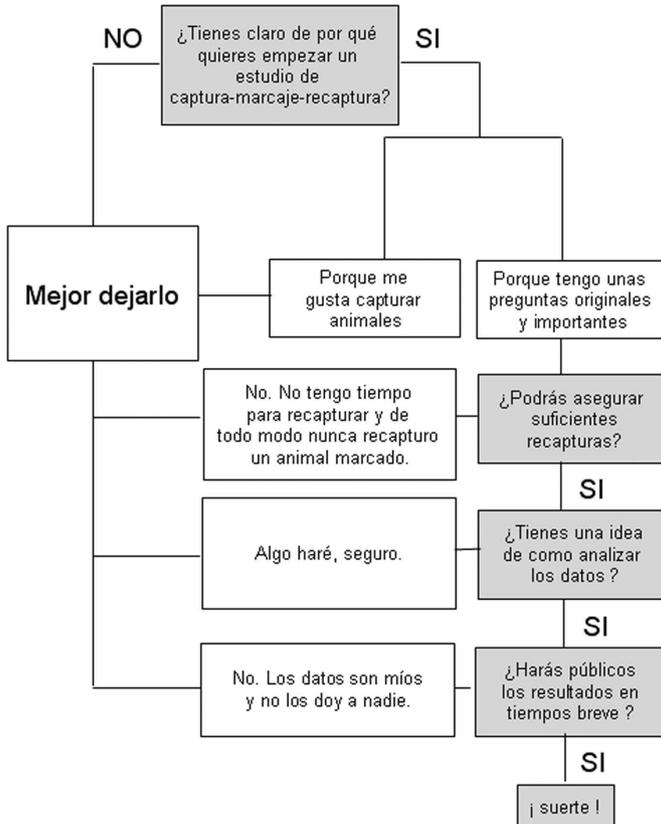


Fig. 6. Vademecum para el estudio de seguimiento.  
Fig 6. Vademecum for a monitoring study.

Cómo comenzar un seguimiento adecuado de las poblaciones a estudiar puede resultar complejo. ¿Cuántos animales marcar?, ¿Por cuánto tiempo estudiar?... Es un problema de diseño de un estudio, y no debe ser subestimado. El problema del diseño experimental comenzó probablemente con las cartas poco amistosas que se intercambiaron John Needham y Lazzaro Spallanzani en 1765 sobre el caldo de carne, pero esta es otra historia...

## LECTURAS ACONSEJADAS

Libros y publicaciones científicas disponibles:

- CASE, T. J. 1999. *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press, USA.
- IGUAL, J. M., G. TAVECCHIA, S. JENOUVRIER, M. G. FORERO, and D. ORO. 2009. *Buying years to extinction: Is compensatory mitigation for marine bycatch a sufficient conservation measure for seabirds?* PLoS ONE. e4826. doi: 10.1371/journal.pone.0004826.

- HIRALDO, F., J. J. NEGRO, J. A. DONAZAR, and P. GAONA. 1996. A demographic model for a population of the endangered lesser kestrel in southern Spain. *Journal of Applied Ecology* 33:1085-1093.
- LEBRETON, J.-D., R. PRADEL, and J. CLOBERT. 1993. The statistical analysis of survival in animal populations. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 91-95.
- MILLS, L. S. 2006. *Conservation of Wildlife Populations: Demography, Genetics and Management*, 1st edition. Wiley-Blackwell.
- NEWTON, I. 1998. *Population Limitation in Birds*, 1st edition. Academic Press.
- PIÑOL, J. y MARTÍNEZ-VILALTA, J. 2006. *Ecología con Numeros*. Ediciones Lynx <http://www.ecologiaconnumeros.uab.es/>
- TAVECCHIA, G. 2000. *Potentialite et limites des analyses de recapture et reprise en biologie des populations: une approche empirique*. Ph.D Thesis. University of Montpellier II. Available at <http://www.cefe.cnrs.fr/BIOM/theses/These-Tavecchia.pdf>. University of Montpellier II.
- WILLIAMS, B. K., J. D. NICHOLS, and M. J. CONROY. 2002. *Analysis and Management of Animal Populations*, 1st edition. Academic Press.
- of the Royal Society B: *Biological Sciences* 271: S423-S426.
- GARNIER, J. G., and A. QUÉTELET. 1838. *Correspondance mathématique et physique*. Impr. d'H. Vandekerckhove.
- LEBRETON, J., and J. CLOBERT. 1991. Bird population dynamics, management, and conservation: the role of mathematical modelling. Pages 105-125 in C. M. Perrins, J. Lebreton, and G. J. Hiron, editors. *Bird population studies, relevance to conservation and management*. Oxford University Press, Oxford.
- LEBRETON, J. D., K. P. BURNHAM, J. CLOBERT, AND D. R. ANDERSON. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.
- LESLIE, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
- LEVINS, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15: 237-240.
- MALTHUS, T. K. 1798. *An Essay on the Principle of Population*. Penguin Classics.
- MAY, R. M. 1974. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science* 186: 645-647.
- NICHOLSON, A. J. 1933. The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 2: 132-178.
- ORO, D., J. S. AGUILAR, J. M. IGUAL, and M. LOUZAO. 2004. Modelling demography and extinction risk in the endangered Balearic shearwater. *Biological Conservation* 116: 93-102.
- TAVECCHIA, G. 2000. *Potentialite et limites des analyses de recapture et reprise en biologie des populations: une approche empirique*. Ph. D Thesis. University of Montpellier II. Available at <http://www.cefe.cnrs.fr/BIOM/theses/These-Tavecchia.pdf>. University of Montpellier II.

Informacion general Online:  
[www.phidot.org](http://www.phidot.org)  
[www.wikipedia.org](http://www.wikipedia.org)

## BIBLIOGRAFÍA

- ARISTOTLE. 2000. *History of Animals*. Elibron Classics.
- BERRYMAN, A. A. 2004. Limiting factors and population regulation. *Oikos* 105: 667-670.
- CASWELL, H. 2001. *Matrix Population Models* (second edition). Sinauer Press, Sunderland, Massachusetts, USA.
- GAUTHIER-CLERC, M., J. P. GENDNER, C. A. RIBIC, W. R. FRASER, E. J. WOehler, S. DESCAMPS, C. GILLY, C. LE BOHEC, and Y. LE MAHO. 2004. Long-term effects of flipper bands on penguins. *Proceedings*

(Rebut: 24.03.11; Acceptat: 16.04.11)