

Ecología de poblaciones
aplicada al manejo de
Fauna Silvestre

Cuatro conceptos ($N \wedge MSY Pe$)



Salvador Mandujano Rodríguez

Ecología de poblaciones aplicada al manejo de Fauna Silvestre

Cuatro conceptos (N , λ , MSY , Pe)

Salvador Mandujano Rodríguez

Colección Manejo de Fauna Silvestre No. 3

Colección: Manejo de Fauna Silvestre

Número: 3

Título: Ecología de poblaciones aplicada al manejo de fauna silvestre: cuatro conceptos (N, λ , MSY, Pe)

D.R. © Salvador Mandujano Rodríguez

ISBN: 978-607-7536-12-3

Diseño de portada: Tomas B. Bravo

Imágenes de portada y contraportada: S. Mandujano R.

Ninguna parte de este libro puede ser reproducida parcial o totalmente, y transmitida de cualquier forma o por cualquier medio, electrónico o mecánico, incluyendo fotocopia, grabación, o por cualquier sistema de almacenamiento o recuperación, sin permiso escrito del propietario del copyright.

Instituto Literario de Veracruz S. C.

Impreso en México 2011

Dedicatoria:

América, Marami y Jéshua

*el oficio de escribir es solitario
y durante muchos días, semanas
he estado "asunte"
gracias por su apoyo y amor
ahora regreso de nuevo...*

Contenido

Introducción	7
Acrónimos y abreviaturas	10

PARTE I. Conceptos centrales

1. Objetivos de manejo	13
2. Definiciones de ecología	17
3. Conceptos centrales en este libro	20

PARTE II. Dos conceptos ecológicos: N y λ

4. Delimitación de población	25
5. Tamaño poblacional	28
6. Crecimiento poblacional exponencial	31
7. Crecimiento poblacional logístico	35
8. Estimación crecimiento poblacional	39
9. Estructura poblacional	44

PARTE III. Dos conceptos de manejo: MSY y P_e

10. Modelos aplicados al manejo	51
11. Aprovechamiento de poblaciones	55
12. Cosecha máxima sustentable	61
13. Paradigma de las poblaciones pequeñas	67
14. Análisis de viabilidad poblacional y P_e	73
15. Ecología metapoblacional	78
16. Modelos de funciones de incidencia	83
Conclusiones	89
Literatura recomendada	95

Introducción

La presente obra es un libro introductorio a la ecología de poblaciones dirigido principalmente a estudiantes de biología, veterinaria, agronomía, ingeniería forestal y otras áreas afines, con intereses en el estudio y manejo de la fauna silvestre. Es un libro de principios básicos al tema pero con una visión muy particular: el empleo de la ecología de poblaciones como base conceptual y metodológica para abordar los tres principales objetivos del manejo de la fauna silvestre: **uso sustentable** de especies con interés económico, **conservación** de poblaciones y/o especies en peligro, y **control** de poblaciones o individuos problemáticos a intereses humanos.

Es un libro introductorio donde he tratado de abordar dos aspectos o parámetros fundamentales de la ecología de poblaciones: la abundancia (N) y la tasa de crecimiento poblacional (λ); y dos aspectos con implicaciones de manejo: la cosecha máxima sostenida (MSY) y la probabilidad de extinción (P_e). Los dos primeros parámetros poblacionales sintetizan el potencial de cualquier población, lo cual se reflejará en su potencial de uso y probabilidad de extinción.

Por ejemplo, una población con abundancia alta y una tasa positiva de crecimiento, tiene el potencial para ser aprovechada; mientras que una población con abundancia baja y una tasa negativa de crecimiento, podrá presentar riesgos de extinción. Estos cuatro aspectos (N , λ , MSY y P_e) son el punto central del presente libro.

Libros de ecología de poblaciones y de manejo de fauna silvestre hay muchos y algunos realmente excelentes. Indiscutiblemente, si te interesa profundizar en el tema te recomiendo ampliamente la lectura de los libros y otros que sugiero en la parte final. Entre más entendemos un tema más dudas y preguntas tendremos mismas que solo podrán ser respondidas con más lectura. Es un proceso que nunca acaba.

En consecuencia, espero que este libro despeje algunas dudas, pero al mismo tiempo espero sinceramente que genere más preguntas. El manejo de la fauna silvestre demanda estudiantes, técnicos y manejadores cada vez mejor capacitados.

Este libro de alguna manera también es el resultado de los cursos, talleres y conferencias que he impartido durante varios años en diferentes eventos e instituciones. Por lo tanto, las sugerencias, comentarios, críticas y otras observaciones que muchos estudiantes y otros participantes me hicieron en esas ocasiones, han sido fundamentales para ir

depurando y mejorando mis apuntes y presentaciones. A todos ellos les agradezco.

Los comentarios y sugerencias de mis colegas y amigos mejoraron significativamente el contenido y presentación de este libro. En particular le agradezco al Dr. Jairo Pérez-Torres de la Pontificia Universidad Javeriana de Colombia, la Dra. Pilar Rodríguez de CONABIO, el Dr. Eduardo Naranjo de ECOSUR, y a mis estudiantes de doctorado los M. en C. Luis A. Escobedo-Morales y Carlos Yañez-Arenas.

Una parte significativa de los fondos económicos para publicar esta obra salieron del apoyo financiero familiar a quienes les agradezco profundamente. Especialmente a América Álvarez por su apoyo y revisión ortográfica del manuscrito. El proyecto de investigación "*Monitoreo de venados en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán*" también brindó su apoyo. El Instituto Literario de Veracruz apoyo la edición del libro; en particular le agradezco a Beatriz Rebeca Piña Martínez su apoyo en el proceso.

Acrónimos y abreviaturas

ANP – Área Natural Protegida

D – Densidad

IFM – Modelos de funciones de incidencia

MCA – Área mínima crítica

MSY – Cosecha máxima sostenida

MVP – Población mínima viable

N – Abundancia

N_e – Tamaño efectivo poblacional

P_e – Probabilidad de extinción

P_{max} – Producción máxima

PVA – Análisis de viabilidad poblacional

r – Tasa instantánea de crecimiento poblacional

r_{max} – Tasa intrínseca de crecimiento poblacional

λ -Tasa finita de crecimiento poblacional

UMA – Unidad para la Conservación y Uso sustentable de la Vida Silvestre

PARTE I.
**Conceptos
centrales**

1

Objetivos de Manejo

En México, el manejo y conservación de la fauna silvestre están legalmente basados en dos esquemas: las Áreas Naturales Protegidas (ANP) y las Unidades para la Conservación, Manejo y Uso Sustentable de la Vida Silvestre (UMA). Las ANP tienen las siguientes categorías: Reserva de la Biosfera, Áreas de Protección de Flora y Fauna, Parques Nacionales, Áreas de Protección de Recursos Naturales, Santuarios, y Monumento Naturales. Mientras que las UMA se clasifican en dos categorías: extensivas (manejo de las poblaciones silvestres y hábitats) e intensivas (manejo en los parques zoológicos, jardines botánicos, y otros).

De un total de 1.972.000 km² de territorio nacional, aproximadamente el 12% está en 163 ANP, mientras que el 14% se encuentra en 7955 la UMA. En conjunto, estas áreas

representan una importante proporción de tierra dedicada a la conservación y manejo de la fauna. Sin embargo, estas reservas no se distribuyen por igual en todos los ecosistemas a través del país. Además, el rango de tamaño de las ANP y las UMA varía desde algunas decenas hasta varios millones de hectáreas.

La función principal de estas áreas es asegurar la conservación y uso sostenible a largo plazo a través del mantenimiento y la protección de la biodiversidad en general y, en particular de las especies y poblaciones amenazadas o aquellas con potencial para uso humano.

El manejo de fauna puede ser definido como *“la aplicación de conocimiento científico y técnico necesarios para la resolución de problemas y objetivos humanos concretos donde se involucra a la fauna silvestre”*. De manera general, podemos englobar las principales metas en el manejo de fauna en tres categorías: el aprovechamiento, la conservación y el control (Figura 1). Es importante aclarar que el concepto moderno de conservación involucra el uso sustentable (que podría interpretarse como aprovechamiento y control simultáneos). Mientras que el concepto anterior de conservación es lo que ahora se entiende como preservación o protección. En este libro se empleará el término conservación como protección.

Es decir, el manejo de fauna silvestre solo se justifica cuando se tiene una problemática concreta que resolver. Por

ejemplo, si se tiene una UMA de venados con el fin de obtener machos trofeos; cuando una plantación de algún árbol de interés comercial está siendo dañada por la actividad de los animales; cuando en una región, ANP o UMA está disminuyendo la población de alguna especie rara. En estos casos y más, será necesario plantearse acciones de manejo para alcanzar los objetivos humanos.

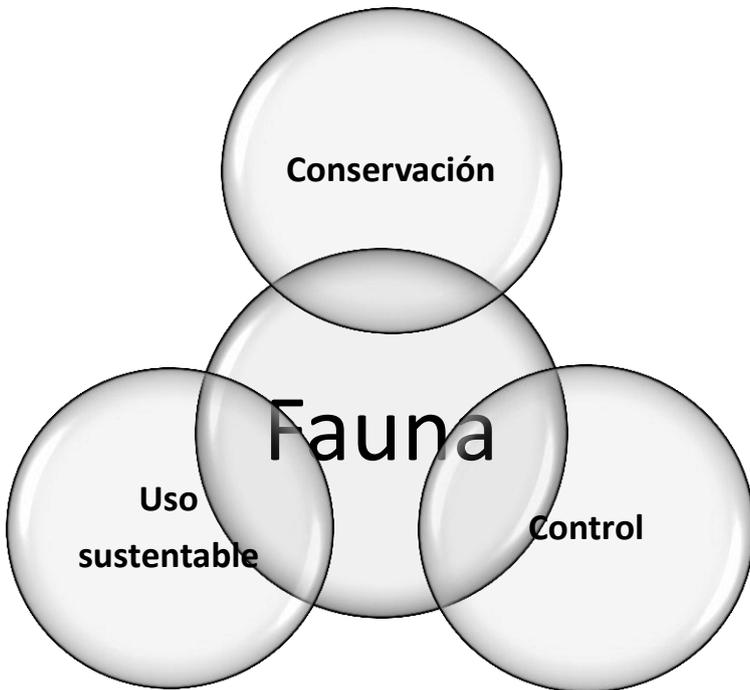


Figura 1.

Los tres principales objetivos del manejo de la fauna silvestre son la conservación, el uso sustentable y el control.

Para alcanzar estos tres objetivos (conservación, uso sustentable y control), la teoría ecológica resulta una de las principales herramientas con la cuenta que un manejador de fauna en vida libre. La teoría ecológica a cualquiera de sus niveles: genético, individual, poblacional, metapoblacional, comunitario, ecosistémico, biogeográfico, entre los principales, contiene elementos prácticos para el manejo de fauna silvestre.

Indiscutiblemente el aporte de disciplinas como la medicina veterinaria, agronomía, silvicultura, otras áreas de la biología como la genética, fisiología, conducta, la biogeografía, e incluso ciencias no biológicas como la ingeniería, administración, diseño, publicidad, entre algunas, todas han aportado numerosos elementos y experiencias importantes para integrarse en los planes de manejo.

Por lo tanto, el manejo de la fauna silvestre es el resultado de la integración de muchas disciplinas y personas con diferentes habilidades, conocimientos y experiencias. En consecuencia, aunque central, la ecología de poblaciones debe verse como parte de este proceso de colaboración en el manejo.

El término fauna silvestre como es empleado en este libro se refiere simplemente a "*especies de animales vertebrados en vida libre*".

2

Definiciones de ecología

Tradicionalmente se define a la ecología como *“el estudio de las interacciones de los organismos con su medio biótico y abiótico”*. Sin embargo, dependiendo el nivel al cual se estén abordando podemos definir a la ecología de manera más detallada (Figura 2). Por ejemplo, para un ecólogo de ecosistemas una definición de ecología podría ser *“el estudio de los flujos de energía y nutrientes a través del sistema que determinan su organización y funcionamiento”*. Mientras que para un ecólogo evolutivo una definición de ecología podría ser *“el estudio de las adaptaciones de los organismos al cambio constante del ambiente donde habitan”*. Para un ecólogo de comunidades la ecología la puede definir como *“el estudio de los factores que determinan el número de especies que habitan en determinado sitio”*.

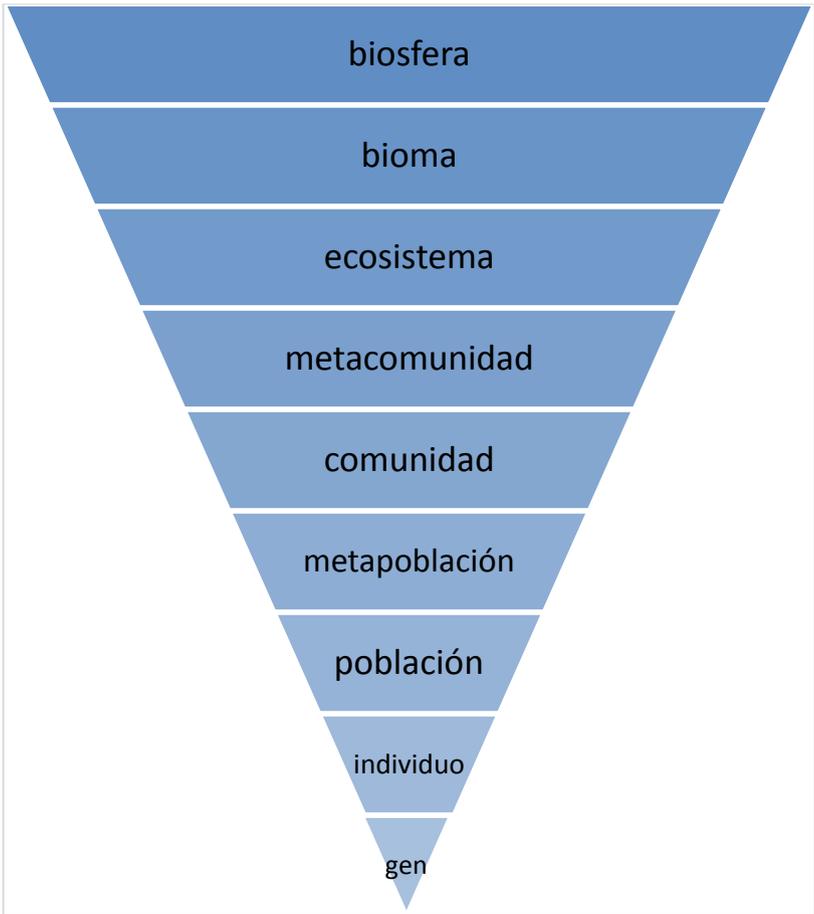


Figura 2.

Niveles de organización jerárquica en los que se puede clasificar a la ecología. El manejo de fauna silvestre se puede abordar a cualquiera de ellos dependiendo el problema a resolver.

Tres definiciones de ecología a nivel de poblaciones especialmente útiles para un manejador de fauna son:

- *“El estudio de los factores que determinan la distribución y abundancia de las especies”,*
- *“El estudio de los factores que limitan el crecimiento de una población”,*
- *“El estudio de lambda (λ , tasa finita de crecimiento)”.*

De estas definiciones emergen dos parámetros centrales para entender la estructura y dinámica de cualquier población: la abundancia y la tasa de crecimiento. Ambos parámetros son centrales para definir la cosecha máxima sustentable que una población puede soportar, y para estimar la probabilidad de extinción. Temas centrales en el manejo de la fauna silvestre.

3

Conceptos centrales en este libro

Este libro se centra en dos conceptos ecológicos:

1. Tamaño poblacional (N, D), y
2. Tasa de crecimiento poblacional (r, λ),

y dos objetivos de manejo:

1. Cosecha máxima sustentable (MSY, P_{max}), y
2. Probabilidad de extinción (P_e, MVP).

Cada uno de estos cuatro conceptos y definiciones asociadas, se presentan divididas en tres partes o secciones integradas por varios capítulos.

El tamaño poblacional se puede expresar como abundancia (N) o como densidad (D). Ambos conceptos están relacionados pero no significan lo mismo. En los capítulos 4 y 5 se explica la diferencia que cualquier estudiante y manejador de fauna debe comprender cabalmente.

El crecimiento de una población se mide empleando diferentes tasas dos de las cuales, la tasa instantánea de crecimiento (r) y la tasa finita de crecimiento (λ), se explican en los capítulos 6, 7, 8 y 9. Habitual y desafortunadamente, este concepto de tasa de crecimiento se considera muy poco, y en general se omite o desconoce todavía en el manejo de la fauna silvestre en nuestro país.

El uso sustentable de la fauna está considerado incluso desde el mismo significado de UMA (Unidades para la Conservación y Uso Sustentable de la Vida Silvestre) y en ecología de poblaciones existen al menos dos conceptos básicos asociados a esto: la cosecha máxima sostenida o sustentable (MSY) y la producción máxima (P_{max}). Estos modelos tampoco han sido del todo comprendidos e incorporados al manejo de nuestra fauna. En los capítulos 10, 11 y 12 se abordan los conceptos.

En el caso de especies y/o poblaciones con abundancias poblacionales muy bajas y tasas de crecimiento bajas o negativas, el problema de extinción aumenta. Dos conceptos relacionados con este problema son: la probabilidad de extinción (P_e) y la estimación del tamaño poblacional míni-

mo viable (*MVP*). Estos conceptos se abordan en los capítulos 13 y 14.

Los conceptos básicos y aplicaciones prácticas de metapoblaciones y los modelos de funciones de incidencia (*IFM*) se introducen en los capítulos 15 y 16. Esta teoría está encontrando aplicación práctica en el problema de poblaciones fragmentadas por el proceso de actividades humanas, por lo cual se está incorporando rápidamente a la práctica de la conservación biológica.

A lo largo de todo el texto en el libro, he omitido citas bibliográficas simplemente para hacer una lectura más fluida. Sin embargo, al final del libro incluyo una lista de libros como sugerencia de lectura para aquellos que quieran profundizar más sobre los diferentes conceptos y métodos.

PARTE II.
**Dos conceptos de
ecología: N y λ**

4

Delimitación de población

Por población se entiende “*al número total de individuos de una misma especie que se encuentran en un área y tiempo determinados y pueden intercambiar información genética*”. Aunque aparentemente sencilla la definición, en la práctica muchas veces no resulta fácil definir los límites físicos o geográficos de una población. En algunos casos los límites pueden delimitarse cuando la población habita en islas pequeñas, o lugares donde el hábitat ocurre de manera discreta de tal forma que es posible diferenciarlo y delimitarlo con relativa facilidad.

Desafortunadamente, esto sucede en pocos casos. Lo común es que el límite físico de las poblaciones sea desconocido. Además otro elemento que complica la delimitación de una población es el movimiento de los animales, pues si

estos movimientos son constantes entonces se podría hablar de una población compuesta por subpoblaciones que habitan parches de hábitat distintos pero que demográficamente se comportan como una sola población debido al constante movimiento de individuos entre subpoblaciones. Esto se conoce como “poblaciones fragmentadas”. Otro caso es cuando las subpoblaciones tienen dinámicas demográficas independientes unas de otras pero están ligadas por el proceso de migración o dispersión, lo cual es conocido como “metapoblación”.

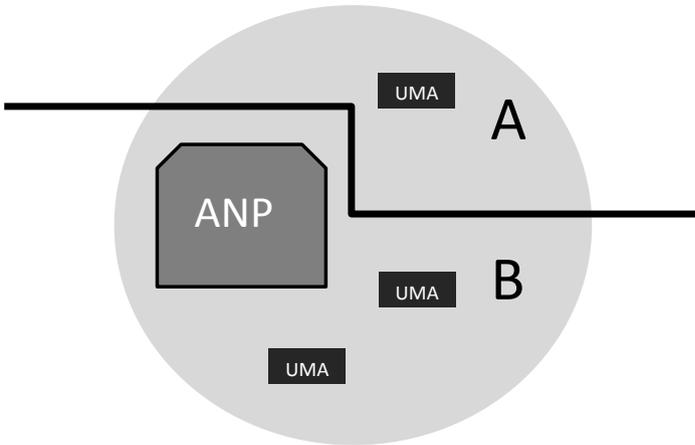


Figura 3.

Ejemplo hipotético para ilustrar la diferencia entre los límites reales de una población (círculo sombreado) y los límites arbitrarios al definirla de manera administrativa (UMA, ANP). La línea negra gruesa representa los límites de un estado, región o municipio (A y B). Se muestran los polígonos de UMA pequeñas; y el polígono mayor representa una ANP. Como se aprecia, la población puede abarcar parte de un estado, región o municipio, de la ANP o de la UMA.

Una delimitación distinta del área ocupada por una población es usando criterios administrativos, en los cuales se hace una delimitación arbitraria pero que en términos de manejo puede resultar adecuada como por ejemplo se puede hablar de la “población” que habita determinada reserva (ANP) o unidad de manejo (UMA). En estos casos el manejador debe estar consciente de que esta delimitación es arbitraria y que los límites de la población biológica real podrían ser mayores a los límites administrativos. Además, entre más pequeña es la UMA o ANP entonces podría contener solo una pequeña fracción de individuos de la población biológica real (Figura 3).

5

Tamaño poblacional (N)

Uno de los parámetros demográficos más importantes en el manejo de la fauna silvestre es el tamaño poblacional. Tradicionalmente, se han aplicado métodos para estimar la densidad como una medida del tamaño de la población. Ambos conceptos, densidad y abundancia, están relacionados con el tamaño de la población pero no significan lo mismo. En el lenguaje técnico, la abundancia (N) puede definirse como “el número total de animales en la población”, mientras que la densidad (D) es “el número de animales por unidad de superficie”.

Otros términos relacionados son la abundancia relativa (expresado como “pocos”, “comunes”, “frecuentes”, “muy abundantes”), la densidad relativa (densidad de una pobla-

ción respecto a otra expresada en porcentaje, por ejemplo la población A tiene un 20% más de densidad que la población B), la densidad ecológica (número de animales por superficie de hábitat), los índices de abundancia (cualquier indicio como número de huellas, excretas, avistamientos, cantos, fotos, que se relacione proporcionalmente con la abundancia). Todos están relacionados con el tamaño de la población pero tienen diferente definición. Para fines prácticos la relación entre estos conceptos es:

$$N = D \times S$$

donde S es la superficie total del hábitat disponible para la población. En este sentido, la abundancia de una población es una relación entre la densidad promedio y la superficie de hábitat. En el recuadro de la siguiente página se muestra un ejemplo de esta relación.

Si tomamos en consideración la problemática de definir los límites reales de una población biológica, resulta que en la práctica es extremadamente difícil tener un conteo del número total de los animales que constituyen a la población de interés. Este conteo es lo que se conoce como censo poblacional. Como alternativa, se han empleado estimadores de la densidad como una medida del tamaño de la población. Habitualmente se aplica algunos de los muchos métodos y variantes que existen. Se muestrea solo una parte de la población y a partir de eso se hacen inferencias del tamaño poblacional.

Ejemplo 1. Supongamos que estimamos 15 venados/km² y que la UMA tiene 2 km² (o sea 200 ha) de hábitat para el venado, entonces la abundancia es igual a $15 \times 2 = 30$ venados.

Ejemplo 2. Supongamos que estimamos 2 venados/km² y que la UMA tiene 60 km² (o sea 6,000 ha) de hábitat para el venado, entonces la abundancia es igual a $2 \times 60 = 120$ venados.

La diferencia en el número total de venados, o sea la abundancia, entre la segunda y primera UMA es considerable no obstante que la primera tuvo mayor densidad. Es decir, lo que ilustra este ejemplo es que la cantidad de hábitat es un factor crucial.

Nota: 1 km² es igual a 100 ha. Si el rancho tiene 2.35 km² entonces tiene 235 ha, es decir el resultado de la multiplicación de 2.35×100 .

Además, considerando que la estimación de la densidad implica costos y tiempo asociados al muestreo, antes de iniciar cualquier estudio es necesario formularse las siguientes preguntas: ¿requiero saber el número total de individuos que conforman la población de interés?, y ¿para qué quiero saber el tamaño de la población? Estas preguntas aunque aparentemente obvias resultan fundamentales para decidir la metodología a seguir. Dependiendo de la respuesta que se les dé, variará enormemente la selección del método de estimación y, consecuentemente, repercutirá en los costos de muestreo.

6

Crecimiento poblacional exponencial

Como ya se mencionó, una población es un grupo de animales de la misma especie que habitan un mismo lugar y se reproducen. Un aspecto esencial en la ecología de poblaciones es que el tamaño de una población no permanece constante a través del tiempo, ni es el mismo entre poblaciones de la misma especie habitando regiones distintas. Es decir, la abundancia cambia en el tiempo y en el espacio. Esto es lo que se conoce como dinámica poblacional.

Una población con determinada abundancia en determinado momento (N_0), crece debido a la tasa de nacimientos (b), decrece dependiendo de la tasa de fallecimientos (d), crece debido a la tasa de inmigración (i) y decrece por la

tasa de emigración (e). De manera que la abundancia de esa población al siguiente año (N_t) es el resultado de:

$$N_t = N_0[(b + i) - (d + e)]$$

Como consecuencia, una población crece si nacen más animales de lo que mueren, y en el caso contrario la población decrece. En los modelos de crecimiento poblacionales clásicos se asume que el efecto de la migración es mínimo o nulo. Sin embargo, se sabe que la migración y los movimientos de dispersión tienen un papel muy importante en la dinámica de numerosas poblaciones animales, lo cual ha sido incorporado en los modelos metapoblacionales que se introducen en un capítulo posterior.

Cuando la cantidad de recursos (alimento, espacio, parejas, otros) son ilimitados, la población puede experimentar un crecimiento exponencial, aumentando su tamaño de manera acelerada. Esto es lo que se conoce como modelo de crecimiento exponencial (Figura 4).

La ecuación general que describe este tipo de crecimiento exponencial de la población es:

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

donde r es la tasa instantánea de crecimiento poblacional. Lo que esta ecuación significa es que el cambio de la abundancia a través del tiempo es una función de la abundancia actual de la misma y la tasa a la cual ésta crece. Por lo tanto, la población crece si $r > 0$, se mantiene estable si $r = 0$, decrece si $r < 0$.

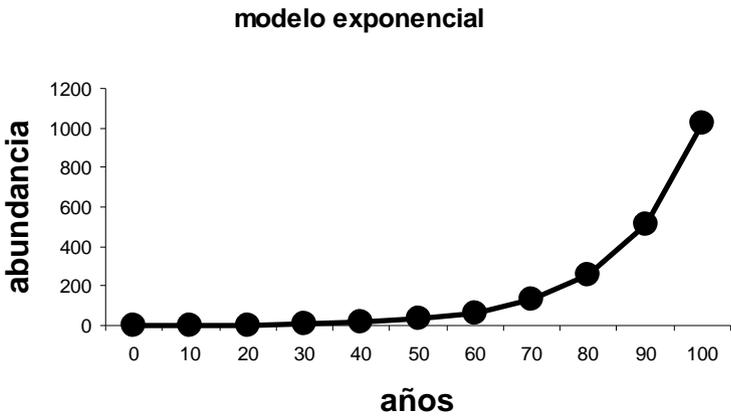


Figura 4.

Ejemplo hipotético de una población con crecimiento exponencial.

Es importante visualizar que en ecología de poblaciones el término “crecimiento” significa cambio en el número de individuos no en el tamaño o peso corporal de ellos. En este sentido, la población puede crecer positivamente (aumentar en número) o crecer negativamente (decrecer o disminuir en número).

Para predecir el tamaño de la población en determinado tiempo o año, se tiene que aplicar algunas reglas sencillas de cálculo integral lo cual da como resultados una ecuación general muy útil en el manejo:

$$N_t = N_o \lambda$$

donde λ (la letra griega lambda) es la tasa finita de crecimiento poblacional. En particular, $\lambda = e^r$. Recuerde que e es la base de los logaritmos naturales y tiene un valor igual a 2.717. Es decir, tanto la tasa instantánea de crecimiento (r) como la tasa finita de crecimiento (λ), están relacionadas con el crecimiento de una población pero no son sinónimos.

De manera simplista, podemos decir que λ es más útil para especies con crecimiento poblacional discontinuo en el tiempo, como sucede con la fauna silvestre que tiene periodos más o menos definidos de nacimientos dependiendo la especie; mientras que la mortandad puede ser mas o menos continuo en el tiempo aunque se sabe que en ciertos periodos esta es mayor.

Al inicio de este libro se comentó que una definición de ecología de poblaciones útil en el manejo de fauna es el estudio de los factores que determinan el crecimiento de una población, o bien el estudio de lambda. La ecuación anterior explica esta definición. Si $\lambda > 1$ la población crece, si $\lambda = 1$ está estable, y si $\lambda < 1$ la población decrece.

7

Crecimiento poblacional logístico

En vida libre difícilmente los recursos serán ilimitados por periodos prolongados. El cambio en la disponibilidad de alimento debido a cambios estacionales y anuales en la cantidad de lluvia; la disminución del espacio, territorio, pareja y otros recursos debido al aumento de individuos, son algunos de los principales factores que incrementan la posibilidad de competencia entre los animales.

Como consecuencia, el crecimiento originalmente exponencial que experimenta una población paulatinamente comienza a disminuir. Esto se debe a que la tasa de nacimientos irá disminuyendo y simultáneamente la de mortalidad aumentando. Gradualmente habrá un tope máximo

después del cual la población dejará de crecer e incluso comienza su decrecimiento para mantenerse relativamente constante a lo largo del tiempo. Este límite es lo que se conoce como capacidad de carga o sustento denotado con la letra K .

El modelo de crecimiento poblacional que describe el proceso anterior es conocido como el logístico o sigmoidal, y la ecuación que lo describe es:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Esta ecuación es muy similar a la anterior excepto que aquí se introduce el término $(1 - N/K)$ el cual funciona como un mecanismo para acelerar o disminuir el cambio en la abundancia. Es decir, cuando la N es muy baja respecto a K entonces la población puede crecer exponencialmente; pero una vez que $N = K/2$ entonces comienza a frenarse ese crecimiento siendo cada vez menor hasta que $N = K$. Es decir, cuando la población ha alcanzado la capacidad de carga (Figura 5).

En el caso del manejo de la fauna, es deseable que el tamaño poblacional esté ligeramente por debajo de K pues esto permitirá que la población pueda ser aprovechada sustentablemente, aspecto que se discute en detalle más adelante.

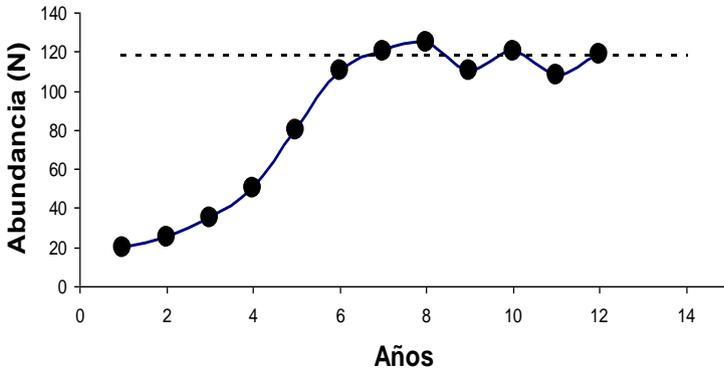


Figura 5.

Ejemplo de crecimiento poblacional logístico o sigmoideal donde la población crece al principio de manera exponencial pero a medida que los recursos van escaseando la población crece a un menor ritmo hasta alcanzar la capacidad de carga (K , línea horizontal punteada) del hábitat punto en el cual las tasas de natalidad y mortalidad son similares de manera que la población mantiene una abundancia muy similar entre un año y otro.

El concepto de capacidad de carga (K) es frecuentemente empleado en el manejo de la fauna. Sin embargo, dependiendo de los objetivos y del enfoque, puede variar su definición lo que tiene implicaciones importantes en el método para estimarla. La definición comúnmente empleada de K es “el número máximo de individuos de una población que puede ser sostenido sin que exista un deterioro del hábitat”. Desde una perspectiva demográfica el término se refiere a “la densidad en equilibrio a la que el crecimiento de la po-

blación se estabiliza cuando las tasas de natalidad y mortalidad son iguales”.

Similar a las definiciones de otros parámetros, en el caso de K resulta aparentemente sencilla su definición pero en la práctica es verdaderamente complicado estimarla. Además, la capacidad de carga tampoco es un parámetro con un valor estático sino que cambia entre estaciones climáticas a lo largo de año, y también entre años a lo largo de un periodo mayor.

Hay métodos basados en la estimación de la biomasa vegetal en pie, en la producción de biomasa por unidad de área y tiempo, y en el contenido nutricional de las plantas. Otros se estiman a partir de modelos demográficos donde las tasas de nacimientos y mortalidad son denso-dependientes respecto a la abundancia. Es decir, a menos abundancia la tasa de nacimientos puede ser mayor que la tasa de mortalidad; mientras que lo contrario se espera cuando la abundancia es alta. Es decir, estas tasas son dependientes del tamaño poblacional. Existen otras aproximaciones donde se considera K como la densidad estimada en sitios con muy poca presión de cacería humana. Algunos otros incorporan además la depredación natural. Otros métodos se basan en la precipitación; otros en modelos de hábitat idóneo (HEP) y algunos nuevos en aproximaciones de nicho ecológico.

8

Estimación del crecimiento poblacional (λ)

Un parámetro poblacional que resume la dinámica de una población, es la tasa de crecimiento poblacional. De manera simplificada podemos decir que esta tasa es el resultado de las entradas (nacimientos e inmigración) y salidas (mortalidad y emigración) de la población.

La tasa de crecimiento se define de tres formas: tasa intrínseca, tasa instantánea y tasa finita.

Tasa intrínseca de crecimiento poblacional representada como r_{max} y se refiere a la tasa máxima a la cual una población puede crecer. Esta tasa es fija y es el resultado de la historia de vida de la especie. Se ha encontrado que esta

tasa está relacionada con la biomasa (W) promedio de los individuos de diferentes especies. Por ejemplo, para mamíferos herbívoros esta relación es:

$$r_{max} = 1.5W^{-0.36}$$

Por ejemplo, la r_{max} de los elefantes es mucho menor a la de cualquier especie de ratón. Esta es una de las razones por las cuales los elefantes están en peligro de extinción, y en algunos casos ciertas especies de ratones pueden convertirse en problema de plagas.

Cuando no se tiene ninguna estimación de campo de la tasa de crecimiento, el empleo de r_{max} puede ser adecuado. Para diferentes especies se ha calculado su tasa intrínseca de crecimiento.

Tasa instantánea de crecimiento poblacional representada como r y es la tasa de crecimiento en cualquier momento. Hay diferentes maneras de calcular pero una muy sencilla basada en el modelo exponencial previamente descrito es:

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

Donde con una serie de despejes sencillos se puede llegar a la siguiente relación:

$$\log_e N_t = \log_e N_0 + rt$$

Aunque se vea muy compleja en realidad resulta relativamente sencilla la aplicación de la ecuación anterior. De hecho, esta tiene la forma de la ecuación de la recta la cual es:

$y = a \pm bx$, donde y es la variable de respuesta o dependiente, x la variable independiente, a y b la ordenada al origen y la pendiente respectivamente. Una interpretación de b es la tasa de cambio de y respecto a x . Esto es particularmente útil de visualizar si consideramos el ejemplo de la figura 6.

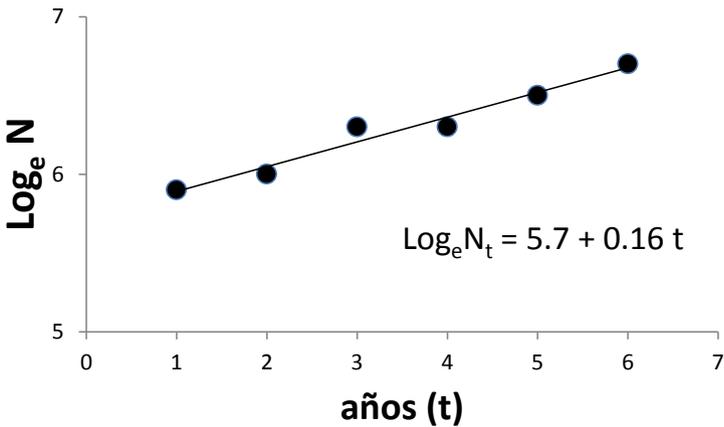


Figura 6.

Ejemplo del cálculo de la tasa instantánea de crecimiento (r) a partir de 6 años de monitoreo de la población. En este ejemplo $r = 0.16$ lo que indica un crecimiento positivo ($r > 0$).

Es decir, si tenemos estimaciones de la abundancia de la población durante al menos 4 ó 5 años lo cual se logra a través del monitoreo de la misma, entonces es posible estimar la tasa de crecimiento r siguiendo la ecuación anterior.

Tasa finita de crecimiento poblacional representada por la letra griega lambda (λ) la cual representa el crecimiento de una población con reproducción discreta o estacional en el tiempo. Siguiendo el ejemplo de la figura 6, y considerando que $e^r = \lambda$, se tendría $e^{0.16} = 1.17$. Es decir, $\lambda > 1$ lo cual indica que la población está en crecimiento. En particular, esto indica que la población tiene una tasa finita promedio anual de un 17% crecimiento.

La relación entre r y λ se presenta en el siguiente recuadro:

Población	r	λ
Crece	>0	>1
se mantiene	$=0$	$=1$
Decrece	<0	<1

Otro método, tal vez el más sencillo, para el cálculo la tasa finita de crecimiento es:

$$\lambda = \frac{N_t}{N_0}$$

donde N_t es la abundancia de la población en el año $t+1$ y N_0 es la abundancia del año anterior. Es decir, en este método se requieren tener dos estimaciones de N de la pobla-

ción en años consecutivos lo cual puede ser relativamente sencillo. Lo importante es que la estimación del tamaño esté basada en el mismo método de estimación poblacional para controlar el sesgo.

Otra aproximación para estimar la tasa de crecimiento es emplear lo que se conoce como la matriz de Lefkovich la cual es una variante de la matriz de Leslie. Esta matriz tiene la forma de:

$$\begin{bmatrix} I \\ J \\ A \end{bmatrix}_{t+1} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & Fec \\ S_i & G_j & 0 \\ 0 & S_j & G_a \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} I \\ J \\ A \end{bmatrix}_t$$

donde I , J y A son los infantes (o crías), juveniles y adultos respectivamente; Fec es la tasa de fecundidad, S_i , S_j , G_i y G_a son diferentes tasas de sobrevivencia en las diferentes categorías de edad. En particular, S es la probabilidad de que un individuo pertenezca a la misma categoría al siguiente paso de tiempo y G es una transición del estadio x al estadio $x+1$. La tasa finita de crecimiento (λ) se calcula como el eigenvalor dominante de la matriz de estado (terminología de álgebra de matrices). La buena noticia es que programas como RAMAS/Metapop y otros calculan todo esto de manera muy sencilla. Es decir, la estructura de edades del año $t+1$ estará en función de la estructura en el año t multiplicado por la tasa de crecimiento. Esto es prácticamente lo mismo a la ecuación previamente descrita $N_t = \lambda N_0$.

9

Estructura poblacional

La abundancia de una población en determinado lugar y momento, es el resultado de la abundancia previa y la tasa de crecimiento. Esta tasa es a su vez es el resultado de las tasas de nacimiento y mortalidad. Como consecuencia, la abundancia es la sumatoria del distinto número de individuos de las diferentes categorías de edad y de sexo.

Por consiguiente, la estimación y el análisis de parámetros como el tamaño poblacional, la proporción de sexos, la estructura de edades, las tasas de crecimiento, natalidad y mortalidad, el patrón espacial, la migración, entre otros, y los factores del ambiente que inciden sobre éstos, son aspectos básicos para conservar, aprovechar o controlar una población. En este sentido, la demografía ha sido una de las herramientas más útiles que ha aportado la ecología poblacional al problema del manejo de especies animales.

Todas las poblaciones tienen estos atributos o parámetros pero el valor específico de cada parámetro puede variar entre poblaciones de la misma especie pero geográficamente separadas; o bien, en la misma población pero en años distintos. Este aspecto es esencial de entender pues implica que las poblaciones no son estáticas sino que continuamente varían en número a través del tiempo y entre poblaciones. Es decir, son dinámicas. Para los manejadores de fauna silvestre resulta muy importante comprender la dinámica de las poblaciones y los factores que lo determinan.

Habitualmente, el aprovechamiento de fauna implica extraer solo a cierta cantidad de individuos de determinada edad y sexo. Por ejemplo, se extraen machos adultos trofeo o hembras adultas reproductivas para reintroducir pie de cría en otras áreas vecinas. En consecuencia, para el manejo en vida libre no solo es importante conocer el tamaño de la población sino también su estructura. Esto último implica que es necesario estimar cuantos animales se tienen de cada categoría de edad y sexo.

Lo importante a subrayar aquí es que cada población tiene una estructura particular, la cual cambia a través del tiempo y es diferente entre poblaciones. Para ilustrar esto, obsérvese la figura 7 que ejemplifica la diferencia en la estructura que resulta, dependiendo de la proporción de sexos, la cual se refiere al número de hembras por cada macho de la

población y al porcentaje de individuos de las distintas categorías de edad.

¿Qué significa este ejemplo? La viabilidad del aprovechamiento o conservación de una población no solo dependerá de la abundancia, sino además de su estructura de edades y de su proporción de sexos; y esto cambia de una población a otra, o en una misma población de un año a otro. Es decir, tanto la abundancia como la estructura de edades y la proporción de sexos no son valores estáticos. Esto implica que cada año se tiene que monitorear a la población siguiendo el mismo método y protocolo de estimación poblacional, a fin de detectar las variaciones que se presentan.

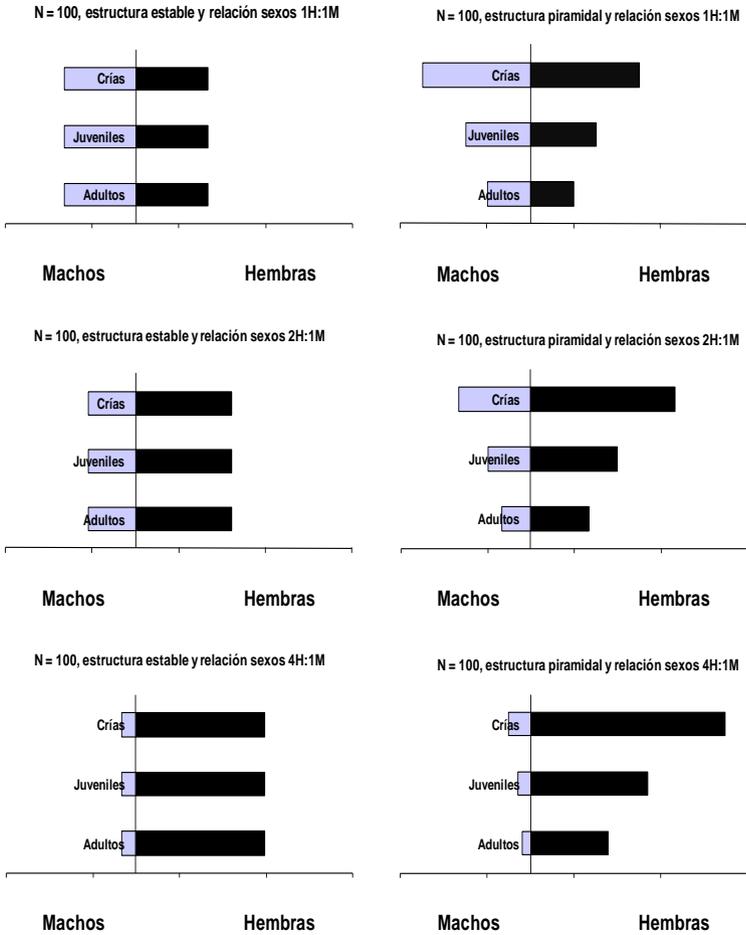


Figura 7.

Ejemplo de la estructura de edades y sexo de seis poblaciones hipotéticas con similar abundancia ($N = 100$ individuos), pero con distintas estructuras: estable (similar cantidad de crías, juveniles y adultos) o piramidal (mayor cantidad de crías y menor de adultos). Además con diferente proporción de sexos desde una proporción de 1 hembra por cada macho, hasta 4 hembras por cada macho.

PARTE III.

Dos conceptos de manejo: MSY y P_e

10

Modelos aplicados al manejo

Nuevamente vale la pena repetir esto: de las definiciones de ecología de poblaciones, una particularmente útil para el manejo de la fauna silvestre en ANP y UMA extensivas, es la que se refiere al estudio de los factores que limitan el crecimiento de una población o bien el estudio de lambda (λ). El crecimiento de una población es afectado positivamente por el número de animales que nacen y los que llegan de otros sitios (inmigración), y negativamente por los que se mueren y los que emigran hacia otros lugares. La diferencia entre esto se refleja en la tasa de crecimiento y en el número de animales presentes en un área determinada. Este número expresado comúnmente como densidad o abundancia (que no son sinónimos) es un dato importante sobre el cual se toman decisiones de manejo.

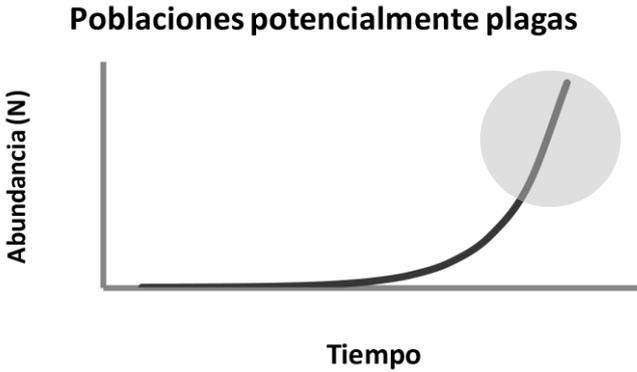


Figura 8.

La abundancia (N) de una población cambia a través del tiempo en cualquier población. Si el crecimiento es exponencial eventualmente esa población podría convertirse en una plaga (área sombreada) lo que requeriría una acción de manejo de **control**.

Si la tasa de crecimiento es muy alta (resultado de menos “muertes” y más “nacimientos”) entonces la población puede llegar a crecer de manera exponencial como ha sido documentado en varios sitios después de la liberación de animales o el control de depredadores. Esto no ha sido necesariamente lo mejor pues se ha demostrado que en algunos sitios ha llevado a la sobrepoblación causando daños significativos al hábitat y mermando la salud y calidad de los animales trofeos. Esto ha llevado a implementar una de las prácticas del manejo: el **control**. Gráficamente, este crecimiento exponencial lo podemos observar en la figura 8.

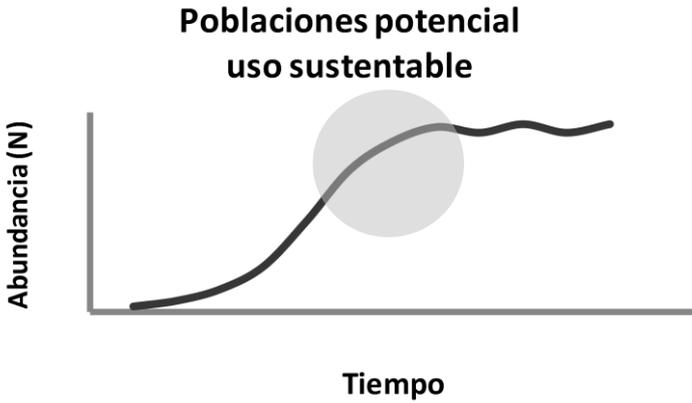


Figura 9.

La abundancia (N) de una población cambia a través del tiempo en cualquier población. Cuando el crecimiento de la población se desacelera y se mantiene relativamente estable cuando alcanza la capacidad de carga del hábitat por lo que esta población podría estar sujeta a un manejo de **uso sustentable** (área sombreada).

Otra situación de manejo que interesa mucho y sobre la cual se ha puesto mucho énfasis en las últimas décadas es la referente al aprovechamiento sustentable. Una población en crecimiento y con densidades cercanas a la capacidad de carga del hábitat, puede estar sujeta a un aprovechamiento de determinado número de individuos de cierta clase de edad y sexo. Este es el segundo problema de manejo: el **uso sustentable**. Gráficamente se muestra en la figura 9.

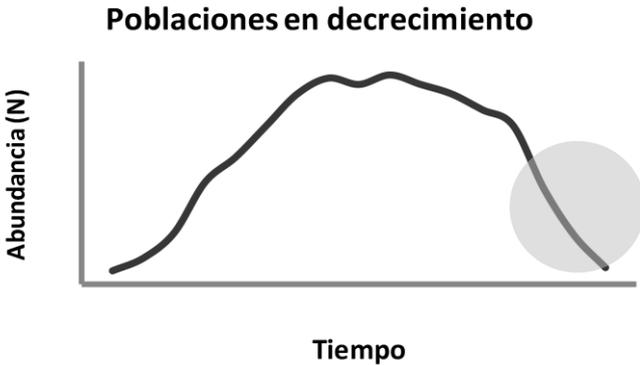


Figura 10.

La abundancia (N) de una población cambia a través del tiempo en cualquier población. Cuando la población tiene un crecimiento negativo o disminución en abundancia lo cual la pone en peligro de erradicación local (área sombreada) lo cual requiere otro tipo de manejo enfocado a la **conservación**.

Mientras que la tercera situación importante en el manejo es el caso en el cual la tasa de crecimiento poblacional es muy baja o negativa lo que implica que hay más “salidas” que “entradas”. El número de animales en la población será bajo e irá disminuyendo aumentando la posibilidad de que sean erradicados localmente si las causas de decline (exceso de cacería, destrucción de hábitat, introducción de especies exóticas) no son mitigadas para revertir el decline. Es decir, en este caso estamos ante una situación de una población en decline aspecto de interés de la **conservación** biológica. Gráficamente se muestra en la figura 10.

11

Aprovechamiento de poblaciones

Uno de los objetivos principales en el manejo de fauna silvestre es el aprovechamiento para consumo humano. En las UMA y ANP estamos interesados en conocer qué especies animales existen, cuál es el número de individuos que conforman las poblaciones de estas especies, y cuál es el número de individuos que se pueden aprovechar de determinada especie si comprometer su viabilidad en el largo plazo.

Como gestores es deseable aprovechar de manera razonable para no poner en riesgo a las poblaciones animales. Afortunadamente ahora comienza a visualizarse a la fauna silvestre como un recurso el cual hay que aprovechar pero al mismo tiempo debemos proteger. Es decir, cada vez exis-

te una visión más clara de la sustentabilidad la cual tiene como principio el uso racional de los recursos en el presente con miras a que las generaciones futuras sigan gozando del beneficio y placer de tener animales en estado silvestre.

Así dos preguntas que siempre interesan en el aprovechamiento son:

1. ¿Cuántos animales se pueden aprovechar sin afectar a la población?, y
2. ¿Cómo se calcula ese número?

La ecología de poblaciones sugiere varias soluciones (o modelos) a estas dos preguntas. En general, estos modelos se basan en tener datos confiables la abundancia (N) y la tasa de crecimiento (λ) de la población de interés. A partir de estos modelos se puede estimar el número de animales a cosechar. Vale la pena comentar que es común confundir este número de animales a cosechar con la tasa de cosecha. Frecuentemente se manejan como sinónimos cuando en realidad son dos conceptos relacionados pero distintos.

De manera muy simplificada podríamos referirnos a la abundancia como el capital, la tasa de crecimiento como la tasa de interés, y el número de animales a cosechar como la ganancia obtenida del producto del capital por la tasa de interés. Es decir, la tasa de crecimiento poblacional = tasa de cosecha. Esto último es central de comprender.

Para tratar de clarificar todo esto estudie los siguientes ejemplos dentro del ámbito económico-financiero:

Ejemplo 1. Suponga que tiene un capital de \$100,000 y decide gastar entre el 10 y 40% del mismo en la temporada navideña. En enero entonces tendrá entre \$60,000 a \$90,000. Además, decidió no meterlo a ninguna cuenta de ahorro u otro instrumento de inversión, por lo que ese capital no le generó ninguna ganancia por intereses. Si además hubo una devaluación del 8% ese año, quiere decir que en realidad tendrá entre \$55,200 a \$82,800 suponiendo que no hizo ningún otro gasto.

¿Qué quiere decir el ejemplo anterior? Aunque solo gaste un porcentaje del 10 al 40% de ese capital, en ausencia de inversión del mismo y en presencia de inflación, irremediablemente tendrá cada vez menos capital: menos dinero para gastar cada año. Es decir, sus gastos exceden a la tasa de recuperación del capital. El peligro de esta estrategia es incurrir en deuda mala vía préstamos u otro tipo de endeudamiento, lo cual lo puede hacer más pobre.

Ejemplo 2. Vamos a suponer ahora que cuenta con el mismo capital de \$100,000 pero esta vez fue previsor y decidió invertir el mismo en un instrumento de inversión (renta variable por ejemplo) el cual le produce el 12% de ganancia anual después de impuestos. Además, antes de hacer cualquier gasto durante la temporada navideña, hizo la previsión de considerar la tasa de devaluación la cual según los economistas fue del 8%. Por lo tanto, al porcentaje de ganancia por inversión se le resta el de devaluación, es decir $12\% - 8\% = 4\%$ por lo que estima tener una ganancia real del 4% sobre su capital inicial, o sea $\$100,000 \times 0.04 = \$4,000$. Además tomó otra decisión fundamental para crecer: solo gastó en navidad el 40% de esos \$4,000, o sea \$1,600, y el otro 60% de la ganancia la reinvertió, por lo que en enero tendrá \$102,400 que es el resultado de los \$100,000 iniciales, más \$2,400 que es el 60% restante de lo generado por sus ganancia de inversión (ingreso pasivo).

¿Qué quiere decir el ejemplo anterior? Solo invirtiendo su capital, considerando la devaluación del siguiente año, gastando cierto porcentaje (10 al 40%) de la ganancia generada por su inversión, y reinvertiendo el

resto, puede mantener su capital original y hacerlo crecer. Es decir, la tasa de recuperación de su capital es superior a sus gastos. Por lo tanto, podrá solicitar deuda buena para crecer aun más haciendo mejores inversiones de capital y del préstamo lo cual lo hará más rico.

Aunque los ejemplos del recuadro anterior son en el ámbito económico-financiero, no están lejos del ámbito ecológico-manejo. Las analogías son las siguientes:

Ámbito económico y financiero	Ámbito ecológico y de manejo
Capital	Abundancia poblacional
Tasa de ganancia o intereses	Tasa de crecimiento poblacional (r o λ)
Tasa de aprovechamiento del 10 al 40% sobre los intereses ganados	Tasa de cosecha sustentable
Temporada navideña	temporada de caza
Tasa de devaluación	Tasa de mortandad poblacional
Reinversión del capital y de los intereses restantes ganados	Tasa de nacimientos + Protección de la población
Generación de mayor riqueza	Estrategia de manejo sustentable

Entonces a las preguntas de ¿cómo estimar el número apropiado de individuos que se pueden cosechar sustentablemente de una población?, desde una perspectiva de la ecología de poblaciones, la respuesta dependerá si la población está creciendo, o si se mantiene estable o bien si fluctúa de un año a otro dependiendo de las condiciones ambientales. Una población con una tasa de crecimiento negativa simplemente no debe ser aprovechada pues eso aceleraría su declive.

Nuevamente, la tasa a la cual se puede cosechar la población es la misma a la que esta crece. Entonces, para estimar el número de animales a cosechar (cosecha), es decir, el rendimiento se procede como:

$$\textit{cosecha} = \textit{tasa de cosecha} \times \textit{abundancia}$$

Esto implica que para poder aprovechar una población antes se debe tener de manera precisa dos datos de la población: la abundancia (N) y la tasa de crecimiento (λ) de la misma. Recuerde siempre la analogía: se puede considerar a la abundancia como el “capital” y la tasa de cosecha como la “tasa de interés”. Por lo tanto, la ganancia, rendimiento o los intereses ganados, será simplemente el producto del capital por la tasa de interés. El siguiente recuadro plantea varias situaciones relacionada con estos parámetros y el potencial de aprovechamiento.

	Abundancia baja ($N < K / 2$)	Abundancia alta ($N > K / 2$)
Tasa de crecimiento baja ($\lambda < 1$)	Nulo Aprovechamiento. Urgente necesidad de conservación	Regular aprovechamiento
Tasa de crecimiento alta ($\lambda > 1$)	Mínimo Aprovechamiento. Necesidad de conservación	Máximo aprovechamiento

Por lo tanto, los modelos de aprovechamiento que ha generado la ecología de poblaciones requieren del análisis de varios parámetros poblacionales. En principio, la manipulación directa de estos parámetros a través de técnicas de manejo del hábitat y de la población, permite incrementar, mantener o disminuir el crecimiento de la población. Particularmente, el conocimiento de los factores que inciden sobre las tasas de natalidad y mortalidad de las diferentes categorías de edad en cada sexo, permite tener un conocimiento sobre el valor que tendrá la tasa de crecimiento de la población lo que a su vez permitirá definir las acciones de manejo más adecuadas para modificar la tendencia de ese crecimiento hacia los objetivos particulares.

12

Cosecha máxima sostenida (MSY)

Un concepto central en el aprovechamiento es la cosecha máxima sostenida o rendimiento máximo sostenido o sustentable (*MSY*, “Maximum Sustainable Yield”). En ecología de poblaciones, y también en economía, el *MSY* es, teóricamente, el mayor rendimiento (o cosecha) que se puede tomar de una población en un período indefinido. Un aspecto fundamental en este concepto, es mantener el tamaño de la población en el punto de máxima tasa de crecimiento cosechando solo una fracción de individuos.

Considerando el modelo de crecimiento poblacional logístico, los recursos no son limitativos cuando la población tiene baja abundancia ($N < K/2$), lo cual no limita la tasa re-

productiva. Sin embargo, el rendimiento de esa población será pequeño (Figura 11).

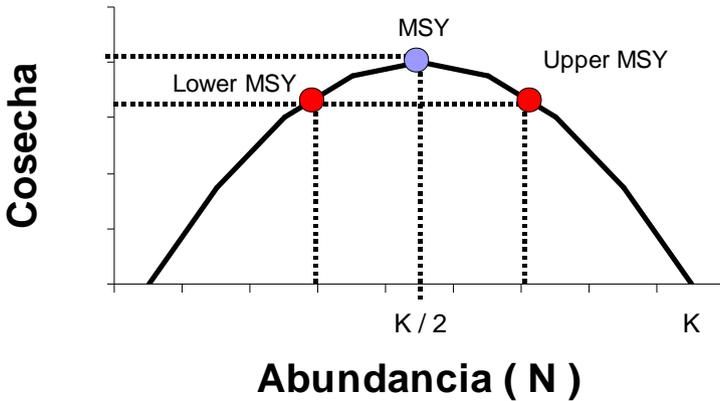


Figura 11.

Relación entre la cosecha y la abundancia poblacional. Como se observa la *MSY* teóricamente sucede cuando la abundancia de la población está a la mitad de la capacidad de carga ($K/2$). Es decir, cuando ha alcanzado la máxima tasa de crecimiento poblacional según el modelo logístico. Antes o después de $K/2$ la cosecha es menor.

Cuando la abundancia alcanza un valor cercano a la mitad de la capacidad de carga ($K/2$), la tasa de crecimiento de la población está en su punto máximo. Este punto es nombrado cosecha o rendimiento máximo sostenible (*MSY*), y es cuando se puede obtener el máximo de individuos cosechados.

Conforme la abundancia aumenta los factores denso-dependientes de la densidad comienzan a limitar cada vez más el crecimiento hasta que la población llegue a la capacidad de carga. En este momento, no hay excedentes que puedan ser cosechados y la producción cae a cero. Es decir, y este es un punto muy importante, la mayor cosecha sostenida no se alcanza cuando la abundancia de la población está al máximo de su K . Nuevamente, lo importante es que la tasa de crecimiento (λ) esté al máximo y esto sucede cuando $N = K/2$.

Dado que difícilmente se puede tener una estimación exacta de $K/2$ por cuestiones de muestreo, pero también porque este punto no es estático en el tiempo, desde el punto de vista de cosecha es recomendable extraer individuos cuando la población está entre el MSY y el límite inferior de este (Figura 11). Esta decisión es una estrategia que protege a la población de una sobreexplotación.

Para aclarar el MSY , observe el ejemplo presentado en la figura 12. Según la fórmula general presentada en el capítulo anterior, la cosecha = $N \times$ tasa de cosecha. Además, en este modelo se asume que la tasa de cosecha = a la tasa de crecimiento poblacional. Este ejemplo está basado suponiendo que la población tiene un tipo de crecimiento logístico o sigmoideal (capítulo 7) y, por lo tanto, la tasa de crecimiento es denso-dependiente. Es decir, conforme aumenta la abundancia va disminuyendo su tasa de crecimiento de una forma lineal inversa.

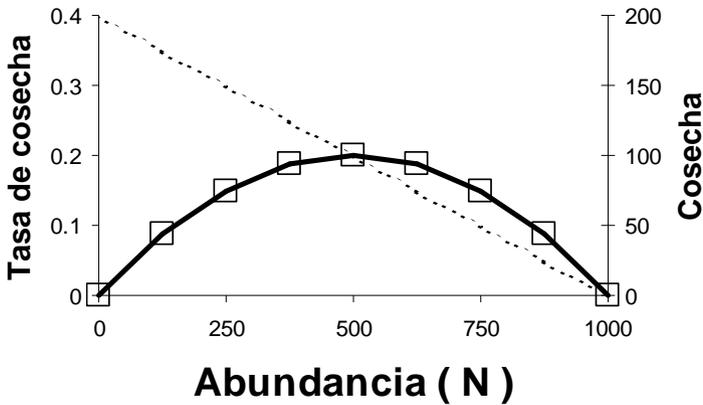


Figura 12.

Ejemplo hipotético de la estimación del número de animales a cosechar (o rendimiento) en función de la abundancia y de la tasa de cosecha según un modelo de crecimiento poblacional logístico. Es decir, Cosecha = $N \times$ tasa de cosecha. Recuerde que la tasa de cosecha = tasa de crecimiento poblacional. En este ejemplo la tasa de crecimiento es denso-dependiente según un modelo lineal inverso.

Entonces, cuando la abundancia es muy baja, por ejemplo 125 individuos la tasa de cosecha será alta (en este ejemplo 0.4) y el rendimiento será de 50 individuos (producto de 125×0.35). Si $N = 250$, la tasa de cosecha disminuye y el rendimiento es de 75 animales. El *MSY* se alcanza cuando la población está en $K/2$ en este caso 500 individuos y su $r = 0.2$, dando como resultado que en esta población hipotética se pueden cosechar hasta 100 individuos.

A partir de este punto, aunque la abundancia aumente la cosecha será nuevamente baja debido a que la tasa de crecimiento (y por ende la tasa de cosecha) ira disminuyendo. Nuevamente, note que la cosecha será igual a cero cuando la población ha alcanzado su K y por ende, su tasa de crecimiento es cero también.

Entonces, cuando $N = K$ se requieren prácticas de manejo como la modificación de la estructura de la población o el incremento de la capacidad de carga del hábitat, prácticas más comunes para inducir a la población a un régimen de crecimiento. Idealmente, el manejo debe de estar enfocado a mantener $N = K/2$ donde es posible el MSY , pero en la práctica es casi imposible lograr esto.

En general, la estimación del MSY requiere de mucha información demográfica de la población de interés misma que pocas veces se tiene para la mayoría de las especies animales. Como alternativa se han propuesto otros métodos que requieren menos información. Uno de los más empleados en regiones tropicales es el conocido como modelo de producción máxima (P_{max}).

Brevemente, este modelo requiere información específica de la capacidad de carga (K), la tasa finita máxima de crecimiento poblacional (λ_{max}) y la densidad poblacional (D). Además, en este modelo se asume que las poblaciones tienen un crecimiento denso-dependiente y alcanza la producción máxima cuando la población está al 60% de su ca-

pacidad de carga, es decir $0.6K$. Por lo tanto, la producción máxima (P_{max}) se calcula multiplicando la densidad (estimada como $0.6K$) por la tasa finita de crecimiento poblacional (λ_{max}), y luego se le sustrae la densidad del año anterior. El modelo es:

$$P_{max} = (0.6K \times \lambda_{max}) - 0.6K$$

En este modelo habitualmente K se estima a partir de muestreos de poblaciones en sitios pocos perturbados, y se considera o asume que la densidad poblacional en esos sitios se encuentra a su capacidad de carga, es decir $K = D$.

Sin embargo, dos factores podrían afectar este supuesto. Primero, las poblaciones en equilibrio no necesariamente se encuentran a su capacidad de carga, especialmente en aquellas áreas donde el crecimiento poblacional está fuertemente regulado por los depredadores. Segundo, la capacidad de carga no es un valor estático sino que cambia dependiendo de la dinámica, variación estacional, depredación y necesidades humanas. En consecuencia, en sistemas naturales habitualmente existen fluctuaciones de las condiciones ambientales y las poblaciones en realidad fluctúan alrededor de K . Por lo tanto, estimar sólo una vez la densidad en áreas muy poco perturbadas podría llevar a una estimación sesgada de K .

13

Paradigma de las poblaciones pequeñas

La cacería incontrolada, el tráfico ilegal, la destrucción del hábitat, la introducción de especies exóticas, los parásitos y enfermedades, son las causas principales por la que muchas poblaciones y/o especies de fauna silvestre se encuentran en peligro. La extinción es un proceso natural pero nunca como ahora un inmenso número de especies están amenazadas por las actividades humanas. En este sentido la ecología de poblaciones también está aportando bases conceptuales y metodológicas para la conservación biológica.

Las especies categorizadas como “raras” son más vulnerables que las especies “comunes”. Lo paradójico es que la

rareza es la condición prevaleciente en la naturaleza. Es decir, solo algunas especies tienden a ser muy abundantes mientras que la mayoría presentan poblaciones pequeñas. La condición de rareza es el resultado de factores naturales y factores de origen antrópico. Las siguientes características pueden definir a una especie como rara:

- Especies con distribuciones geográficas muy restringidas
- Especies con poblaciones naturalmente pequeñas
- Especies en las cuales el tamaño de las poblaciones está disminuyendo
- Especies con baja densidad poblacional
- Especies de gran tamaño corporal que requieren áreas extensas para sobrevivir
- Especies que no tienen dispersión efectiva
- Especies migratorias estacionales
- Especies con escasa variabilidad genética
- Especies con requerimientos especializados de nicho
- Especies características de ecosistemas antiguos
- Especies con distribuciones agregadas
- Especies con necesidades de nicho muy especializado
- Especies que evolucionaron en aislamiento
- Especies cazadas o cosechadas por la gente
- Especies que están ampliando su área de distribución y están colonizando nuevos ambientes

Es importante considerar que no hay una sola especie que tenga todas estas características de manera simultánea. Es decir, la rareza y vulnerabilidad podría ser la consecuencia de unos pocos de estos factores combinados. Esto implica que las necesidades de conservación serán distintas entre especies, e incluso entre poblaciones de una misma especie.

Diferentes organizaciones clasifican a las especies según su estado de conservación. Por ejemplo, la IUCN tiene diez categorías: extinta, extinta en la naturaleza, en peligro crítico, en peligro, vulnerable, dependiente de la conservación, con riesgo de amenaza, de menor preocupación, insuficientemente estudiada, no evaluada. Hay otras clasificaciones y en algunos países se tiene sus propias definiciones, por ejemplo en México la NOM059 define a cada una de las especies. Pero en general las especies enlistadas en los Libros Rojos de la IUCN tienen amplia aceptación. Sin embargo, para un gran número de especies y poblaciones no se tiene incluso la información básica para saber su estado de conservación.

Consecuentemente, el análisis poblacional de este tipo de especies se centra en las características que hacen vulnerable a una especie debido a que son más proclives de que sus poblaciones disminuyan en número y lleguen a estar en peligro de extinción local o total. Esto es lo que se conoce como el paradigma de las poblaciones pequeñas y en decli-

nación debido al efecto vórtice o “vortex”. De manera ilustrativa este efecto se muestra en la figura 13.

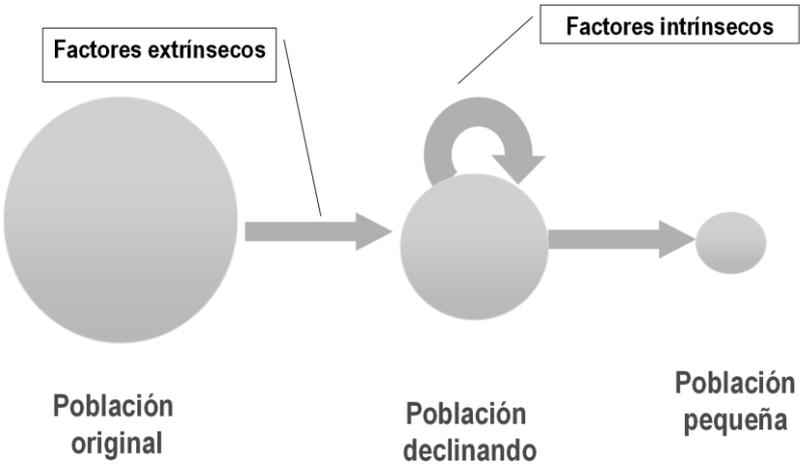


Figura 13.

El efecto vórtice o “vortex” es un proceso donde se explica la disminución progresiva en la abundancia de una población debido a factores extrínsecos e intrínsecos lo cual puede llevar a la población a un punto de riesgo.

Brevemente, el efecto “vortex” consiste en que una población original disminuye debido a factores extrínsecos como la cacería, tráfico, destrucción de hábitat, especies exóticas, entre los principales los cuales disminuyen la población original. Llegado cierto tamaño poblacional, los factores intrínsecos como la estocasticidad demográfica, estocasti-

ciudad ambiental, efecto Allee, pérdida de variabilidad genética, alteración de estructuras sociales y ciclos hormonales, entre los principales, tienen un papel crucial que puede acelerar la disminución de la abundancia hasta llegar a un punto donde la población se encuentra en alto riesgo o probabilidad de extinción.

Metodológicamente, este efecto “vortex” se ha abordado a través de los análisis de viabilidad poblacional (PVA) que sirven, entre varios aspectos, para estimar la probabilidad de extinción local (P_e), el tamaño mínimo viable de la población (MVP), la superficie mínima crítica (MCA) para sostener MVP , el tamaño efectivo poblacional (N_e), y el mínimo número de poblaciones para persistir a nivel metapoblacional. Es decir, los PVA son herramientas muy útiles para la conservación y el manejo de la fauna silvestre.

En particular, la estimación del tamaño poblacional mínimo viable (MVP) es un tema muy debatido en el ambiente de la conservación y, hasta el momento, no hay un consenso respecto a cuál es este número y cómo calcularlo. En biología de la conservación existe lo que se conoce como la regla 50/500 de Franklin la cual se basa en tamaños efectivos de población (N_e) y no en N . Esta regla tiene su base en estudios de genética y se ha demostrado que es muy útil para muchas especies. Sin embargo, no hay un consenso absoluto y para algunas especies se ha propuesto que el número de individuos necesario para que una población sea viable está en el orden de los miles o cientos de miles. En otros

casos se ha considerado, de manera muy general, que el mínimo debe ser de 500 a 5000 individuos. Pero esto varia dependiendo de la historia de vida de cada especie. El MVP habitualmente se estima empleando PVA a través de programas como Vortex, Ramas/Metapop, Alex, u otros procedimientos.

14

Análisis de viabilidad poblacional y P_e

El análisis de viabilidad poblacional (PVA, por sus siglas en inglés “Population Viability Analysis”) es un proceso de evaluación de riesgo o probabilidad de extinción (P_e) usado cada vez con mayor frecuencia en la biología de la conservación. Tres definiciones de PVA podrían ser:

- *“un proceso de identificación de las amenazas que enfrentan las especies y la evaluación de la probabilidad de que se mantendrá durante un tiempo determinado en el futuro”,*
- *“un proceso en el cual se evalúan datos y modelos de una población para anticipar la probabilidad de*

que esa población persista en el futuro por algún tiempo definido”,

- *bien como “el proceso que determina la probabilidad de que una población se extinga dentro de un tiempo determinado, es decir la estimación de P_e ”.*

Es decir, los PVA son procedimientos (Figura 14). De manera general, en los PVA se construyen modelos matemáticos que evalúan los factores que pueden tener influencia sobre el declive de una determinada población. Aparte de la propia evaluación de los factores que provocan el declive, un PVA proporciona información sobre cómo el manejo puede revertir la tendencia negativa de la población actuando sobre los factores que la provocan. Los PVA están orientados tanto a la conservación como al manejo de especies y/o poblaciones raras, amenazadas y también otras que son susceptibles de aprovechamiento. Es importante destacar que cada PVA se desarrolla individualmente para una población concreta y, por lo tanto, cada PVA es único.

Dentro de este contexto, los PVA se pueden utilizar para hacer frente a tres aspectos de la gestión de especies amenazadas: 1) Planificación de la investigación y recopilación de datos, 2) evaluación de la vulnerabilidad, y 3) predecir la respuesta a la reintroducción de especies, cría en cautividad, el control de la quema prescrita, la hierba, la rehabilitación del hábitat, o diseños diferentes para las reservas naturales o las redes de corredor.

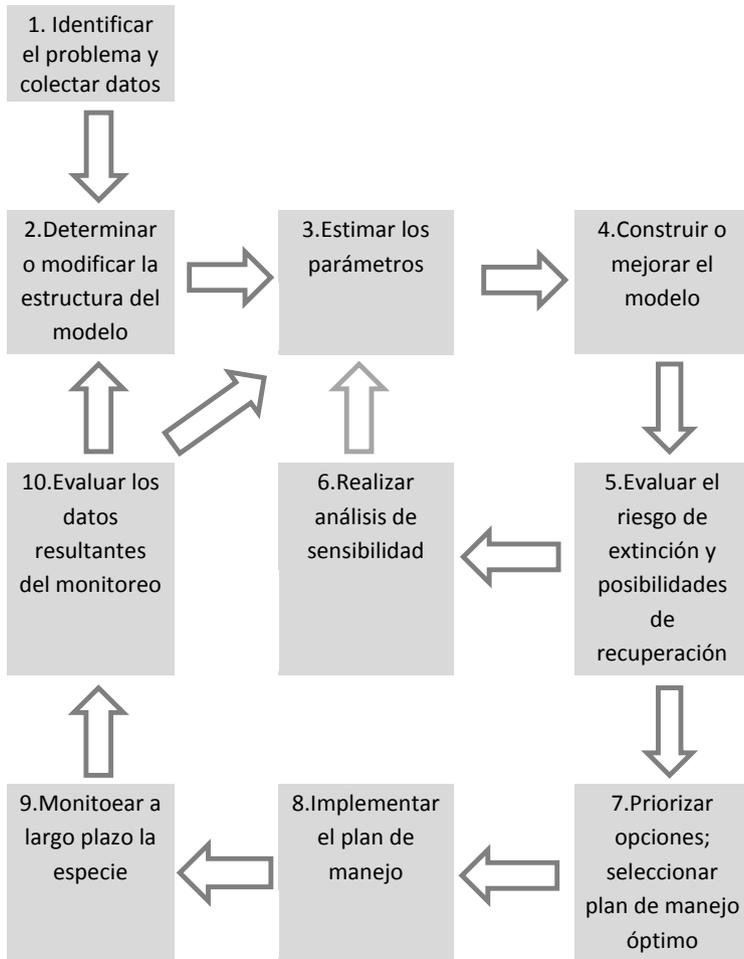


Figura 14.

Componentes o pasos generales de un proceso de análisis de viabilidad poblacional.

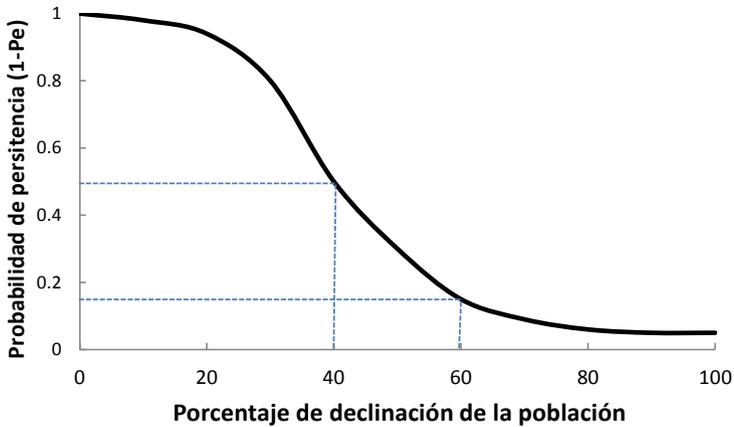


Figura 15.

Cambio en la probabilidad de extinción (P_e) o de persistencia ($1 - P_e$) conforme el porcentaje de decline de la población cambia. Cuando el porcentaje de declinación es menor (por ejemplo 40%) la probabilidad persistencia es de 0.50; pero si el decline es mayor (60%) la persistencia disminuye a un 0.15. Un valor de persistencia de 1.0 implica una probabilidad de extinción igual a cero.

En general, los PVA involucran la simulación o el análisis de una población con el fin de hacer una proyección hacia el futuro de la tendencia de la misma, o bien estimar la probabilidad de extinción (P_e) o de persistencia ($1 - P_e$) esa población. Sin embargo, en sí mismo la definición y criterios de lo que es viabilidad, persistencia y extinción, son arbitrarios. Por ejemplo, en ocasiones viabilidad se refiere como *“asegurar el 95% de probabilidad de que la población sobreviva por lo menos 100 años”*. Lo importante a compren-

der es que conforme el cambio en la abundancia es menor, la persistencia aumenta (Figura 15).

Es relevante destacar que una de las funciones principales de los PVA no es en sí mismo obtener un solo valor de P_e de la población en cuestión, sino simular la tendencia de la misma y los posibles diferentes valores de P_e bajo diferentes escenarios y comparar luego estos valores para evaluar el riesgo y posibles medidas para mitigarlo. Estos escenarios se construyen introduciendo variaciones sobre los diferentes parámetros utilizados dependiendo los modelos que se empleen. Por ejemplo, algunos PVA están basados en modelos poblacionales sencillos como el exponencial y logístico ya sea determinísticos o estocásticos. Otros modelos incorporan información más detallada como es el caso de los llamados modelos espacialmente explícitos en los cuales no solo se introducen datos demográficos de la población, sino además se incorporan datos del paisaje como el número, tamaño, aislamiento de los parches, dispersión de los animales, entre algunos. Estos últimos modelos pueden resultar más complejos y realistas.

15

Ecología metapoblacional

La teoría de metapoblaciones representa uno de los paradigmas más recientes en el ámbito de la ecología. En particular, los manejadores de fauna silvestre en otros países están considerando a esta teoría como una estrategia interesante para la conservación biológica básicamente por dos razones. La primera es que actualmente la mayoría de los hábitats presentan algún grado de fragmentación y el patrón espacial de las poblaciones coincide con las predicciones de los modelos de la teoría de metapoblaciones. La segunda es que la estructura de la metapoblación permite la existencia de la población total a un nivel regional amplio debido a que la extinción de algunas poblaciones locales en algunos parches no necesariamente con lleva a una extinción total de la metapoblación.

Esto se debe a que los modelos clásicos de crecimiento poblacional como el exponencial y el logístico tienen como supuesto que la migración no existe y de que el crecimiento de una población solo es consecuencia de los nacimientos y fallecimientos. Este supuesto es poco realista ya que muchos animales realizan movimientos de migración y/o de dispersión como parte de su dinámica poblacional.

Una aproximación que incorpora el hecho de que los animales se mueven entre poblaciones y que esos movimientos son muy importantes para la persistencia y sobrevivencia de las poblaciones, así como para el establecimiento de nuevas poblaciones en sitios previamente vacíos, es el basado en el concepto de la metapoblación. La metapoblación se define como "*una población de poblaciones*" o bien como "*un grupo de varias poblaciones locales (o subpoblaciones) que están ligadas por los procesos de inmigración y emigración*".

Algunas poblaciones se consideran como metapoblaciones naturales. Sin embargo, en la actualidad la gran mayoría de las metapoblaciones son el resultado del proceso de fragmentación de su hábitat por actividades de origen antrópico. Considerando gradientes del tamaño de parche (o fragmento) y del asilamiento del parche, se pueden clasificar diferentes tipos de estructuras metapoblacional: modelo clásico de Levins, en no-equilibrio, poblaciones parchadas y continente-isla (Figura 16).

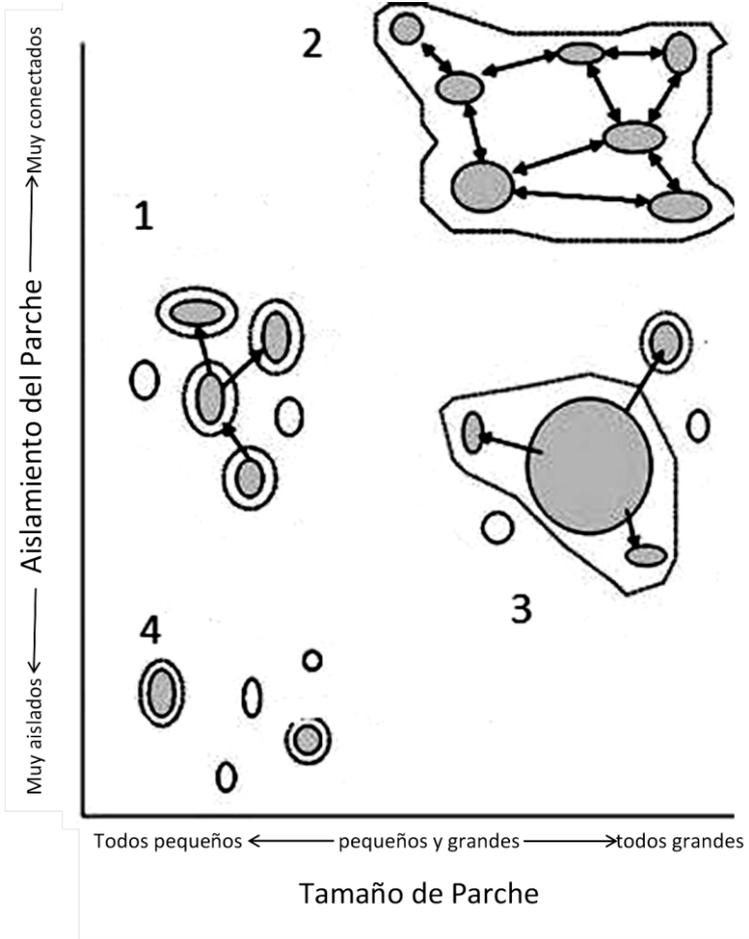


Figura 16.

Ejemplos de diferentes patrones de metapoblaciones en función del tamaño y aislamiento de los parches. Se muestran cuatro estructuras metapoblacionales: clásica de Levins (1), parchada (2), continente-isla (3) y en no equilibrio (4). El tamaño del círculo está relacionado con el tamaño poblacional y/o del parche donde habitan, mientras que la línea que une dos subpoblaciones indica que entre ellas están conectadas a través de movimientos de individuos.

El primer aspecto importante en el que difieren los conceptos de metapoblación y población es que mientras el problema principal a nivel de una población es conocer el tamaño y cambio de la misma a través del tiempo; mientras que en una metapoblación lo que interesa es su persistencia a nivel regional lo cual dependerá de la tasa de extinción de las poblaciones locales (P_e) y de la tasa de colonización de hábitats o parches vacíos.

El segundo aspecto importante en el que difieren el análisis metapoblacional del poblacional, es el referente a la escala espacial a la que se estudian ambas. Los modelos poblacionales asumen de que las poblaciones alcanzan un equilibrio y que las poblaciones persisten en el tiempo casi indefinidamente en un sitio. En contraste, la perspectiva metapoblacional asume que las poblaciones locales constantemente se extinguen y que el equilibrio se da a una escala espacial a nivel del paisaje; además, un aspecto muy importante es que considera que los sitios están conectados.

Por lo tanto, en el nivel metapoblacional se analiza la persistencia de la metapoblación en función de las probabilidades de extinción de las poblaciones locales y de las probabilidades de colonización de sitios o parches vacíos que potencialmente pueden ser hábitats para una población. Es decir, los modelos metapoblacionales describen la fracción de sitios en el paisaje que actualmente son ocupados por poblaciones. Para términos del análisis metapoblación la escala temporal se considera en años incluso décadas.

Esta relación de la probabilidad de extinción local (P_e) con la probabilidad de persistencia regional (P_x), se presenta en la figura 17. Lo que demuestra esta figura es que P_x aumenta rápidamente mientras más parches ocupados existan. Esto ilustra un principio muy importante en el análisis metapoblacional y es que a un mayor número de parches ocupados el riesgo de extinción de la metapoblación disminuye. Es decir, que no obstante de que puede haber una alta probabilidad de extinción a nivel de las poblaciones locales, entre más poblaciones existan la probabilidad de persistencia de la metapoblación a largo plazo se incrementa. Este principio tiene consecuencias de manejo a nivel de conservación bastante interesantes que se discuten más adelante.

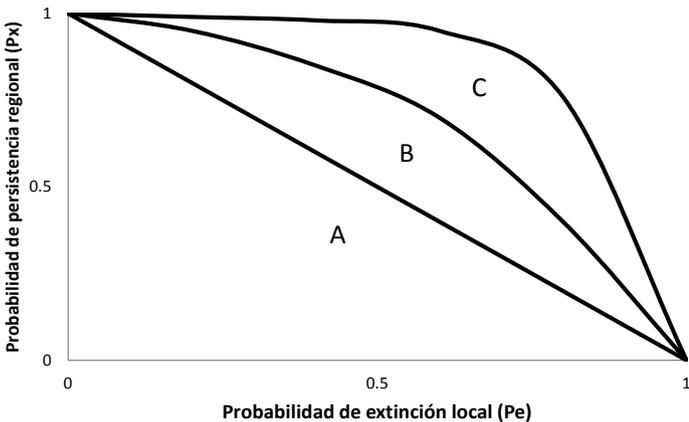


Figura 17.

La relación entre la probabilidad de persistencia regional (P_x), la probabilidad de extinción (P_e) y el número de poblaciones: 1 población (A), 10 poblaciones (B) y 100 poblaciones (C).

16

Modelos de funciones de incidencia

Una de las relaciones más consistentes que se ha documentado para muchas especies animales por todos lados del mundo, es que conforme el tamaño de parche es mayor y el aislamiento disminuye, hay mayor probabilidad de que ese parche esté ocupado (Figura 18). Como se mencionó previamente, a mayor número de parches ocupados la probabilidad de persistencia de la metapoblación aumenta.

Además, conforme el tamaño de parche es mayor la abundancia de la población local aumenta, y como lo demuestra el paradigma de las poblaciones pequeñas, a mayor N menor probabilidad de extinción local (Figura 19). Adicional-

mente, conforme el aislamiento entre parches disminuye la probabilidad de colonización aumenta. Es decir, las variables tamaño y aislamiento son fundamentales en la teoría metapoblacional.

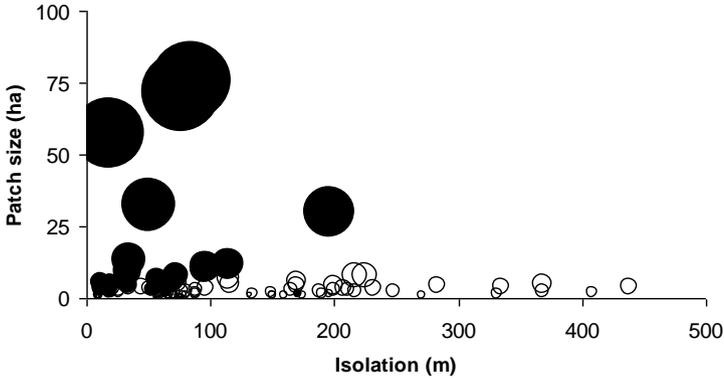


Figura 18.

Relación de la ocupación de un parche de hábitat (círculos negros) o desocupación (círculos blancos) en función del tamaño y aislamiento de los parches. Parches más grandes y menos aislados tienden a estar más ocupados.

Los modelo de funciones de incidencia (IFM) desarrollados por Hanski incorporan estas dos variables y sirven para modelar la dinámica de extinción local y colonización de parches (Figura 20). Es decir, el tamaño de los parches se relaciona con la extinción local, mientras que la conectividad de los parches con la colonización.

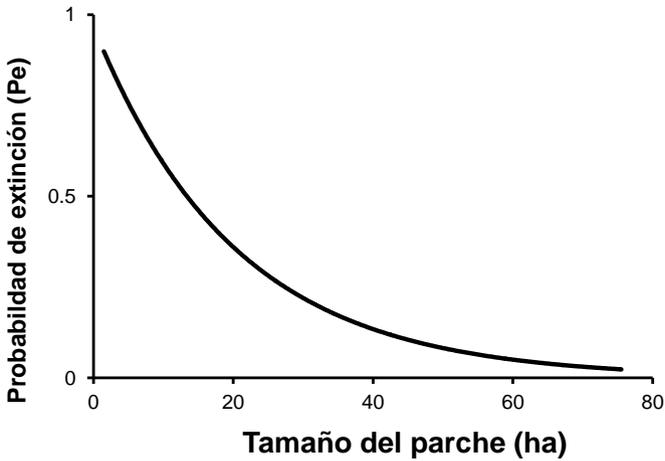


Figura 19.

Relación entre el tamaño del parche y la probabilidad de extinción local.

De manera general, la probabilidad de que un parche esté ocupado (J_i) se estima como:

$$J_i = \frac{C_i}{(C_i + E_i)}$$

donde E_i es una probabilidad de que el parche i -ésimo se desocupe cuando está ocupado durante la siguiente unidad de tiempo, mientras que C_i es la probabilidad de que el parche i -ésimo pueda ser ocupado cuando está desocupado durante la siguiente unidad de tiempo.

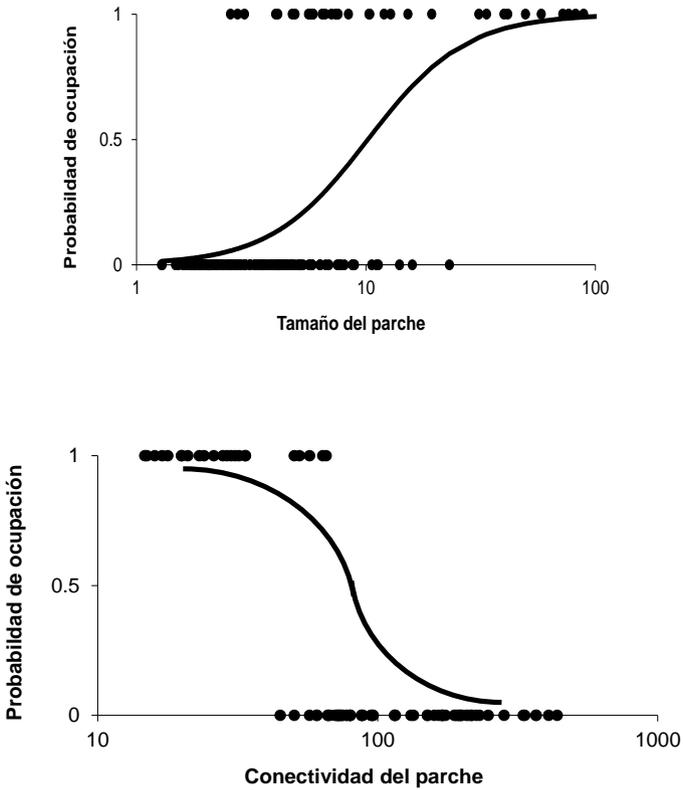


Figura 20.

Dependencia de la probabilidad de ocupación de un parche con el tamaño y conectividad.

Como consecuencia, la principal estrategia para la conservación es mantener numerosos parches de hábitats y el potencial para poder dispersarse entre ellos, es decir, su

conectividad. Por lo tanto, para cuestiones de manejo con fines de conservación el concepto de metapoblaciones propone un sistema de múltiples reservas conectadas por corredores biológicos. En este sentido, el diseño de reservas debe involucrar más que el establecimiento de corredores entre parches o zonas de amortiguamiento alrededor de los parches, lo cual es especialmente importante si la población de interés está espacialmente subdividida.

La teoría de las metapoblaciones considera que para la conservación de determinada especie no solo es importante mantener los parches de hábitat adecuado y el mosaico completo de áreas no adecuadas dentro del paisaje. Esto tiene como consecuencia integrar no solo las áreas de reserva sino también aquellas áreas donde las actividades humanas son intensas. En este sentido, el enfoque de la ecología del paisaje se ha integrado al concepto de metapoblaciones.

Conclusiones

1. La ecología de poblaciones representa un cuerpo teórico de conceptos y de métodos de estimación muy útil en el manejo de fauna silvestre, principalmente cuando esta se encuentra en estado libre.
2. De las definiciones de ecología una muy útil para el manejo de fauna es la que se refiere al estudio de los factores que afectan la tasa de crecimiento de una población.
3. La unidad de análisis la representa la población la cual es definida como un grupo de individuos de la misma especie que habita en un lugar y tiempo determinado donde los individuos intercambian información genética.
4. La delimitación física de una población no es sencilla por lo que resulta útil definirla como aquellos animales que están dentro de una ANP o UMA. Esta definición no debe perder de vista de que los individuos constantemente entrarán y saldrán de las unidades de manejo. Este efecto es mayor entre más pequeña sea la superficie de esas unidades.

5. El tamaño poblacional se expresa de diferentes formas pero las dos más comunes es como abundancia (N) y densidad (D). Ambos están relacionados pero no significa lo mismo. Abundancia es el número total de individuos de la población, mientras que densidad es ese número expresado por unidad de área o hábitat.

6. Existen muchos métodos de estimación poblacional. La selección de uno u otro dependerá de la finalidad para la cual se quiere saber el tamaño de la población, de la propia especie en cuestión, de la experiencia de la persona, y del tiempo y dinero que se tiene para realizar los muestreos, entre los principales factores.

7. La abundancia de una población es un número que resulta de la cantidad de individuos de ambos sexos y diferentes grupos de edad. Es decir, de su estructura.

8. El tamaño poblacional es uno de los dos parámetros importantes en el manejo de la fauna. El segundo parámetro es la tasa de crecimiento poblacional.

9. La tasa de crecimiento es la velocidad a la cual una población cambia (aumenta, se mantiene o disminuye) a través del tiempo. Esta tasa se mide de varias formas siendo la tasa instantánea (r) y la tasa finita de crecimiento (λ) las más comunes.

10. Existen varios métodos para estimar la tasa de crecimiento, pero en todos los casos se requiere de un moni-

toreo de por lo menos dos años ó más de la población empleando siempre el mismo método de muestreo.

11. El cambio de N y λ a través de tiempo es lo que se conoce como dinámica poblacional y es esencial su monitoreo para el manejo.

12. La estimación de esta tasa es importante para cuestiones de aprovechamiento sustentable y para conservación.

13. Si la abundancia es alta y la tasa de crecimiento positiva, la población puede ser aprovechada. Pero si la abundancia es baja y la tasa de crecimiento es casi cero o negativa, entonces la población puede decrecer por lo que habrá que protegerla.

14. Es decir, el aprovechamiento no solo debe estar basado en cuántos animales hay en la población (N) sino además a qué tasa está cambiando esa población (λ).

15. El concepto de cosecha máxima sostenida (MYS) es poco comprendido pero es esencial para el aprovechamiento.

16. Relacionado con el concepto anterior, el modelo de producción máxima (P_{max}) es sencillo de estimar debido a que requiere poca información para parametrizarlo.

17. El paradigma de las poblaciones con abundancia baja y aquellas en decrecimiento, indica que conforme la

abundancia disminuye la probabilidad de extinción (P_e) aumenta debido a factores externos (cacería, tráfico ilegal, fragmentación de hábitat, introducción de especies exóticas) y factores intrínsecos (estocasticidad demográfica, efecto Allee, pérdida de variabilidad genética).

18. Lo anterior es conocido como efecto “vortex” y es central en la conservación biológica a nivel de poblaciones y/o especies.

19. Los análisis de viabilidad poblacional (PVA) son procesos o herramientas que permiten estimar el tamaño mínimo viable de la población (MVP) necesarios para disminuir el riesgo de extinción, y también para definir tasas de cosecha bajo simulando diferentes escenarios posibles.

20. La ecología de metapoblaciones es otro de los paradigmas nuevos el cual estima la persistencia a nivel regional en función de las extinciones locales y colonización de parches vacíos. Esta teoría está siendo muy aplicada para especies fragmentadas por actividad humana.

21. Una de las relaciones más consistentes que se ha documentado para muchas especies animales por todos lados del mundo, es que conforme el tamaño de parche es mayor y el aislamiento disminuye, hay mayor probabilidad de que ese parche esté ocupado.

22. Los modelos de funciones de incidencia (IFM) se basan en modelar la ocupación en función de la extinción

local explicada principalmente por el tamaño de los parches, y la colonización explicada por la conectividad de los parches.

23. Finalmente, el presente libro es sola una introducción muy breve a diversos temas centrales para el manejo de la fauna silvestre.

24. Este enfoque de ecología poblacional aplica mejor para poblaciones en vida libre.

25. Indiscutiblemente, la ecología es solo uno de los varios marcos conceptuales en los que debe estar basado la teoría y práctica de manejo de fauna. La integración de otras disciplinas como la medicina veterinaria, zootecnia, agricultura y silvicultura, antropología, administración, contabilidad, diseño, publicidad, mercadotecnia, y otras son básicas para la conservación y uso sustentable de la fauna silvestre.

Literatura recomendada

- Akcakaya, H. R., M. A. Burgman y L. R. Ginzburg. 1999. Applied population ecology: Principles and computer exercises using RAMAS_EcoLab 2.0. 2nd edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Beissinger, S. R. y D. R. McCulloch (eds.). 2002. Population Viability Analysis. The University of Chicago Press, Chicago, Il.
- Bookhout, T. A. (ed.). 1994. Research and Management Techniques for Wildlife and Habitats, Fifth ed. The Wildlife Society, Bethesda, Md.
- Caughley, G. 1977. Analysis of Vertebrate Populations. John Wiley, London.
- Caughley, G. y A. R. E. Sinclair. 1994. Wildlife Ecology and Management. Blackwell Science, Cambridge, Massachusetts. 334pp.

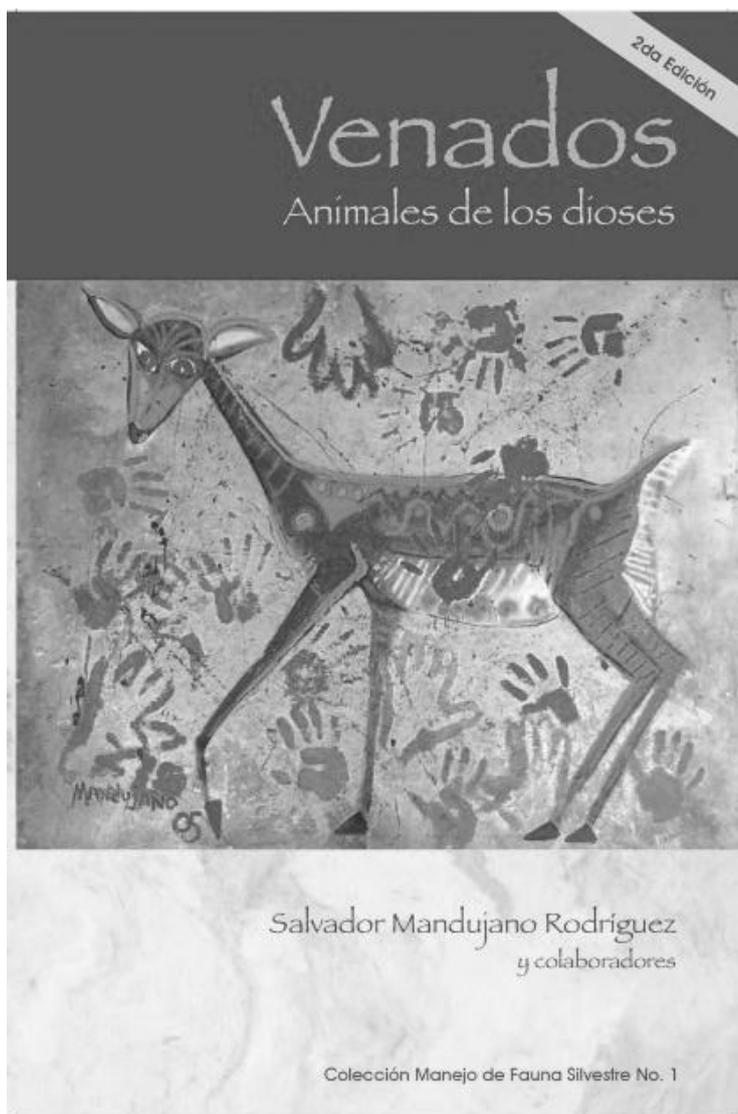
- Demarais, S. y P. R. Krausman, (eds.). 2000. Ecology and management of large mammals in North America, pp. 140–155, Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Frankham, R., J.D. Balou y D.A. Briscoe. 2002. Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, UK.
- Gotelli, N. J. 1998. A Primer of Ecology. Second edition, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass.
- Hanski, I. 1999. Metapopulations ecology. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hanski, I y O. E. Gaggiotti (eds.). 2004. Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations. Elsevier Academic Press, Burlington, MA.
- Metapop: <http://webs.uvigo.es/anpefi/metapop/>
- Morris, W.F., y D.F. Doak. 2002. Quantitative Conservation Biology: Theory and Practice of Population Viability Analysis. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA.
- Patton, D. R. 1997. Wildlife Habitat Relationships in Forested Ecosystems. Revised Edition, Timber Press, Portland, Oregon.

Primack, R.B., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo. 1998. Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas Latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México. 770pp.

RAMAS: <http://www.ramas.com/>

Silvus, K. M., R. E. Bodmer, and J. M. V. Fragoso (Eds.). 2004. People in nature: Wildlife conservation in South and Central America, Columbia University Press, New York, New York.

Vortex: <http://www.vortex9.org/vortex.html>



BIBLIOGRAFÍA ESTUDIOS DE VENADOS EN MÉXICO



Salvador Mandujano Rodríguez



www. **B**smr .com

biblioteca **S**alvador **M**andujano **R**odríguez

<http://bibliotecasmr.blogspot.com>

*Ecología de poblaciones aplicada al manejo de fauna silvestre:
cuatro conceptos (N , λ , MSY , Pe)* por Salvador Mandujano Rodríguez,
se terminó de imprimir en marzo del 2011 con un tiraje de 500 ejemplares
editado por el Instituto Literario de Veracruz S. C., México.

Ecología de poblaciones aplicada al manejo de fauna silvestre: cuatro conceptos (N, λ , MSY, Pe) es un libro introductorio dirigido principalmente a estudiantes de biología, veterinaria, agronomía, ingeniería forestal y otras áreas afines; y técnicos y profesionales con interés en el estudio y manejo de la fauna silvestre.

Es un libro de principios básicos al tema pero con una visión muy particular: el empleo de la ecología de poblaciones como base conceptual y metodológica para abordar los tres principales objetivos del manejo de la fauna silvestre: **uso sustentable** de especies con interés económico, **conservación** de poblaciones y/o especies en peligro, y **control** de poblaciones o individuos problemáticos a intereses humanos.



Es un libro introductorio donde el autor aborda dos aspectos fundamentales de la ecología de poblaciones: la abundancia (**N**) y la tasa de crecimiento poblacional (**λ**); y dos aspectos con implicaciones de manejo: la cosecha máxima sostenida (**MSY**) y la probabilidad de extinción (**Pe**). Estos cuatro aspectos son el punto central del presente libro.

Salvador Mandujano Rodríguez es doctor en biología con más de 25 años de experiencia en el estudio ecológico poblacional y manejo de fauna, principalmente ungulados.

“**Ecología de poblaciones aplicada al manejo de fauna silvestre: cuatro conceptos (N, λ , MSY, Pe)**” es el tercer número de la Colección **Manejo de Fauna Silvestre** dedicada a la divulgación de información básica para el estudio y manejo de especies animales en vida libre.

Instituto Literario de Veracruz

www. **Bsm** r .com



ISBN: 978-607-7536-12-3



9 786077 1536123