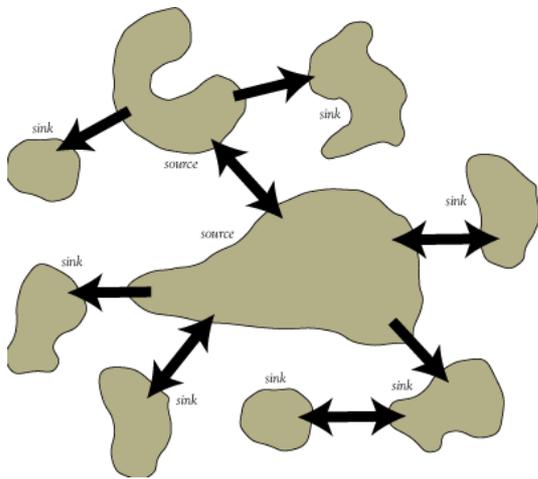


ECOLOGIA:

METAPOBLACIONES Y CONSERVACION



UNIVERSIDAD DE MURCIA
FACULTAD DE BIOLOGIA
CIENCIAS AMBIENTALES
CURSO 2006/2007

CESAR TERRER MORENO

TABLA DE CONTENIDO:

1	<i>Introducción</i>	3
2	<i>¿Qué son las metapoblaciones?</i>	4
2.1	Concepto de metapoblación	4
2.2	Contexto histórico	4
2.3	El modelo de Levins	5
2.4	Tipos de metapoblaciones	7
3	<i>Metapoblaciones y conservación</i>	9
3.1	Introducción. Contexto histórico.	9
3.1.1	Teoría biogeografía de islas-teoría metapoblacional.....	9
3.2	Dinámica de las metapoblaciones	11
3.2.1	Dinámica de metapoblaciones en el Matorral de Florida: el caso de <i>Polygonella basiramia</i> . 13	
3.3	Aplicaciones	14
3.3.1	Reintroducción, translocación y refuerzo.....	14
3.3.2	Corredores ecológicos.....	15
3.3.3	Diseño de reservas	15
3.4	Consideraciones al aplicar la teoría metapoblacional en conservación.	16
4	<i>Conclusión</i>	18
5	<i>Bibliografía</i>	19

1 Introducción

La fragmentación de los diferentes ambientes naturales, originada por la acción humana, viene amenazando la preservación de muchos animales y vegetales. La extinción de muchas especies solo se evitará mediante la formulación de estrategias que tengan en cuenta ese proceso y sus efectos sobre las poblaciones en peligro. Ese es uno de los objetivos de la biología de la conservación, que en los últimos años, con el desarrollo de la llamada teoría de las metapoblaciones, viene cambiando la forma de considerar los problemas y proponer soluciones.

La biología de la conservación tiene como meta mantener la diversidad biológica del planeta. Ese campo de la biología abarca otras áreas del conocimiento relacionadas con la vida silvestre, tales como la administración de áreas naturales protegidas y el estudio de las relaciones de la fauna y de la flora con las poblaciones humanas. Por su interés en preservar la mayor diversidad de organismos, durante el mayor tiempo posible, la biología de la conservación se contrapone a la crisis ambiental causada por el desarrollo tecnológico, que llevó al aumento de la población humana y al uso no sustentable de los recursos naturales.

La explotación inadecuada de la naturaleza viene provocando la extinción de gran número de especies en los diferentes ecosistemas de la Tierra, en especial en los países en vías de desarrollo situados en regiones tropicales, donde –por diferentes razones, entre ellas el clima– se encuentra la mayor biodiversidad. La pérdida y la fragmentación de hábitat son, hoy en día, las causas más comunes de esas extinciones. La pérdida de hábitat elimina especies con distribuciones restringidas, en tanto la fragmentación impide que especies de mayor tamaño, que deben disponer de espacios mayores o se distribuyen en forma más espaciada, puedan mantener poblaciones estables en fragmentos pequeños.

Los conocimientos generados por la biología de la conservación pueden ayudar tanto en decisiones sobre la configuración y la localización de las reservas naturales, que contribuyan a reducir las extinciones de especies, como en acciones que promuevan la supervivencia de especies nativas, en un medio ambiente muy alterado por las acciones humanas.

Durante aproximadamente dos décadas la Teoría Biogeográfica de Islas dominó el campo de la biología de la conservación mediante un conjunto de reglas para el diseño de refugios que se basaban en ella. Las reglas sustentadas a la luz de la Teoría Biogeográfica sugerían configuraciones de refugios que maximizaran la riqueza de especies. El elemento síntesis del cambio de paradigma en la conservación básicamente hace referencia a la configuración espacial de los hábitat. Mientras que a la luz de la Teoría Biogeográfica de Islas se sugiere que la maximización del área de un único parche garantiza mayor riqueza de especies, en las Metapoblaciones se da a entender que la existencia de muchos fragmentos de hábitat reduce el riesgo de extinción de una especie. Según Hanski (1997), muchos estudios demuestran que pequeñas poblaciones en pequeños fragmentos de hábitat tienen un alto riesgo a la extinción, por lo tanto si sólo permanecen estos pequeños fragmentos entonces la persistencia a largo tiempo se vuelve un tema regional.

2 ¿Qué son las metapoblaciones?

2.1 Concepto de metapoblación

Cuando estudiamos la dinámica de una población ecológica (entendida esta como un grupo de organismos de la misma especie que coexiste en un espacio común) generalmente nos centramos en el análisis de los parámetros demográficos básicos, a saber, las tasas de natalidad, de mortalidad y de migración. Sin embargo, es muy común que este último término sea ignorado y que parta de la base de que los únicos procesos que determinan los cambios numéricos de una población son los nacimientos y las muertes de los individuos. La teoría metapoblacional se basa en el hecho de que la *migración* entre las poblaciones de una misma especie no siempre es despreciable, sino que por el contrario muchas veces es de gran importancia, pues determina la dinámica espacial de los conjuntos de poblaciones de una misma especie a través del tiempo. Esta idea es en la que esta basada la teoría metapoblacional, siendo una metapoblación un conjunto de poblaciones de una misma especie interconectadas gracias a la migración de individuos entre esas poblaciones.

Una de las reglas básicas en toda metapoblación es que cada una de sus poblaciones (llamadas “*poblaciones locales*”) no son eternas, sino que pueden extinguirse por diversas causas. Paralelamente puede ocurrir que algunos de los sitios o “*parches*” que reúnen las características necesarias para que pueda habitar la especie se encuentre desocupados y sean colonizados por la especie mediante migración formando nuevas poblaciones locales. Así, una metapoblación puede entenderse como un equilibrio dinámico en el que los procesos de extinción-colonización de las poblaciones locales hacen que la especie sobreviva a nivel regional.

El concepto de metapoblación data de finales de la década de los setenta, de hecho la idea básica de lo que en la actualidad se conoce como una metapoblación aparece ya en textos de ecólogos clásicos como Andrewartha y Birch, e incluso anterior a estas fechas. Sin embargo no se trata el tema a fondo hasta que en 1969 Richard Levins, un entomólogo interesado en el control de plagas “bautiza” a las metapoblaciones y asume en su modelo un conjunto discreto de habitats propensos a la extinción, y conectados entre si vía migración.

2.2 Contexto histórico

Desde los años treinta y hasta finales de la década de los cincuenta se dio una controversia importante y de consecuencias muy fructíferas entre los ecólogos poblacionales, que tenía que ver con la discusión sobre los factores que regulan el tamaño de las poblaciones en la naturaleza. En esta época existían dos escuelas principales de pensamiento:

- Una que sostenía que los factores reguladores del tamaño poblacional eran de naturaleza biótica (depredación, parasitismo, competencia) y que por tanto se manifestaban con mayor intensidad en poblaciones con densidades altas.
- Otra que planteaba que eran principalmente los factores abióticos (tormentas, perturbaciones, heladas, etc.) y, por tanto independientes de la densidad poblacional, los que mantenían a las poblaciones alrededor de ciertos valores de densidad.

Una tercera alternativa que recibió poca atención en ese momento planteaba que los mecanismos de regulación poblacional no son tan eficientes como se suponía, y que si se seguía a una población por un tiempo suficientemente prolongado se observaría que, a la larga, tendería a la extinción. Entonces, la permanencia a nivel regional de especies con este tipo de comportamiento debía estar determinada por un balance entre la extinción de poblaciones locales y la formación de poblaciones nuevas (a través de las migraciones) al interior de un ensamble de poblaciones locales efímeras.

No es coincidencia que haya sido precisamente Levins, un entomólogo especializado en plagas, el que desarrolló esta idea y la plasmó en el modelo metapoblacional básico, pues si analizamos el desarrollo regional de cualquier plaga nos daremos cuenta de que esta se comporta como metapoblaciones: las plagas no tienen mecanismos eficientes de control poblacional, sino que llegan a un lugar, consumen todos los recursos disponibles y posteriormente desaparecen. El hecho de que a pesar de estas extinciones locales muchas plagas sean tan difíciles de erradicar es un reflejo de que su permanencia está tan dada por un balance entre las extinciones y la formación de nuevas poblaciones a través de la colonización de sitios susceptibles de ser explotados. Algunos de los aciertos de Levins al proponer el concepto metapoblacional son, por un lado, la descripción de esta dinámica mediante el planteamiento de un modelo matemático sencillo, y por otro lado, la sugerencia implícita de que otras especies, además de las plagas, presenten este tipo de dinámicas detectables únicamente por encima del nivel de análisis estrictamente poblacional.

2.3 El modelo de Levins

Richard Levins en su modelo asume un gran número de parches de hábitats discretos propensos a la extinción, idealmente del mismo tamaño y conectados entre sí vía migración. La siguiente ecuación corresponde al modelo matemático de metapoblaciones clásicas.

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

p = proportion of habitat occupied

c = colonization rate

m = mortality rate

$$\text{Equilibrium} = \hat{p} = 1 - \frac{m}{c}$$

En la ecuación “ p ” indica la fracción de parches de hábitat ocupados, “ m ” es la tasa de extinción local de la población y “ c ” es la tasa de colonización por parche. El presente modelo muestra la idea de una metapoblación de poblaciones locales propensas a la extinción persistiendo en un balance entre extinciones locales y recolonizaciones de parches vacíos. El modelo de Levins predice el umbral de la densidad de parches necesaria para la persistencia metapoblacional. Por otro lado se considera que este es un modelo “no estructurado” en el que se asume que todos los parches y poblaciones locales son idénticos en todos los sentidos. Esto debido a que en primer lugar ignora el

arreglo espacial de los parches y por otro lado cada población local ejerce la misma presión de colonización sobre cada parche vacío sin considerar su localización espacial. Esta clase de supuestos parece tener aceptación en la epidemiología y son igualmente aceptados para predecir el tamaño de una metapoblación en equilibrio, pero si en lugar de ello se está interesado en el origen y el mantenimiento de los patrones espaciales entonces los arreglos espaciales de los parches y poblaciones se tornan en elementos críticos. Otras consideraciones a través de las cuales se argumenta la falta de estructuralidad del modelo de Levins son la Asunción de igualdad de tamaño y calidad para todos los parches y su total soslayamiento de las dinámicas locales al asumir que la emigración y la inmigración no tienen efecto sobre las dinámicas locales. Las condiciones indiscutibles que permiten referirse a una Metapoblación son, según Hanski (1996), poblaciones espacialmente estructuradas dentro de ensamblajes de poblaciones locales reproductivamente activas que tienen algún efecto sobre las demás poblaciones locales, incluyendo la posibilidad de restablecimiento de las poblaciones después de la extinción. En un sentido amplio el enfoque metapoblacional es una aproximación autoecológica. Una Metapoblación se distingue de otros tipos de poblaciones en función de la tasa de dispersión de la especie que la conforme. Si la tasa es muy alta, entonces los individuos que viven en parches separados forman una población. Por el contrario, si la dispersión es muy baja cada parche representa una población distinta y separada. Con tasas intermedias de dispersión se tiene una metapoblación.

El crecimiento o declinación de las poblaciones locales es consecuencia de la reproducción, la muerte, la emigración y la inmigración. Por su parte los parches pueden cambiar en tamaño y calidad, pueden destruirse, pero también pueden crearse nuevos parches. Gylleberg, Haskin & Hastings (1997) presentan una secuencia de los pasos que se deben seguir para modelar los procesos locales. Lógicamente, en primer lugar se debe identificar la entidad básica local y escoger las variables que describan los estados locales. Estas últimas son el crecimiento, la migración, la extinción y la colonización. Los procesos que deben ser modelados son (1) la manera como la densidad de recursos y el área del parche están cambiando, (2) el crecimiento poblacional local, (3) la extinción y la destrucción de parches y (4) la colonización, formación de parches y producción de dispersadores. El modelamiento de los anteriores procesos tiene que describir su nivel de dependencia del estado local y del estado ambiental.

Entre las varias aproximaciones de modelamiento para el estudio de las dinámicas de las metapoblaciones se incluyen modelos predictivos que responden a preguntas de tipo cuantitativo acerca de sus dinámicas y su persistencia. En tales modelos el espacio no está explícitamente considerado pero si lo está la distribución de los tamaños de poblaciones. Una aproximación complementaria es el estudio de las consecuencias locales de la migración y de las dinámicas de las metapoblaciones usando diferencias de los modelos de las ecuaciones. Otra aproximación de modelamiento, llamada modelo de la función de incidencia, es un tipo de modelo interactivo de sistemas de partículas, con espaciado irregular de celdas y por lo tanto de poblaciones locales, con diferencias en los tamaños de las poblaciones que afecta las probabilidades de extinción y colonización, y con una regla biológicamente justificada de colonización.

2.4 Tipos de Metapoblaciones y extinciones

El concepto metapoblacional y, en consecuencia, toda la teoría que se desprende de él, se basa en el hecho de que las extinciones locales ocurren y por tanto ocurre migración para permitir la recolonización.

Las causas que han producido estas extinciones pueden ser de tipo estocástico (debidas al azar) o de naturaleza determinística:

- **Extinciones estocásticas:** tienen que ver con tres tipos fundamentales de procesos azarosos:
 - Aquellos que ocurren a nivel ambiental tales como las condiciones climáticas, las heladas severas, las tormentas, los incendios, etc.
 - Los que tienen lugar a nivel de la dinámica interna de las poblaciones locales (estocasticidad demográfica, dada por variaciones aleatorias en el orden y magnitud de los nacimientos y muertes de individuos)
 - Los que tienen que ver con las características génicas de las poblaciones (estocasticidad genética, en donde los procesos de deriva génica pueden provocar pérdida de variabilidad genética y depresión endogámica y llevar a una población a la extinción).
- **Extinciones determinísticas:** son las ocasionadas por procesos no azarosos. También parecen ser relativamente frecuentes. Estas ocurren como producto de cambios direccionales en las condiciones del medio que poco a poco provocan que el parche ocupado por una especie se transforme en un sitio inhabitable.
 - Esto ocurre, por ejemplo, en los habitats de carácter efímero o temporal, tales como una fruta que cae al suelo en un bosque y se convierte en un parche susceptible de ser colonizado por larvas de insectos, hongos, etc., pero que a la larga desaparecerá.
 - Otro tipo de extinciones determinísticas son las que se dan en especies que ocupan habitats sucesionales tempranos dentro de algunas comunidades. Por ejemplo, muchas especies de plantas colonizan los claros que se forman en los bosques cuando ocurre una pequeña perturbación, como la caída de un árbol o una rama grande; estos claros se convierten en parches que pueden ser colonizados por especies de plantas que requieren de este tipo de condiciones ambientales para establecerse, sin embargo, al irse cerrando el claro a causa de la vegetación adyacente (sucesión secundaria), el parche se convierte poco a poco en un sitio inhabitable y la población local que lo haya ocupado estará destinada a la extinción.

Basada en la relevancia a nivel regional de los procesos de colonización-extinción para diferentes especies, Harrison propone la existencia de cuatro tipos de metapoblaciones:

- **Metapoblaciones tipo isla-continente.** Son aquellas en las que existe una población grande que funciona como la fuente principal de colonizadores de los parches pequeños cercanos a ella. En este tipo de metapoblaciones las extinciones se dan únicamente en las poblaciones pequeñas (“islas”), mientras que la población grande (“continente”) es prácticamente inmune a la extinción. Consecuentemente, si existe una dinámica de colonización-extinción, pero esta no determina la permanencia de la especie a nivel regional. Este tipo de metapoblaciones se han observado en algunas especies de mariposas.
- **Metapoblaciones tipo mosaico.** Son aquellas en las que la especie presenta, en efecto, una distribución a manera de parches discretos, pero entre los cuales la

migración de individuos es tan generalizada que no se puede considerar a cada parche como una población local relativamente independiente. El conjunto de parches forma, en realidad, una entidad demográfica única e integrada y el alcance tan generalizado de la migración no permite la extinción. Algunas especies sucesionales, como las que se describen en el párrafo anterior, parecen tener este tipo de estructura metapoblacional.

- **Metapoblaciones no equilibradas.** Muchas especies que originalmente no presentaban una estructura metapoblacional se han visto recluidas, en las últimas décadas, a pequeños fragmentos de hábitat natural rodeados de ambientes alterados, como los campos de cultivo o los pastizales de uso ganadero. Estas especies presentan ahora muchas de las características propias de las metapoblaciones, tales como la existencia de parches colonizables rodeados de una matriz de hábitat no colonizable y la alta ocurrencia de extinciones locales. Sin embargo, la re-colonización de los parches vacantes se ve limitada por la baja capacidad de migración de los individuos, y por lo tanto, la tasa de extinción excede a la tasa de colonización. Así, este tipo de metapoblaciones se presentan en el contexto de una disminución generalizada en la abundancia de muchas especies, determinada por el deterioro paulatino del hábitat. Muchas especies de mamíferos grandes, como algunos felinos y osos, presentan este tipo de metapoblaciones.
- **Metapoblaciones clásicas.** Son aquellas que se acercan en mayor medida a la idea de metapoblación propuesta en el modelo original de Levins. En estos sistemas existe un balance real entre colonizaciones y extinciones, que es lo que determina la permanencia de la especie a nivel regional. Se han documentado muy pocos casos que cumplan estrictamente con estas características; uno de los más notables corresponde a un sistema de charcas que son colonizadas por una especie de rana y en donde son frecuentes tanto la extinción de poblaciones locales como la formación de poblaciones nuevas.

3 Metapoblaciones y conservación

3.1 Introducción. Contexto histórico.

El concepto metapoblacional propuesto por Levins no tuvo mucho eco en la comunidad de ecólogos en su momento, sino que paso prácticamente inadvertido hasta ya bien entrada la década de los ochenta, cuando se retomó y se comenzó a elaborar poco a poco para dar paso a la actual teoría metapoblacional. Los temas de interés entre los ecólogos poblacionales de los setenta eran hasta cierto punto distintos de los que ahora constituyen el foco de atención de los ecólogos contemporáneos, y la visión de Levins no adquirió la generalidad necesaria como para llamar la atención en un círculo amplio de investigadores. En contraste, uno de los temas de vanguardia de la ecología contemporánea es precisamente la dinámica y la estructura espacial de los sistemas ecológicos. Es quizás por esta razón que la teoría metapoblacional parece haber encontrado su nicho natural en la ecología moderna, al ofrecer una visión particular de la dinámica espacial entre grupos de organismos de la misma especie. La teoría metapoblacional actual va incluso más allá del nivel exclusivamente uni-específico y aborda el área de las interacciones ecológicas, como la competencia y la depredación, planteando la forma en la que ciertos sistemas de pares de especies (competidoras y depredador-presa) pueden coexistir en equilibrio gracias a la existencia de estructuras metapoblacionales.

Sin embargo, más que en el ámbito de la ecología tradicional, la teoría metapoblacional ha tenido un impacto importante en el área de la biología de la conservación. Quizás el auge de esta disciplina en tiempos recientes es otra de las razones que han determinado el resurgimiento de la teoría metapoblacional. Un hecho que bien da cuenta de que esta asociación entre la biología de la conservación y la teoría metapoblacional es que esta última aborda formalmente el tema de la extinción; además, al analizar la dinámica espacial de especies de interés particular, ofrece una serie de criterios ecológicos sólidos para apoyar el diseño de reservas, corredores ecológicos, áreas protegidas y demás.

Respecto de este último punto, es interesante notar que durante la década de los setenta el paradigma de la biología de la conservación, sobretudo en lo referente al diseño de reservas, fue la teoría de biogeografía de islas, planteada por MacArthur y Wilson en 1967, mientras que ahora es la teoría metapoblacional la que generalmente se invoca para ofrecer criterios ecológicos en la toma de decisiones sobre áreas protegidas. Para entender las causas que han determinado este cambio de paradigmas es necesario analizar la contribución de cada una de estas teorías a la biología de la conservación.

3.1.1 Teoría biogeografía de islas-teoría metapoblacional

Como ya se ha comentado en párrafos anteriores, el enfoque metapoblacional desplazó en gran proporción al paradigma de la Teoría Biogeográfica de Islas dentro de la biología de la conservación. Por esa razón bien vale la pena establecer un paralelo entre los dos enfoques.

La Teoría Biogeográfica de Islas desarrollada por MacArthur y Wilson en 1963 representa una dinámica de la naturaleza fácilmente comprensible debido a que la divide

en pequeñas unidades. Estas unidades pueden ser "islas reales" o hábitats de islas que son fragmentos rodeados de hábitats marcadamente diferentes (Wilson & Bosseert, 1971). Para ilustrar la Teoría, Wilson (1992) plantea el caso de una isla recién formada aún carente de vida. Al principio se observa una tasa alta de especies que llegan a la isla, pero en la medida en que esta se va llenando con más especies empieza a bajar la tasa de llegada de especies nuevas. Simultáneamente, debido a la competencia por espacio y recursos, aumenta la tasa de extinción en la isla. La base de la Teoría es el balance entre la inmigración y la extinción. Esto significa que con el tiempo, la tasa de extinción de especies acabará por igualar la tasa de inmigración de nuevas especies a la isla (Wilson, 1994). La teoría postula la riqueza de especies en cada isla como un equilibrio dinámico mantenido por la continua inmigración de todas las especies y balanceado por la sobreviviente extinción local en la isla, principalmente como consecuencia de estocasticidad demográfica y genética (Hanski & Simberloff, 1997).

Los anteriores elementos son compartidos por los modelos metapoblacionales. En ambos casos la naturaleza está dividida en entidades discretas y se presenta movimiento de los individuos entre poblaciones locales relativamente inestables. La mayor diferencia radica en el enfoque sinecológico de la biogeografía de islas frente a la visión autoecológica de las metapoblaciones, es decir, que la teoría de la biogeografía de islas trata sobre comunidades y no sobre poblaciones de especies individuales como si lo hacen las metapoblaciones.

La estadística primordial de la Teoría Biogeográfica de Islas es la riqueza de especies y fundamentalmente se responde a preguntas acerca del número de especies y las tasas de inmigración y colonización en esas islas. Por el contrario los modelos metapoblacionales, aun aquellos en los cuales los diferentes sitios y las poblaciones locales no están explícitamente modelados, se centran en la metapoblación entera de una o dos especies usando estadísticas como el número de sitios ocupados. La pregunta crítica en ambas aproximaciones es cuánto movimiento hay entre sitios para que el modelo pueda ser útil. Para las metapoblaciones, como ya se mencionó párrafos arriba, la cuestión a observar es la frecuencia del movimiento. Si este es muy frecuente entonces se puede estar tratando con una única población antes que con una metapoblación. Esto parece ser cierto aun en los casos en los cuales la población es tan grande que los individuos solo están interactuando con sus vecinos. Para los modelos biogeográficos el argumento es si los grupos de individuos coespecíficos en un grupo de islas son poblaciones separadas o simplemente partes parciales de poblaciones de un rango más amplio.

El paradigma ha cambiado porque los biólogos de la conservación y los ecologistas han cambiado la manera de concebir la naturaleza. La actual concepción ya no es de un mundo equilibrado sino de uno en no-equilibrio. Por su puesto la Teoría Biogeográfica de Islas es dinámica, pero su énfasis está en el equilibrio de la riqueza de especies, de ahí que se le nombre "teoría del equilibrio"; incluso las tasas de inmigración y extinción se consideran constantes. Es importante entender que en ninguna de las dos teorías existe equilibrio al nivel poblacional. Sin embargo, la Teoría Biogeográfica de Islas ignora los cambios en las presencias y ausencias de especies individuales y se centraliza en los patrones de equilibrio de riqueza de especies. Una diferencia crítica entre los modelos de MacArthur y Wilson (1967) y Levins (1969a) es la presencia de una a población continental en esta última.

La primera regla del diseño de refugios expresa las relaciones área-especie como un mandato para los planificadores de la conservación. Por esta razón las reglas y la teoría fueron utilizadas para argumentar la necesidad de grandes refugios. Igualmente se considera que bajas tasas de extinción en refugios pequeños inevitablemente reflejan su pauperización. En la medida en que la estocasticidad ambiental y las catástrofes extinguen pequeña poblaciones, los modelamientos matemáticos sugieren que aun las poblaciones de refugios enormes podrían estar sujetas al colapso. Las ideas de las metapoblaciones han adquirido gran boga en la biología de la conservación al punto que ya existen numerosas estrategias de conservación explícitamente basadas en modelos metapoblacionales. El efecto general ha sido prestarle atención a los paisajes y a las redes, en oposición a las reservas individuales aisladas de la Teoría Biogeográfica de Islas. Aun si no existieran interacciones significantes entre poblaciones en diferentes refugios, sería conveniente tener múltiples refugios simples como seguro contra catástrofes locales.

3.2 Dinámica de las metapoblaciones

La manera como una especie persiste en paisajes fragmentados dentro del modelo metapoblacional clásico es la pregunta fundamental de la dinámica de las metapoblaciones. Otras respuestas necesarias son la mínima cantidad de hábitats aptos necesario para la supervivencia, cuál es el mínimo tamaño viable de la población (*MVP*) y que tan comunes son las metapoblaciones en no-equilibrio en donde las tasas de extinción y recolonización no se encuentran en balance.

Este MVP es un concepto ampliamente aceptado en la biología de poblaciones y de la conservación (Hanski, 1997). El MVP es un estimador del número mínimo de individuos de la población que tienen posibilidades de supervivencia durante un período relativamente largo de tiempo. En los modelos metapoblacionales del tipo Levins un concepto análogo es el mínimo tamaño viable de la metapoblación (*MVM*). El MVM se refiere al mínimo número de poblaciones locales interactuantes necesarias para la persistencia a largo plazo de la metapoblación. Adicionalmente a este estimador, también se considera la mínima cantidad de hábitats aptos necesarios para la persistencia de la metapoblación (*MASH*).

El concepto de MVM involucra tanto el número viable de poblaciones como la disponibilidad de parches de hábitat apropiados. Los intentos de obtener estos modelos son "importunados" por supuestos que son de difícil verificación y por datos que son igualmente difíciles de obtener. Estos son problemas que se presentan con todos los modelos poblacionales que intentan predicciones cuantitativas y los problemas se vuelven aun más severos con modelos espacialmente *realísticos* que podrían guiar planes específicos de manejo. Una aproximación más constructiva y menos controversial al usar los modelos metapoblacionales es definir escenarios alternativos de cambios del paisaje en términos de la persistencia de una especie de interés. El problema está en que las predicciones a largo término acerca de la persistencia de las (meta) poblaciones en un mundo rápidamente cambiante son prácticamente irrealizables.

Una pregunta crítica es si la remoción entera de un gran hábitat de parche es más detrimental para la metapoblación que la reducción de áreas de muchos parches. Las

predicciones sobre el desempeño relativo de una especie determinada en un fragmento particular de paisajes basados en modelos espaciales realísticos es una importante contribución de la teoría de las metapoblaciones para dar respuestas a este tipo de preguntas cruciales. Existen dos razones para esperar que los últimos tipos de predicciones sean más útiles que las reglas biográficas de islas para el diseño de refugios:

- En primer lugar la estaticidad de las reglas del diseño de refugio. Por ejemplo, el concepto fundamental en la regla es la relación área-especie, la cual es vista en las aplicaciones como el promedio de un número determinado de especies en un área determinada. En contraste los predictores de la metapoblación explícitamente se dirigen a las dinámicas de la supervivencia de especies.
- Segundo, las reglas del diseño de los refugios contrasta con las alternativas fijadas, mientras que los modelos metapoblacionales espacialmente realísticos prácticamente fuerzan a comparar paisajes fragmentados específicos.

Si una especie está estructurada como *una metapoblación de isla-continente* (Levitt-Boorman), el cambio en el número poblacional en la periferia de la "isla poblacional" puede ser irrelevante para la persistencia de la metapoblación en conjunto aunque lo sea para la persistencia de la población en la periferia. Los modelos metapoblacionales tienden a enfatizar en la conectividad entre *parches* de hábitats y no en *corredores*. Una regla del diseño de refugios asociado con la teoría biogeográfica de islas, es que un grupo de refugios conectados por corredores contendrá mas especies que un grupo idéntico sin corredores. En la formulación original de esta regla el interés radicaba en la estadística al nivel de la comunidad, la riqueza de especies y los corredores. Los corredores se asumieron para incrementar la riqueza de especies incrementando la tasa de inmigración. Sin embargo, existe una crítica frente a los corredores. Para la mayoría de los sistemas de corredores propuestos existe escasa evidencia de que puedan ser usados para el movimiento o que puedan prevenir la extinción. Además las inversiones en corredores pueden ser costosas y algunos casos pueden no servir para proteger poblaciones particulares que requieran de un refugio específico que no hace parte de la red.

Algunas metapoblaciones en paisajes fragmentados por el hombre pueden representar momentáneas situaciones de desequilibrio en las cuales poblaciones continuas fueron divididas en pequeñas unidades, con lo cual se presentaron subsecuentes extinciones locales pero en donde no se crearon metapoblaciones funcionales, sino simplemente ensamblajes de poblaciones conjuntamente, declinando a una lenta extinción. Parece ser que durante ciertas fases de casi toda extinción gradual aparecen situaciones de *metapoblaciones en desequilibrio*. Aun en estos casos entender las dinámicas corrientes podrían ayudar al mantenimiento de las especies en un paisaje alterado.

Recurrentemente se ha dicho en este escrito que en la conservación tradicional se considera mejor el mantenimiento de una única población grande. Sin embargo si se dejan muchas poblaciones pequeñas sus interacciones pueden ser cruciales para la supervivencia. Datos sobre fuentes y vertederos en las metapoblaciones fuente-vertedero pueden también ser claves para el mantenimiento de una especie. Una preocupación particular acerca de las metapoblaciones en desequilibrio en paisajes que se están fragmentando radica en la dificultad de reconocerlas como tales, con lo cual se corre el riesgo de concluir incorrectamente la habilidad que tiene una especie de persistir en un paisaje.

El enfoque metapoblacional considera que la *ecología* y la *genética* de una población son producto de las dinámicas y de los procesos regionales de migración, extinción y colonización. La teoría metapoblacional convencional involucra especies con frecuente renovación poblacional, migración limitada y extinción al azar, sin embargo, algunos autores consideran como probable que las dinámicas metapoblacionales, definidas como el producto de las dinámicas locales y la dispersión, sean una característica de todas las especies

Los modelos teóricos metapoblacionales tienen tres elementos críticos:

- En primer lugar las metapoblaciones consistirán de un *mosaico cambiante* de poblaciones locales ligadas a través de la migración con tan sólo una fracción de los hábitats de parches disponibles que están ocupados en determinado momento.
- En segundo término, existe un umbral numérico de los hábitats disponibles por debajo de los cuales las especies no pueden persistir porque la extinción excede a la colonización.
- Por último, el antagonismo entre las fuerzas selectivas actuando durante la recolonización y el crecimiento poblacional pueden influenciar la evolución de los rasgos fenotípicos.

3.2.1 Dinámica de metapoblaciones en el Matorral de Florida: el caso de *Polygonella basiramia*.

El Matorral de Florida es una asociación vegetal xérica que se encuentra principalmente en una serie de elevaciones que forman el sistema de paleodunas del centro de Florida. Las comunidades de este Matorral tienen una estructura y distribución heterogénea debido a la existencia discontinua de fuegos, suelos y topografía. La fase del Matorral de *Ceratiola ericoides* o romero de Florida es una de estas comunidades. Tiene distribución discontinua, se caracteriza por un régimen de incendios con frecuencias entre 20-60 años y se encuentra en áreas de arenas blancas con muy buen drenaje, habitualmente en los puntos más altos del relieve. La vegetación dominante son los arbustos, formada principalmente por *Ceratiola ericoides* con parches entremezclados de encinos enanos (*Quercus* spp.) y palmetos (*Serenoa repens* y *Sabal etonia*). El pino de las arenas (*Pinus clausa*), si está presente, lo hace de manera dispersa. El matorral de romero es estructuralmente único porque dentro de la comunidad existen áreas abiertas o claros de arenas blancas que mantienen hierbas endémicas intolerantes al fuego y que dependen de estos claros para su persistencia (especialistas en claros). Conforme pasa el tiempo desde el último incendio, las áreas abiertas se reducen por la expansión de los arbustos y líquenes en las orillas de los claros (Hawkes y Menges 1996), y disminuye la calidad de estos micrositios para los especialistas de los claros (Quintana-Ascencio y Menges 2000). La distribución del Matorral de *Ceratiola* en parches y su fuerte dependencia al disturbio hacen de él un sistema excelente para la aplicación de la teoría de metapoblaciones a plantas (Quintana-Ascencio y Menges 1996), siendo ésta un área de investigación que, hasta recientemente, ha incluido pocos estudios empíricos (Husband y Barrett 1996).

La *Polygonella basiramia* (Small) Nesom & Bates (Polygonaceae), comúnmente conocida como tufed wireweed o Florida jointweed, tiene numerosas características que

la hacen un excelente elección para estudios de metapoblaciones. Es una perenne de vida corta que, con frecuencia, se reproduce durante su segundo año. La brevedad de su vida brinda mayores oportunidades de observar eventos de extinción y colonización en unos pocos años. Regionalmente tiene una distribución restringida. Localmente se encuentra principalmente en claros dentro de parches de Matorral de Ceratiola. Esta especie depende del fuego para mantener su hábitat abierto, pero no sobrevive el fuego y requiere para su recuperación de la recolonización desde subpoblaciones cercanas. Las semillas son pequeñas (2 mm) y no parecen presentar adaptaciones específicas para dispersión. Carece de un banco de semillas persistente que pueda oscurecer la dinámica de colonización, característica importante que coloca a esta especie aparte de la mayoría de las plantas estudiadas en el contexto de metapoblaciones.

La estructura espacial del hábitat de *Polygonella basiramia* (claros de arenas blancas en el Matorral de Ceratiola) es muy parcheado (Figura 1). Los claros que presentan las poblaciones locales de esta especie tienen tamaños y formas variables (de 2,3 m² a 525 m²). Consistente con la teoría de metapoblaciones, las probabilidades de extinción y colonización y la probabilidad de ocurrencia de *Polygonella basiramia* se asocian con las propiedades de los claros (área y aislamiento). La probabilidad de ocurrencia se incrementa en claros grandes y agregados. Así, las poblaciones locales que ocupan claros pequeños tienen mayores probabilidades de sufrir extinción que aquellas que ocupan claros más grandes. La probabilidad de que un claro desocupado sea colonizado disminuye con el aislamiento de éste de otros claros ocupados (fuentes potenciales de semillas). Dado que estos resultados derivan directamente de la teoría de metapoblaciones, podremos construir modelos para simular la dinámica de metapoblaciones y predecir la probabilidad de que la *Polygonella basiramia* persista en el Matorral de Florida bajo regímenes de incendio diferentes.

3.3 Aplicaciones

Como herramienta de gestión y conservación de poblaciones y especies, los modelos metapoblacionales son muy útiles ya que permiten abordar el estudio de cada subpoblación por separado, lo cual es importante porque muchas actividades antropicas afectan de manera diferente a cada población local. A continuación se describen algunas estrategias de conservación de especies en las que los modelos de metapoblación constituyen buenas herramientas de gestión.

3.3.1 Reintroducción, translocación y refuerzo

Según la UICN la **reintroducción** es el traslado de un organismo a una fracción del territorio que constituye su hábitat y del que ha desaparecido, ya sea por causas naturales o antropicas, El objetivo de la reintroducción es el establecimiento de una población viable y autosuficiente en un área que había sido previamente ocupada por la especie. Hay que distinguir reintroducción de **translocación**, que es el movimiento de individuos de una fracción del territorio a otra, sin que necesariamente haya tenido que desaparecer de ninguno de ellas (Akçakaya et al. 1997). El objetivo de la translocación es el **refuerzo** de una población para que esta sea viable, p.e. para evitar un cuello de botella.

Varios autores han planteado que las migraciones entre especies locales son mejores para mantener la variación genética con respecto a una única población grande. Esencialmente esto se debe a que la deriva tiene más posibilidad de fijar diferentes alelos en diferentes poblaciones. Este hecho por si mismo es una justificación de peso para considerar a las metapoblaciones como una útil herramienta en la conservación. La razón es obvia, poblaciones con una estrecha base genética están más propensas a la desaparición. La tarea de comprender estas dinámicas cuando se consideran las extinciones y las recolonizaciones locales no resulta fácil y por esto se han destinado grandes esfuerzos al modelamiento de la manera como los cambios poblacionales afectan el mantenimiento de la diversidad genética en las metapoblaciones.

Es interesante plantearse preguntas del tipo:

- ¿Qué es mejor, reintroducir 100 individuos en un solo parche o 50 en dos parches?
- ¿Cuántos individuos translocar o reintroducir para conseguir una población viable?

Las reintroducciones son estrategias arriesgadas. Hay varias razones por las que una reintroducción puede fracasar:

- Desconocimiento de la ecología de la especie
- Degradación del hábitat original de la especie
- Procedencia de los individuos reintroducidos (criados en cautividad o no)
- Falta de seguimiento de las poblaciones una vez hecha la reintroducción.

El diseño del programa de reintroducción es también importante. Es necesario tener en cuenta factores como el número de individuos, la proporción de sexos, la composición por edades y la estructura social de los individuos reintroducidos.

3.3.2 Corredores ecológicos

La dispersión entre poblaciones también puede favorecerse mediante el diseño de corredores ecológicos, que son franjas lineales de hábitat que conectan parches entre si. Los corredores pueden aumentar la tasa de dispersión de algunas especies, pero, como ya vimos anteriormente, también existen muchas críticas hacia estos corredores en cuanto a su eficiencia, e incluso pueden actuar como barreras para otras especies o como vectores de dispersión de elementos patógenos.

Cuando se diseña el corredor es importante conseguir que la especie no lo considere como un hábitat permanente, ya que el efecto borde en estas zonas es muy grande (Meffe et al. 1997)

3.3.3 Diseño de reservas

En el diseño de reservas naturales el modelo de metapoblaciones puede ser de utilidad a la hora, por ejemplo, de seleccionar las localidades que son mas propicias para la conservación de una especie determinada. Una pregunta controvertida que ha causado gran polémica en el diseño de reservas naturales hace referencia a la distribución del área a proteger: ¿Qué es mejor, conservar varias localidades pequeñas o una única localidad grande? (lo que se conoce en ingles por el acrónimo SLOSS: Single large or several small).

Por un lado varias localidades pequeñas pueden disminuir el riesgo de extinción si la tasa de dispersión entre parches es bastante alta y el grado de correlación espacial de las localidades bajo, aunque si es muy bajo las fluctuaciones ambientales afectarían por igual a todas las poblaciones favoreciendo la extinción de la especie, como ocurre con una única gran población. Comparada con una población grande cada una de las localidades más pequeñas es más vulnerable a la estocasticidad ambiental.

Como se ve, no existe una solución única a este dilema, y la respuesta dependerá no solo de la tasa de dispersión de la especie y del grado de correlación entre las localidades, sino también de otros aspectos como la capacidad de carga de los parches, la tasa de crecimiento de la población, tamaño y número de poblaciones, etc. El uso de modelos de metapoblaciones permite encontrar una solución óptima en casos concretos y evaluar diferentes opciones en el diseño de reservas naturales.

3.4 Consideraciones al aplicar la teoría metapoblacional en conservación.

Tanto para las metapoblaciones como para la biogeografía de islas es necesario que nunca se asuma completamente un modelo u otro sin los conocimientos empíricos necesarios sobre la estructura poblacional de la especie, pues las consecuencias pueden ser muy dispares entre asumir un modelo u otro. Se ha sugerido que especies de cuerpo pequeño, ciclos de vida cortos, alta tasa reproductiva y hábitat altamente específico típicamente constituyen un *modelo de Levins*. Aun no es posible hacer generalizaciones muy amplias debido a que son pocos los datos que verdaderamente demuestran la existencia de metapoblaciones clásicas. El ecólogo Paul R. Ehrlich estudió la dinámica de poblaciones utilizando como modelo utilizando a la mariposa *Euphydryas editha*, en sus estudios llegó a la conclusión de que esta y otras especies similares pueden tener una distribución espacial distribuida, o lo que es lo mismo, los individuos pueden organizarse en grupos que viven en áreas aisladas con una dinámica de población en cada área independiente aunque están conectadas por eventuales migraciones. El ecólogo finlandés Ikka Hanski estudió metapoblaciones de la especie *Melitaea cinxia*. En general, la dinámica de estas metapoblaciones se centra en que existen áreas desocupadas y que las poblaciones promedio son del orden de 400 individuos, las poblaciones locales están relacionadas por la migración ocasional de individuos que ocupan áreas libres o se unen a otras subpoblaciones. La dinámica de las subpoblaciones es relativamente independiente, por lo que la extinción de la especie en un fragmento del espacio es compensada por la colonización de otras zonas a la recolonización, esto hace que la migración de individuos entre los fragmentos no muy distantes entre sí sea un vehículo para el mantenimiento de la metapoblación en el tiempo. Otro ejemplo es la rana de piscina (*Rana lessonae*) en Suecia.

En tales casos es crucial el entendimiento de las dinámicas metapoblacionales para la conservación efectiva. Se requiere de investigación sobre la existencia local y sobre las tasas de migración y de la manera como estas son afectadas por el tamaño del parche y el aislamiento.

El mantenimiento de la metapoblación puede ser crucial para un limitado rango de especies probablemente dominadas por aquellas características de hábitats sucesionales. Se ha sugerido que las especies que más convincentemente conforman un modelo a lo Levins ocupan hábitats que inevitablemente cambian en la sucesión. Para muchas de estas especies la extinción de poblaciones locales es determinística antes que

estocástica. En el escenario de Levins en general podría ser fatal restringir las medidas de conservación solamente los sitios ocupados. Una visión estática y no-metapoblacional de la naturaleza no hubiera podido haber llevado al reconocimiento de la importancia de los parches corrientemente desocupados.

4 Conclusión

Una vez expuesta la importancia de la teoría metapoblacional en ecología de la conservación también veo necesaria la necesidad de destacar que los modelos metapoblacionales, aun existiendo en la naturaleza, en muy pocos casos pueden aplicarse a la realidad siguiendo las pautas del modelo clásico de Levins.

Además es muy costoso cuantificar los movimientos entre poblaciones locales en una especie, las migraciones, y son un punto clave en la teoría metapoblacional, lo que dificulta su comprobación.

Esta falta de experiencias reales que cumplan con los principios de la teoría hace que ciertos autores la critiquen en cuanto a su rigidez o incluso la rechacen.

Ante esto, mi opinión personal es que aunque la teoría casi nunca puede aplicarse por completo según la concibió Levins, en la naturaleza es evidente que existen poblaciones locales con tendencia a la extinción, y que por tanto para compensar esta extinción debe ocurrir la migración de esta población hacia nuevas zonas donde extraer recursos para que la población no se extinga a *nivel regional*.

Este enfoque creo que es de vital importancia para comprender la dinámica de muchas poblaciones y mediante su modelación poder simplificar la realidad.

Además la teoría es aplicable a ciertas situaciones que no cumplen estrictamente con el modelo metapoblacional clásico, como por ejemplo el caso de hábitats fragmentados por la acción del hombre, pero que cumplen con la raíz de la teoría y por tanto aplicando el enfoque metapoblacional pueden tomarse medidas para la conservación de esas especies cuya comprensión no podría existir desde un enfoque poblacional. Este es el caso por ejemplo del lince ibérico, en cuyas medidas de conservación deben tenerse en cuenta la creación de parches vacíos que reúnan las condiciones necesarias para que puedan ser colonizadas por la especie y compensar las extinciones locales.

Por tanto, cada vez que se crea que puede existir una tasa de migración a tener en cuenta en poblaciones de una especie puede ser enriquecedor observar la dinámica poblacional de esa especie desde el punto de vista metapoblacional.

5 Bibliografía

- BOYLE, O.D. 2003. La aplicación de la teoría de metapoblaciones para la conservación de plantas raras: el caso de *Polygonella basiramia* en el Matorral de Florida, Estados Unidos. Ecosistemas 2003/2 (URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/032/investigacion4.htm>)
- DUFRÊNE, M. 1998. Fragmentation et métapopulations. Dirección: <http://www.biol.ucl.ac.be/ecol/cours/biogeo/metapopulation.html>. (version 1.3 - 03/05/98 - © - modules du cours de biogéographie)
- GUTIERREZ, D. 2002. Metapoblaciones: un pilar básico en biología de conservación. Ecosistemas 2002/3 (URL: www.aeet.org/ecosistemas/investigacion3.htm).
- HANSKI, I, Metapopulation Ecology, Oxford University Press, Oxford, 1999 ISBN: 0198540655
- HANSKI, I. & SIMBERLOFF, D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In Hanski, I. A. and Gilpin, M.E. (eds) (1997). Metapopulation biology. Academic Press, San Diego.
- INTERNET: <http://www.helsinki.fi/science/metapop/>
- INTERNET: <http://www.hsph.harvard.edu/facres/lvns.html>
- INTERNET: <http://orbita.starmedia.com/aldocova/metapo.htm>
- PRIMACK, R. B. 1985. Introducción a la biología de la conservación.
- VALVERDE, M. T. 1999. Las metapoblaciones en la naturaleza, ¿realidad o fantasía?. *Ciencias*, Enero-Marzo: 53-63.

