

Capítulo 3

Demografía

Conceptos clave:

La población como unidad de estudio.

Párametros poblacionales básicos que determinan la densidad poblacional: Natalidad, mortalidad, inmigración y emigración.

Conceptos y métodos en demografía: Estadísticas vitales y tablas de vida.

Tasas reproductivas: R_0 , λ y r .

3.1. Introducción

Hasta ahora hablamos de la distribución geográfica de las poblaciones y especies y de sus posibles determinantes: qué determina que una población o especie esté en ciertos lugares y no en otros. En este capítulo y en los que siguen, en cambio, enfocaremos nuestra atención en lo que les pasa a las poblaciones localmente: qué determina su abundancia local.

Para responder la última pregunta, lo primero que debemos hacer es definir algunos conceptos demográficos esenciales. Eso es lo que realizaremos en este capítulo. Luego, con esas herramientas demográficas, en los capítulos siguientes estudiaremos los procesos ecológicos que influyen sobre los parámetros demográficos para determinar la dinámica espacial y temporal de las poblaciones.

La demografía es una disciplina científica definida como el estudio estadístico de las poblaciones y subpoblaciones. En este capítulo introduciremos a la población como unidad de estudio, definiremos los cuatro parámetros poblacionales básicos que determinan la densidad poblacional (natalidad, mortalidad, inmigración y emigración), estudiaremos los métodos utilizados para estimar estos parámetros, conoceremos los métodos utilizados en demografía para realizar las llamadas "estadísticas vitales", y definiremos las tasas reproductivas que determinan la dinámica poblacional.

3.2. La población como objeto de estudio

Una población es un grupo de organismos de la misma especie que ocupan un espacio particular en un momento particular. Gran parte de este curso de ecología estará centrado en la población como objeto de estudio. Una población está caracterizada por ciertos atributos como la densidad y la estructura de edades y de sexos.

La densidad de una población es el número de organismos por unidad de área o volumen. El número de organismos es relativamente fácil de contar cuando se trata de organismos unitarios, en los que los individuos son fácilmente identificables y tienen tamaños similares. Sin embargo, esto es más difícil cuando se trata de organismos modulares, en los que definir individuos suele ser difícil. En estos últimos casos, la densidad suele definirse en términos de cobertura (es decir, proporción promedio de una unidad de superficie ocupada por la población).

La densidad puede ser estimada en forma absoluta (el número de individuos por unidad de área) o en forma relativa (la diferencia en el número de organismos por unidad de área entre dos sitios). La densidad absoluta puede estimarse mediante conteos totales y muestreos con cuadratas para plantas o

Unitarios



Modulares

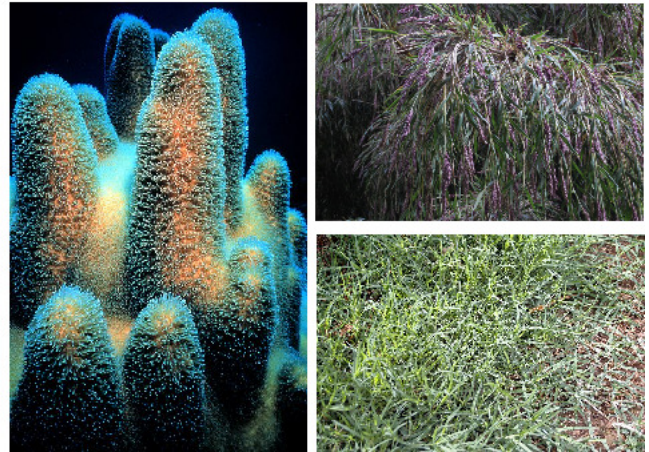


Figura 3.1: Ejemplos de organismos unitarios y modulares. Organismos unitarios (panel izquierdo): el abejorro *Bombus opiphex*; la mara o liebre patagónica, *Dolichotis patagonicus*; y el cactus columnar *Lovibia formosa*. Organismos modulares: el coral pilar, *Dendrogyra cylindricus*; la caña colihue, *Chusquea culeou*; y el pasto chipica, *Cynodon dactylon*.

captura-recaptura para animales. La densidad relativa puede estimarse mediante índices comparativos como la densidad de captura en trampas, de heces, de cantos y de nidos de animales y la cobertura de las plantas. La razón por la que los índices de densidad relativa no pueden usarse para estimar la densidad absoluta es que no sabemos la relación entre lo que se registra en el campo (los nidos, las heces, etc.) y la densidad de organismos que lo produce. Por ejemplo, si una zona de estudio tiene el doble de heces que otra, no podemos concluir que la densidad de la población en la primera zona es el doble que en la segunda, porque no sabemos si los animales son igualmente activos.

3.3. Procesos demográficos

La densidad de la población está determinada por cuatro procesos demográficos: natalidad, mortalidad, inmigración y emigración (Fig. 3.2). La natalidad es el número de nuevos organismos producidos por una hembra (nacimientos) por unidad de tiempo. La mortalidad es el número de organismos muertos por unidad de tiempo. La inmigración y la emigración es el movimiento dentro y fuera, respectivamente, de organismos de la población. De este modo, podemos describir los cambios en la densidad poblacional mediante la siguiente ecuación: $Densidad_{t+1} = Densidad_t + Natalidad - Mortalidad + Inmigración - Emigración$.

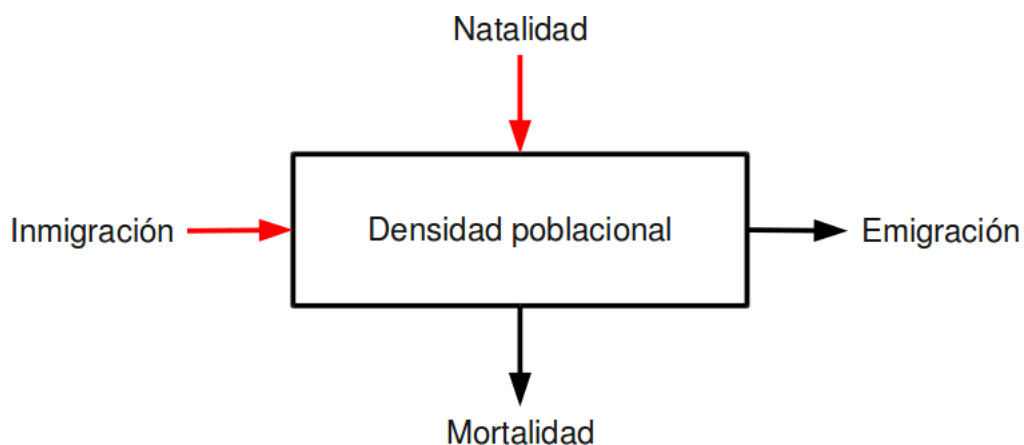


Figura 3.2: Los cuatro procesos demográficos que determinan la densidad poblacional.

El ciclo de vida más simple es uno que comienza con una fase juvenil no reproductiva, continúa con una fase intermedia reproductiva, y concluye con una etapa posreproductiva senescente que culmina en la muerte. Sin embargo, los organismos varían enormemente en términos de los procesos de natalidad y mortalidad. Algunos organismos, llamados semélparos, se reproducen una única vez en su vida; otros, llamados iteróparos, tienen múltiples eventos reproductivos durante su vida. Por otro lado, algunos organismos son anuales, completando su ciclo de vida dentro de un año; en cambio, otros organismos son más longevos, con un ciclo de vida que se extiende durante varios años (Fig. 3.3).

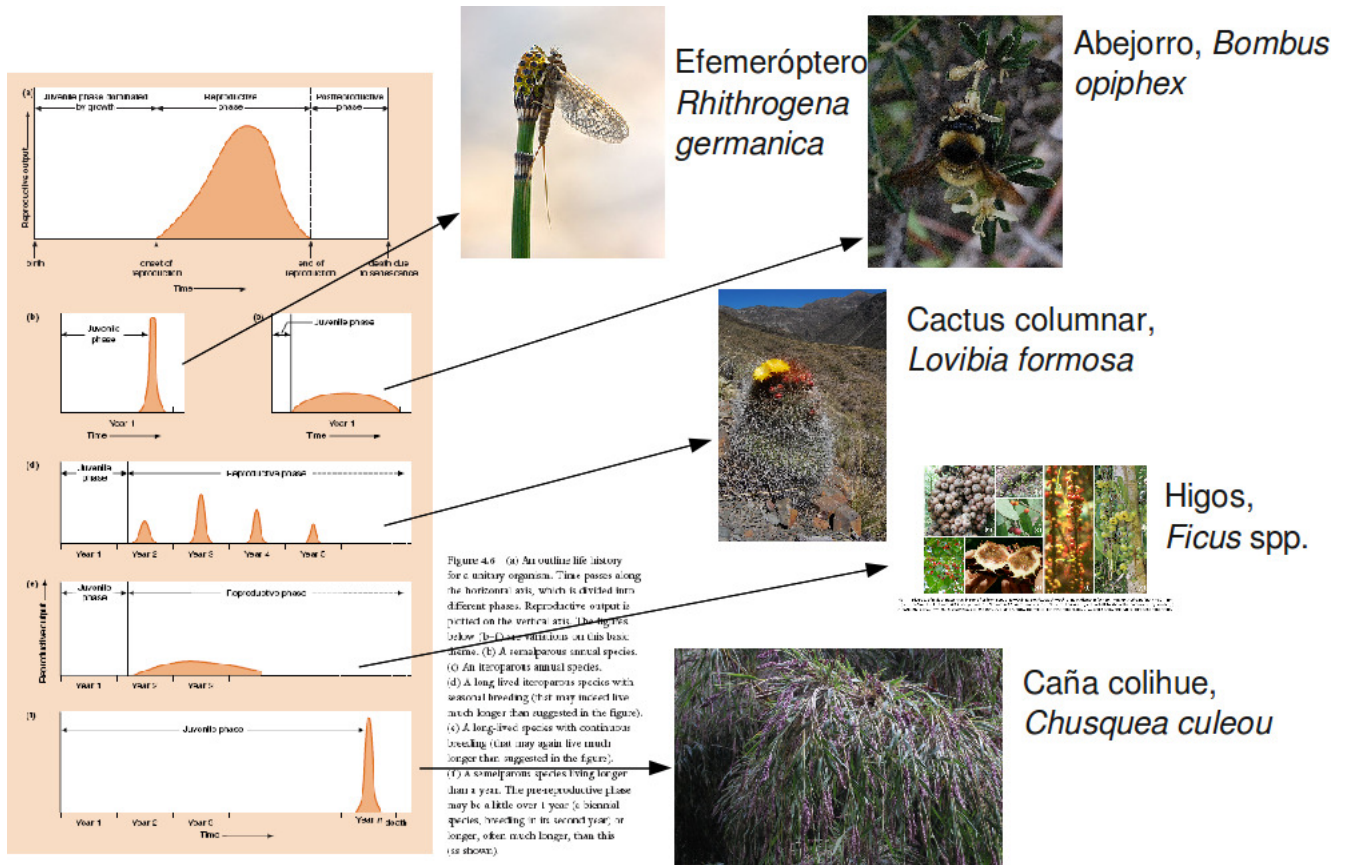


Figura 3.3: Ejemplos de ciclos de vida según la capacidad de reproducción de los organismos en un solo evento reproductivo (especies semélparas) o varios (iteróparas) y según su capacidad de completar su ciclo de vida en un año (anuales) o en varios (longevas).

3.4. Estadísticas vitales y tablas de vida

Las tablas de vida son un resumen de las tasas de mortalidad específicas a cada edad en una población. Pueden ser de dos tipos: de cohortes (u horizontales; Fig. 3.4), que consisten en un resumen la mortalidad de los individuos de un determinado grupo etario (cohorte); o estáticas (o verticales; Fig. 3.5), que infieren la mortalidad de cada clase de edad en base al número de individuos en cada clase en un momento determinado.

Las tablas de vida incluyen los siguientes componentes (columnas; Fig. 3.4: x , edad; n_x , número de individuos vivos en la población en la edad x , calculado como $n_{x+1} = n_x - d_x$; l_x : la proporción de individuos que sobrevive hasta la edad x , calculado como $l_x = n_x/n_0$; d_x , el número que muere en el intervalo etario $[x, x + 1]$, calculado como $d_x = n_x - n_{x+1}$; y q_x : la tasa per capita de mortalidad durante el intervalo $[x, x + 1]$, calculado como $q_x = d_x/n_x$.

La parte de la tabla de vida que se usa con mayor frecuencia es n_x , el número de individuos vivos en cada edad. Con esta información pueden construirse curvas de supervivencia, que dan una idea de la expectativa de vida de los individuos de una población. Estas curvas suelen ser clasificadas en tres

Table 8.3 Cohort life table for the song sparrow on Mandarte Island, British Columbia.^a

Age in years (x)	Observed no. of birds alive (n_x)	Proportion surviving at start of age interval x (l_x)	No. dying within age interval x to $x + 1$ (d_x)	Rate of mortality (q_x)
0	115	1.0	90	0.78
1	25	0.217	6	0.24
2	19	0.165	7	0.37
3	12	0.104	10	0.83
4	2	0.017	1	0.50
5	1	0.009	1	1.0
6	0	0.0	—	—

^a Males hatched in 1976 were followed from hatching until all had died six years later.

SOURCE: From Smith (1988).

Copyright © 2006 Pearson Education, Inc.

Figura 3.4: Tabla de vida de cohortes para el gorrión en la Isla de Mandarte, British Columbia, Canadá.

tipos: 1, con mortalidad baja y constante durante gran parte del ciclo de vida y gran mortalidad en las etapas tardías del ciclo de vida; 2, con mortalidad constante a lo largo del ciclo de vida; y 3, con gran mortalidad en las etapas tempranas del ciclo de vida y mortalidad baja y constante durante el resto del ciclo de vida (Fig. 3.6). El tipo 1 es característico de poblaciones humanas en países de desarrollados. El tipo 2 ocurre en muchas poblaciones de aves. El tipo 3 ocurre en muchas poblaciones de peces, invertebrados marinos y parásitos. Estas diferencias entre los tipos de curvas de supervivencia también pueden visualizarse en las curvas de d_x (Fig. 3.6).

Para construir una tabla de vida es necesario contar con datos sobre la mortalidad o supervivencia de una población. Lo ideal es contar con observaciones directas de supervivencia de los individuos de una población que se estudia en el tiempo; con estos datos es posible construir una tabla de vida de cohortes. Por ejemplo, en la zona intermareal de una región de Escocia Connell (1961) estudió los efectos de la competencia entre dos especies de balanos sobre supervivencia de una de estas especies, *Chthamalus stellatus*. Connell realizó muestreos periódicos sobre sus poblaciones de estudio; como los balanos son sésiles, la desaparición de un balano equivale a un evento de mortalidad. De este modo, Connell pudo construir curvas de supervivencia para sus poblaciones de estudio 3.7.

Si no se cuenta con observaciones directas de supervivencia, una alternativa es estimar de la edad de la muerte en organismos cuya morfología puede usarse para estimar la edad. Otra alternativa cuando esto no es posible es utilizar la estructura de edades de la población. En estos casos es posible construir tablas de vida estáticas. Un supuesto importante de este tipo de tablas de vida es que el tamaño poblacional y las tasas de natalidad y mortalidad se mantienen constante en el tiempo.

Las tablas de vida pueden también incluir datos sobre natalidad, y en ese caso se las denomina “cronograma de fertilidad” 3.8. Además de la información sobre mortalidad/supervivencia, esta tabla incluye también información sobre natalidad; en particular, la tabla incluye b_x , el número de hembras producidas por hembra adulta por unidad de tiempo. Con la información combinada de mortalidad y natalidad podemos ahora calcular las tasas de crecimiento de la población. Eso es lo que haremos en la sección siguiente.

3.5. Tasas de crecimiento poblacional

Lo primero que podemos calcular con los datos de mortalidad y natalidad de la Fig. 3.8 es la tasa reproductiva neta, R_0 , que representa el cociente entre el número de hijas producidas en una generación y el número de hijas producido en la generación anterior, lo que nos da idea de la descendencia promedio que deja un individuo (una hembra, en este caso) en toda su vida. En términos de los datos disponibles

Table 8.4 Static life table for the human female population of Canada, 2006.

Age group (yr)	No. in each age group	Deaths in each age group	Mortality rate per 1000 persons (1000 q_x)
0-4	829,300	911	1.10
5-9	899,500	70	0.08
10-14	1,016,500	136	0.13
15-19	1,055,500	317	0.30
20-24	1,100,200	370	0.34
25-29	1,101,200	377	0.34
30-34	1,101,100	511	0.46
35-39	1,168,400	853	0.73
40-44	1,341,700	1481	1.10
45-49	1,336,900	2364	1.77
50-54	1,193,800	3338	2.80
55-59	1,054,000	4775	4.53
60-64	805,500	5729	7.11
65-69	636,800	7253	11.39
70-74	554,300	10,210	18.42
75-79	490,800	15,221	31.01
80-84	389,200	21,236	54.56
85-90	227,900	22,256	97.66
90 and above	125,300	38,742	309.19

SOURCE: Statistics Canada (2007).
Copyright © 2008 Pearson Education, Inc.

Figura 3.5: Tabla de vida estática para la población femenina de Canadá en 2006.

en la Fig. ??, podemos definir la tasa reproductiva neta como $R_0 = \sum l_x b_x$.

Como R_0 está calculado para una generación, y en general nos interesa trabajar con otras unidades de tiempo, es útil obtener una tasa reproductiva en otras unidades de tiempo. Para esto podemos calcular la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, definida como $r = \log_e R_0 / G$. En esta ecuación, G es la duración promedio de una generación, calculada a partir de la tabla de vida como $G = \sum l_x b_x x / \sum l_x b_x = \sum l_x b_x x / R_0$. La tasa intrínseca r representa la capacidad instantánea de crecimiento de la población. Cuando $r > 0$ la población crece, y cuando $r < 0$, decrece. La tasa intrínseca r se utiliza en modelos de poblaciones con generaciones continuas (o generaciones que se superponen ampliamente), en los que se estudia el cambio de la población de un momento a otro en intervalos de tiempo infinitamente pequeños.

También es útil definir la tasa finita de crecimiento poblacional, $\lambda = r^t$, que nos da idea de la capacidad de crecimiento de la población por unidad de tiempo. Es importante notar λ y R_0 están muy relacionados por el tiempo generacional G , ya que $R_0 = \lambda^G$; así, cuando $G = 1$, $R_0 = \lambda$. Se usa para modelos de poblaciones con generaciones discretas, en los que se estudia el cambio en la densidad poblacional de un intervalo de tiempo a otro.

Es importante mencionar que cuando una población crece con tasas de natalidad y mortalidad constantes, se aproximará gradualmente a una distribución estable de edades, de modo que la proporción de individuos en cada clase de edad se mantendrá constante (Lotka, 1922). Cuando la población alcanza esta distribución estable no es necesario conocer la estructura de edades para proyectar la población, que crecerá según la siguiente ecuación de crecimiento exponencial, $\frac{dN}{dt} = rN$, que integrada queda $N_t = N_0 e^{rt}$.

Es razonable pensar que variaciones en las condiciones ambientales influirán sobre la capacidad de crecimiento de la población. Esto fue demostrado en los experimentos clásicos de Birch (1953) con escarabajos que viven sobre granos. Birch mostró que su estimación de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional dependía de la temperatura y la humedad a la que crecían las poblaciones de escarabajos

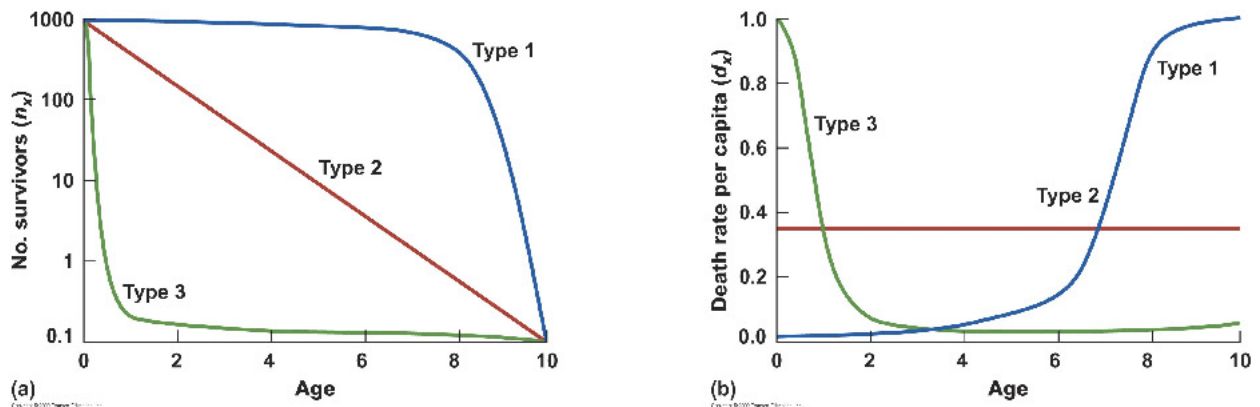


Figura 3.6: Curvas de supervivencia y de mortalidad hipóticas, correspondientes a tres tipos idealizados de historias de vida: 1, con mortalidad baja y constante durante gran parte del ciclo de vida y gran mortalidad en las etapas tardías del ciclo de vida; 2, con mortalidad constante a lo largo del ciclo de vida; y 3, con gran mortalidad en las etapas tempranas del ciclo de vida y mortalidad baja y constante durante el resto del ciclo de vida.

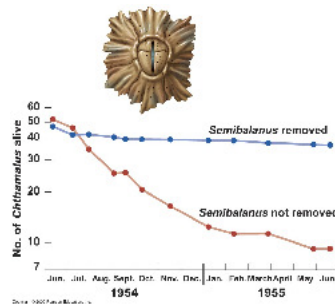


Figura 3.7: Curvas de supervivencia para *Chthamalus stellatus* en una zona intermareal de Escocia. Fuente: Connell (1961).

(Fig. 3.9)

Table 8.5 Survivorship schedule (l_x) and fertility schedule (b_x) for women in the United States, 2007.

Age group	Midpoint or pivotal age x	Proportion surviving to pivotal age l_x	No. female offspring per female aged x per 5-year period (b_x)	Product of l_x and b_x
0-9	5.0	0.9945	0	0.0000
10-14	12.5	0.9939	0.0020	0.0020
15-19	17.5	0.9929	0.1432	0.1422
20-24	22.5	0.9913	0.2855	0.2830
25-29	27.5	0.9896	0.2863	0.2833
30-34	32.5	0.9878	0.2160	0.2134
35-39	37.5	0.9851	0.0918	0.0904
40-44	42.5	0.9809	0.0175	0.0172
45-49	47.5	0.9743	0.0075	0.0073
50 +	—	—	0.0	0.00

$R_0 = \sum_0^{\infty} l_x b_x = 1.0388$

SOURCE: *Statistical Abstract of the United States 2007*.
Copyright © 2006 Pearson Education, Inc.

Figura 3.8: Cronogramas de supervivencia (l_x) y fertilidad (b_x) para la población de mujeres en los Estados Unidos, 2007.

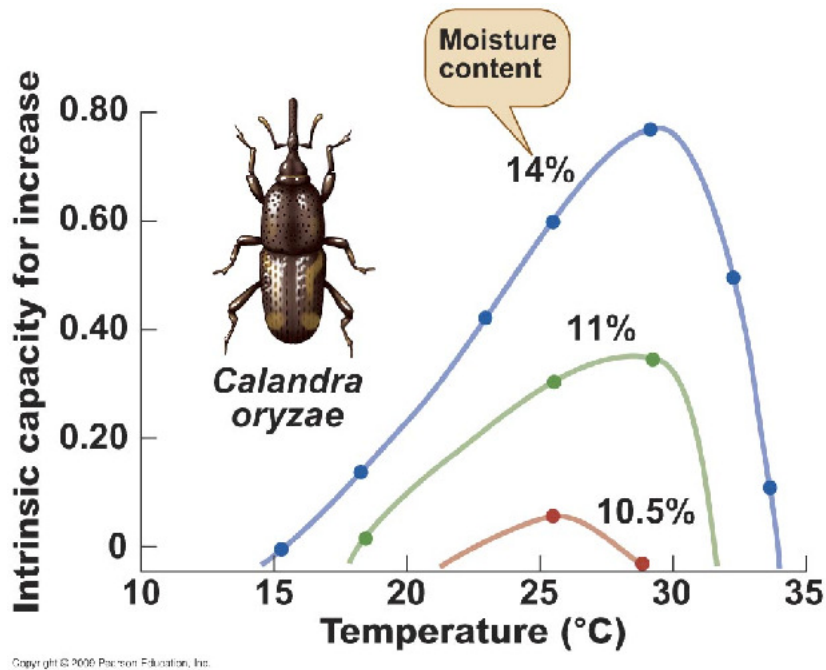


Figura 3.9: Tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) del escarabajo *Calandra oryzae* viviendo en granos de trigo a diferentes temperaturas y humedades.