

¿Meta ... qué? ¡Metapoblación!

López-Pérez, R.A.*
F. Becerril-Morales*

Resumen

La palabra "metapoblación" significa algo más que la simple sentencia "población de poblaciones". Se discuten algunas características y distinciones de lo que una población y una metapoblación es. La Teoría de Metapoblaciones es un concepto que desde los años 60's ha tomado forma y reconocimiento en el ámbito científico. Se considera que una metapoblación es un conjunto de poblaciones de una especie, distribuidas en parches y aisladas de tal forma que se mantiene un equilibrio entre su intercomunicación y su independencia. Se reconoce que la dinámica de una población y una metapoblación son idénticas. Las metapoblaciones pueden adquirir cualquier arreglo espacial, no obstante, se distinguen cinco tipos básicos. Se concluye que las especies se distribuyen de tres maneras: en poblaciones locales que se agrupan en metapoblaciones, poblaciones que son únicas y, poblaciones locales que en conjunto no cumplen con los requisitos de una metapoblación. En la actualidad, uno de los campos en donde se aplica con más vehemencia el enfoque es en el diagnóstico y planes de conservación de la biodiversidad, ya que la perspectiva metapoblacional es más integral y coherente con la distribución de las especies en el mundo.

Aun cuando el término metapoblación parece por demás complejo, no lo es tanto, pues su acepción más simple describe a una "población de poblaciones" (Hanski y Gilpin, 1991). Dicho término surge cuando se modifican las nociones acerca de la naturaleza, estructura y funcionamiento de las poblaciones, y es tomado como estandarte por un grupo de ecólogos que poco a poco le han dado cuerpo en lo que ahora puede ser reconocido como la "Teoría de Metapoblaciones", noción que ha permeado to-

*Instituto de Recursos, Universidad del Mar.
*Instituto de Ecología, Universidad del Mar.

Abstract

The word "metapopulation" means something more than the single phrase: "population of populations". Characteristics and differences between population and metapopulation definitions are discussed. The metapopulation theory is a concept that arose in the 60's and was only accepted by the scientific community. A metapopulation is a group of populations with a patch distribution, but there is a balance between intercommunication and their independence. The population and metapopulation dynamic have the same behavior. The spatial arrangement of a metapopulation can display whatever form, although we can distinguish five basic kinds. The species have three basic kinds of distributions: local populations aggregate in metapopulations; unique populations; and local populations that as a whole, don't have metapopulation requirements. At present, one of the most important fields of this model is in the biodiversity conservation plans because the metapopulation perspective is more integral and more coherent with species distribution in the world.

dos los campos de la ecología y de la biología de poblaciones.

Comenzaremos, por describir el cambio de pensamiento que ha llevado a la construcción de la Teoría de Metapoblaciones, para finalmente evidenciar sus puntos más importantes, y sus aplicaciones en un futuro que se antoja cercano.

La noción de que las poblaciones, más que entes independientes, pudieran funcionar como "grupos de poblaciones conectados por individuos migrantes", no tiene como tal un claro punto de partida; por el contrario, su construcción ha sido un proceso gradual. Los primeros esbozos

de la teoría, se remontan a principios de siglo (Hanski y Simberloff, 1997), aunque la idea en una forma más concreta se origina en las observaciones de pequeños grupos de insectos que poseían una distribución en “parches”; dichas poblaciones eran susceptibles a una pronta extinción, debido a accidentes demográficos, amplias fluctuaciones ambientales o a la naturaleza transitoria de su hábitat (Andrewartha y Birch, 1954; Ehrlich y Birch, 1967, en Harrison y Taylor, 1997). Como tal, el término metapoblación fue acuñado por Levins en 1969, y a partir de entonces, la etapa de la Biología de Metapoblaciones iniciaría un discreto proceso de crecimiento hasta el año de 1985, año en que comenzó a ser ampliamente considerada por la comunidad científica (Hanski y Simberloff, 1997). Un dato importante es que, en contraste con la gran cantidad de libros sobre biología poblacional (sin exagerar, del orden de los cientos), pocos son los libros que han aparecido haciendo referencia a la “Biología de Metapoblaciones”. Los más importantes a este respecto son los editados por Gilpin y Hanski (1991) y Hanski y Gilpin (1997); de tal manera que la teoría formal de metapoblaciones, puede considerarse joven como tan sólo tres lustros de existencia al finalizar este siglo. Para una descripción más detallada del desarrollo histórico de la teoría, consultar Hanski y Simberloff (1997) y Harrison y Taylor (1997).

¿Pero qué es una metapoblación, y en qué estriban sus diferencias con la noción de población?. En primera instancia, el prefijo de origen griego meta, significa “más allá, después o además” por lo que, aplicando literalmente este significado, metapoblación implica algo más de lo que demarca la palabra población. Tradicionalmente, se ha definido a una población biológica como un grupo de individuos de la misma especie, que comparten el mismo espacio y tiempo (Rabinovich, 1980; Krebs, 1985), que se reproducen entre sí, son genéticamente similares (MacMahon et al., 1978), y en la que todos los individuos tienen la misma posibilidad de interactuar unos con otros (modelo poblacional cerrado). En este contexto, dos puntos son clave: a) las poblaciones están fuertemente asociadas con un espacio en particular, es decir, los individuos que conforman una población se ubican en un

lugar y tiempo determinados, y cualquier individuo que esté fuera de ese sitio, no pertenece a esa población debido a que no tiene la misma posibilidad de interacción que los demás, y por lo tanto, forma parte de cualquier otra población; y b) en la dinámica poblacional, si bien están implícitas la natalidad, la mortalidad, la inmigración y la emigración, entre muchos otros procesos, son los dos primeros, los que determinan principalmente la dinámica de las poblaciones, siendo los procesos de migración de poca importancia en los modelos poblacionales (Rabinovich, 1980; Krebs, 1985).

Sin embargo, en la naturaleza muchas poblaciones no parecen apegarse al esquema anterior. Pongamos un ejemplo real: el coral *Porites panamenis* Verrill, 1866, se distribuye ampliamente en el Pacífico Oriental Tropical y particularmente habita en el Golfo de California desde la parte norte (31°N) hasta Cabo San Lucas (23°N) (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998) dichos individuos, dentro de su ámbito de distribución, forman agregaciones de colonias de manera discreta, es decir, no los podemos encontrar en todo lugar. Si eligiéramos a la “población” o agregación de colonias más norteña, según dicho esquema, podría ser considerada como una población, porque a primera vista son individuos que habitan en el mismo tiempo y espacio, y por lo tanto con la misma posibilidad de interactuar unos con otros; sin embargo, no existen evidencias de que se reproduzcan localmente. Adicionalmente, dichas “poblaciones” se extinguen periódicamente (Reyes-Bonilla, UABCS. com. pers. 1999) debido a los fuertes cambios ambientales registrados en el alto golfo (Squires, 1959). Entonces, si no se reproducen y por consiguiente no nacen ahí, ¿de dónde provienen los miembros de dicha población? y por lo tanto ¿qué regula su dinámica poblacional?. Es probable que la dinámica de dicha “población” esté regulada por la inmigración (no la natalidad) y la mortalidad; pudiendo la “verdadera” población estar constituida por individuos de más de una localidad, es decir, conformando lo que sería una “metapoblación”. Evidencia de esto puede ser lo que López-Pérez (1998) indica en un estudio con dicha especie, en el cual demuestra que al menos morfológicamente no todas las poblaciones son únicas, sino que exis-

ten unidades morfológicas que están constituidas por varias localidades dentro del Golfo de California. Existen varios ejemplos en otras especies, en otros sitios, donde se han detectado estos casos “típicos” de comportamiento poblacional (Hanski y Gilpin, 1997, y referencias ahí citadas).

Con base en lo anterior, una “población de poblaciones” resulta ser una definición bastante simplista de lo que una metapoblación es, y será mejor establecer a continuación sus características y atributos para un mejor entendimiento del modelo. Es importante reconocer desde un principio, que “no todas las poblaciones que tienen una arreglo espacial en parches, puede ser considerada como una metapoblación”.

En virtud de que el ambiente es por su propia naturaleza y en la mayoría de los casos, heterogéneo (Begon, *et al.*, 1996), las poblaciones de una especie se distribuyen en parches y con ello también quedan aisladas en un cierto grado. Este aislamiento puede ser total o parcial y esto distingue a las metapoblaciones de las que no lo son. El aislamiento total puede ser resultado de dos procesos, a saber, en la evolución de la distribución de las especies. Uno puede ser el establecimiento de una población a partir de un grupo fundador de individuos que se ha dispersado a zonas nuevas y habitables. Un segundo proceso, que podría llamarse vicariancia (Nelson y Platnick, 1984), es cuando una población original se divide en subpoblaciones por la fragmentación del ambiente, fenómeno originado por la aparición de barreras que, si son infranqueables, limitan substancialmente la comunicación entre las poblaciones resultantes. En ambos casos, de no existir una posterior migración de individuos entre las poblaciones resultantes de cualquiera de los dos modelos, las poblaciones no podrán considerarse como integrantes de una metapoblación.

En el caso contrario, cuando en cualquiera de los dos procesos de recomposición espacial de las poblaciones (dispersión o vicariancia), el flujo entre individuos de las subpoblaciones o poblaciones resultantes (en adelante las llamaremos poblaciones locales) no fuera interrumpido, sino que se mantuviera un movimiento de individuos

entre poblaciones locales, podría ser considerado como una metapoblación. La metapoblación y su dinámica dependerá entonces de que exista una comunicación parcial entre sus componentes, pero ésta debe ser menor que la que ocurre dentro de las poblaciones locales, de tal forma, que lo que numéricamente ocurre en una población local no afecte la dinámica de ninguna otra población local que pertenezca a la metapoblación (Levins, 1969); es decir debe existir cierta independencia entre las poblaciones locales.

El lector cuidadoso se habrá dado cuenta que alrededor de esta teoría, rondan procesos aún no mencionados, no obstante, permítanos hacer un símil entre la dinámica de una población y una metapoblación, y su curiosidad quedará satisfecha. Si comparáramos las curvas de la dinámica de ambos tipos de modelos (Fig. 1) encontraríamos con sorpresa que ¡son exactamente iguales! No obstante los procesos que determinan una y otra difieren; así, mientras en una población un incremento en el número de individuos es resultado de un mayor número de nacimientos, en una metapoblación el mismo incremento es resultado del número de poblaciones locales que la componen. Por otro lado, cuando en una población el número de individuos disminuye, es resultado de una mayor mortalidad, mientras que en una metapoblación, el mismo efecto es resultado de la “extinción” de una o algunas de las poblaciones locales. Esto implica que, por un lado, son importantes los nacimientos y las muertes, y por el otro, las extinciones y las colonizaciones. Respecto a las colonizaciones, es necesario que exista un cierto número de parches de recurso potenciales para que sean ocupados por poblaciones locales (Hanski y Gilpin, 1997; Hanski y Simberloff 1997; Harrison y Taylor, 1997).

Las metapoblaciones, al parecer, pueden adquirir casi cualquier arreglo espacial dependiendo del tipo de organismo que se trate y del entorno, sin embargo, existen algunos tipos básicos que pueden ser esquematizados (Fig. 2), y a partir de los cuales, existen combinaciones de los mismos. Con el propósito de una mejor comprensión de los modelos, se utilizará como ejemplo hipotético un parque público, en el cual existe un cierto número de urracas. Para cada uno de los

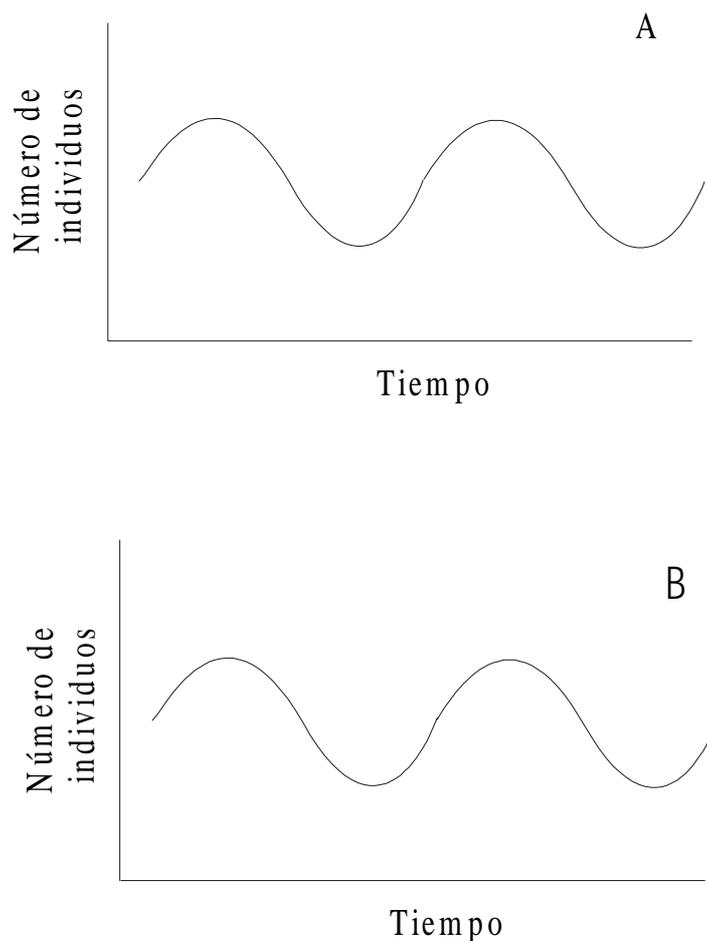


Figura 1. Dinámica poblacional (A) y dinámica metapoblacional (B).

modelos expresados en la figura 2, considérese que los símbolos llenos están indicando hábitats ocupados por urracas; que los vacíos representan sitios potenciales para el asentamiento de una población local de urracas, y que las flechas significan movimiento de dispersión de las mismas. El primer modelo (Fig. 2a) fue propuesto por Levins (1969), y se trata del modelo clásico y del cual previamente se han mencionado algunas de sus principales suposiciones. Para este tipo de metapoblaciones, las poblaciones locales son semejantes (mismo tamaño y funcionamiento igual al de una población tradicional), y tienen igual o semejante probabilidad de extinción, de manera que cuando una población local de urracas del parque desaparece por cualquier causa (tala de su porción de bosque, incendio, enfermedad, etc.), los sitios que hasta entonces se encontraban vacíos son colonizados y una nueva población local surge, es de-

cir, si bien una población local de urracas se elimina, a nivel metapoblacional lo único que ocurre es un descenso momentáneo en el número de urracas, por lo cual la metapoblación, de hecho se mantiene estable.

A partir del modelo anterior, se ha derivado el modelo "continente-isla" (Fig. 2b). En este tipo, continuando con el ejemplo existe una población local más persistente de urracas, generalmente de mayor tamaño, rodeada de poblaciones locales más pequeñas y más propensas a la extinción, y cuya eventual desaparición tiene un impacto menor en la persistencia de la metapoblación de urracas del parque (Harrison y Taylor, 1997). Otro de los modelos, es el de aquellas poblaciones que aunque fragmentadas, no lo están lo suficiente como para permitir una verdadera extinción local. Este tipo de arreglo espacial recibe el nombre de

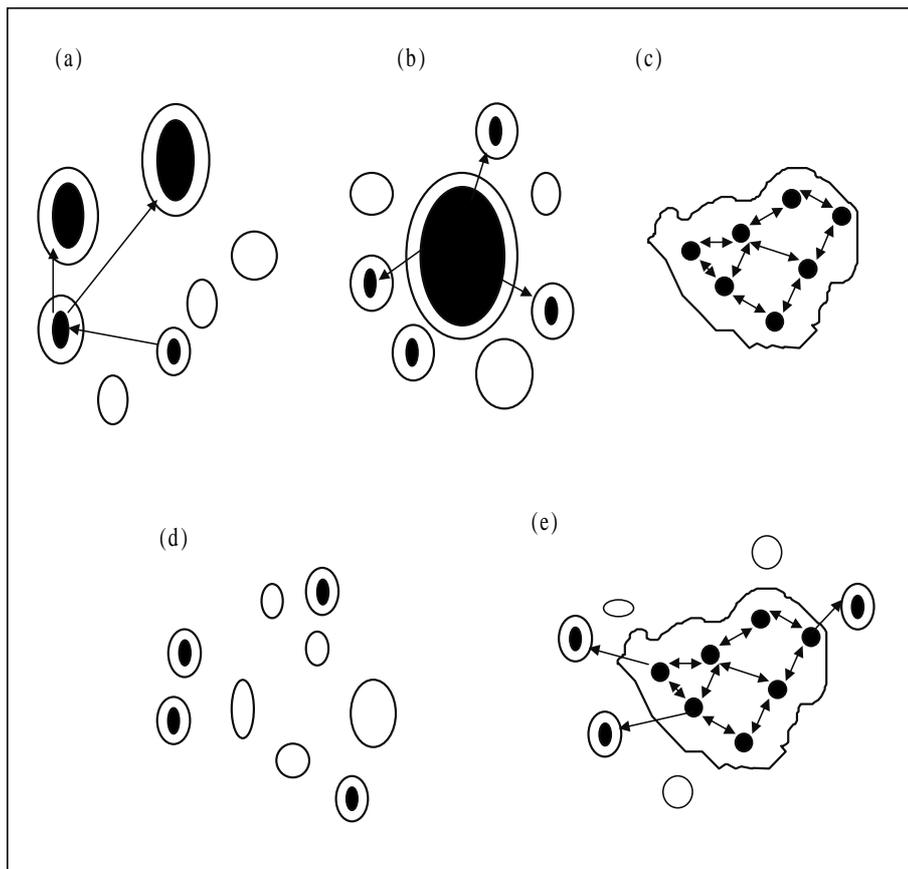


Figura 2 Diferentes tipos de metapoblaciones: (a) modelo clásico de Levins; (b) continente-isla; (c) poblaciones en parches; (d) metapoblaciones en no-equilibrio; (e) metapoblación con características combinadas de las anteriores. Los símbolos llenos demarcan hábitats ocupados, las flechas movimientos de dispersión. (tomado de Harrison y Hasting, 1996).

“poblaciones en parches” (Fig. 2c); en este caso la progenie de todos los “parches” está completamente mezclada y en cada generación se entrecruzan; aquí, las posibles extinciones, son simplemente el resultado de un determinado comportamiento (Harrison y Taylor, 1997). Para comprender este modelo, pensemos en las urracas formando varios grupos de tamaño reducido (poblaciones locales) que se posan en ciertos árboles; transcurrido un día, las poblaciones se vuelven a formar (aleatoriamente), al cambiar de árbol, esto debido a que se acabaron el recurso del cual se alimentaban; y así sucesivamente, de modo que para motivos prácticos la independencia entre uno y otro parche se pierde.

Otro tipo de modelo posee el nombre de “metapoblaciones en no-equilibrio” (Fig. 2d)

(Harrison y Taylor, 1997). En este modelo, existen varias poblaciones locales de urracas, las cuales al estar sujetas a extinción pueden y conducir a la especie a una extinción regional, debido a que la dispersión de urracas entre poblaciones locales dentro del parque es infrecuente o nunca ocurre, por lo que la recolonización de un parche y el posterior incremento de individuos de una población local, luego de una extinción, no ocurre. Finalmente, puede darse el caso de una metapoblación que combine elementos de varios modelos, y cuyo comportamiento y resultado, obviamente, será una conjunción de los mismos (Fig. 2e), siendo este último modelo, tal vez el más común en la naturaleza.

De lo anterior se deduce que las especies se distribuyen de acuerdo a tres tipos básicos: i) poblaciones locales, que se agrupan en

metapoblaciones ; ii) poblaciones locales que son únicas (endémicas, ya sea incipientes o relictas) y iii) poblaciones que simplemente podrían llamarse “poblaciones de la misma especie”, ya que no cumplen con los requisitos de una metapoblación. Desde una perspectiva funcional, las poblaciones del tipo (iii) estarán integradas por poblaciones con un carácter propicio a la diferenciación o a la extinción, en tanto que una metapoblación tenderá a mantener su identidad basada en la integración de sus componentes (a este respecto también existen distintos resultados posibles dependiendo de la forma espacial de la metapoblación), es decir, manteniendo la comunicación entre éstos. De no ser así, la metapoblación paulatinamente devendrá en una población tipo (iii), es decir, su destino probablemente será transformarse en una metapoblación en no-equilibrio, siendo esto no recomendable desde el punto de vista conservacionista, ya que implica la extinción regional y posteriormente global. Este tipo de metapoblaciones se están volviendo más comunes, debido a la alta fragmentación del hábitat producido por la actividad humana (Virolainen *et al.*, 1998; McCarthy y Lindenmayer, 1999).

Al principio de este escrito, se mencionó la relativamente reciente aproximación metapoblacional en el estudio de las poblaciones. Sin embargo importantes avances se han hecho respecto a la variación genética y la evolución adaptativa de las metapoblaciones, tanto en la teoría como en la práctica, (Harrison y Hasting, 1996; Barton y Whitlock, 1997; Giles y Goudet, 1997; Hedrick y Gilpin, 1997); lo mismo ha ocurrido en el estudio de la dinámica metapoblacional (Hanski, 1997; Holt, 1997; Harrison y Taylor, 1997; McCarthy y Lindenmayer, 1999; Moilanen, 1999); de la celeridad de la extinción (Sjögren-Gulve, 1994; Foley, 1997; Ludwig, 1999); de los procesos de dispersión o migración (Ims y Yoccoz, 1997; Olivieri y Gouyon, 1997; Stacey *et al.*, 1997; Haddad, 1999; McCarthy y Lindenmayer, 1999; Zollner y Lima, 1999), entre muchos otros (Gilpin y Hanski, 1991; Hanski y Gilpin, 1997). No obstante, el campo que se ha estudiado con mayor avidez ha sido el de la conservación (Hanski y Simberloff, 1997; McCarthy y Lindenmayer, 1999; Lindenmayer *et al.*, 1999; Trzcinski *et al.*, 1999), y

es hacia allá donde la mayoría de los estudios, no importando el tema central que se trate, apuestan sus resultados y conclusiones.

En este contexto, el enfoque metapoblacional significa un importante eslabón en la comprensión de la distribución y funcionamiento de las poblaciones de especies, ya que es posible dimensionar la problemática ambiental en términos de especies conformadas por poblaciones de distintos grados de interrelación y también de perturbación. Esto permitiría tomar decisiones más acordes a una dinámica no tanto poblacional, sino a la de una metapoblación. Dicho de otro modo, proteger y conservar a una población sin antes concebirla como integrante de una metapoblación, podría devenir en estrategias erróneas y contraproducentes en el manejo de los recursos naturales.

Respecto a cada uno de los temas arriba mencionados, se ha escrito mucho; no obstante, no es la intención del presente artículo el hacer una revisión exhaustiva del tema sino plasmar la idea central de la teoría y algunas conveniencias de este modelo respecto al tradicional. Todo aquel que desee profundizar en un tema en particular puede consultar a Gilpin y Hanski (1991) y Hanski y Gilpin (1997).

Bibliografía

Andrewartha, H.G. y L.C. Birch. 1954. *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Barton, N.H. y M.C. Whitlock. 1997. En: I. Hanski y M. Gilpin (Eds.) *The evolution of metapopulations*. Academic Press, London, UK. p. 183-209.

Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1996. *Ecology*. (3rd. ed.) Blackwell Science, Oxford, UK. 1068 pp.

Ehrlich, P.R. y L.C. Birch. 1967. The “balance of nature” and “population control”. *American Naturalist*, 101:97-107.

Foley, P. 1997. En: I. Hanski y M. Gilpin (Eds.) *Extinction models for local populations*. Academic Press, London, UK. p. 215-242.

Giles, B.E. y J. Goudet. 1997. En: I. Hanski y M. Gilpin (Eds.) *A case study of genetic structure in a plant metapopulation*. Academic Press, London, UK. p. 429-453.

- Gilpin, M. y I. Hanski. 1991. *Metapopulation dynamics*. Academic Press, London, UK.
- Haddad, N.M. 1999. Corridor and distance effects on interpatch movements: a landscape experiment with butterflies. *Ecological Applications*, 9:612-622.
- Hanski, I. 1997. En I. Hanski y M. Gilpin (Eds.) *Metapopulation dynamics: from concepts and observations to predictive models*. Academic Press, London, UK. p. 69-91.
- Hanski, I. y M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:3-16.
- Hanski, I. y M. Gilpin. 1997. *Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution*. Academic Press, London, UK.
- Hanski, I. y Simberloff. 1997. En: I. Hanski y M. Gilpin (Eds.) *The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation*. Academic Press, London, UK. p. 5-26.
- Harrison, S. y A.M. Hasting. 1996. Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. *Trends in Ecology and Evolution*, 3:180-183.
- Harrison, S. y A. Taylor. 1997. En: I. Hanski y M. Gilpin (Eds.) *Empirical evidence for metapopulation dynamics*. Academic Press, London, UK. p. 27-68.
- Hedrick, P.W. y M.E. Gilpin. 1997. En: I. Hanski y M. Gilpin (Eds.) *The evolution of metapopulations*. Academic Press, London, UK. p. 166-179.
- Holt, R.D. 1997. En: I. Hanski y M. Gilpin (Eds.) *From metapopulation dynamics to community structure: some consequences of spatial heterogeneity*. Academic Press, London, UK. p. 149-164.
- Ims, R.A. y N.G. Yocoz. 1997. En: I. Hanski y M. Gilpin (Eds.) *Studying transfer processes in metapopulations: emigration, migration, and colonization*. Academic Press, London, UK. p. 247-264.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecología*. (2ª. ed.) Harla. México. 753 pp.
- Levins, R. 1969. Some genetic and demographic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15:237-240.
- Lindenmayer, D.B., R.B. Cunningham, M.L. Pope y C.F. Donnelly. 1999. The response of arboreal marsupials to landscape context: a large-scale fragmentation study. *Ecological Application*, 9:594-611.
- López-Pérez, R.A. 1998. *Morfometría del género Porites (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico mexicano*. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B.C, México, 82 pp.
- Ludwig, D. 1999. Is it meaningful to estimate a probability of extinction? *Ecology*, 80:298-310.
- MacMahon, J.A., D.L. Phillips., J.V. Robinson y D.J. Schimpf. 1978. Levels of biological organization: an organism-centered approach. *BioScience*, 28:13-17.
- McCarthy, M.A. y D.B. Lindenmayer. 1999. Incorporating metapopulation dynamics of greater gliders into reserve design in disturbed landscapes. *Ecology*, 80:651-667.
- Moilanen, A. 1999. Patch occupancy models of metapopulation dynamics: efficient parameter estimation using implicit statistical inference. *Ecology*, 80:1031-1043.
- Nelson G. y N. Platnick. 1984. *Biogeography*. Carolina Biological Readers. Head J.J. Editor. No 19, 16 pp.
- Olivieri, I. y P.H. Gouyon. 1997. En: I. Hanski y M. Gilpin (Eds.) *Evolution of migration rate and other traits: the metapopulation effect*. Academic Press, London, UK. p. 293-321.
- Rabinovich, J.E. 1980. *Introducción a la ecología de poblaciones animales*. (3ª. ed.) CECSA. México. 313 pp.
- Reyes-Bonilla, H. y R.A. López-Pérez. 1998. Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México. *Ciencias Marinas*, 24:211-224.
- Sjögren-Gulve, P. 1994. Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation case of the pool frog, *Rana lessonae*. *Ecology*, 75:1357-1367
- Squires, D.R. 1959. Corals and coral reefs in the Gulf of California. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 118:370-431.
- Stacey, P. B., V.A. Johnson y M.L. Taper. 1997. En: I. Hanski y M. Gilpin (Eds.) *Migration within metapopulations: the impact upon local population dynamics*. Academic Press, London, UK. p. 267-289.
- Trzcinski, M. K., L. Fahrig y G. Merriam. 1999. Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecological Applications*, 9:586-593.
- Virolainen, K.M., T. Suomi, J. Suhonen y M. Kuitunen. 1998. Conservation of vascular plants in single large and several small mires: species richness, rarity and taxonomic diversity. *Journal of Applied Ecology*, 35:700-707.