



La fragilidad de las poblaciones reducidas

Pequeñas poblaciones, grandes problemas

por Alejandro Martínez-Abraín y Daniel Oro

Intuitivamente se diría que una población pequeña corre mayores riesgos de desaparecer que otra más numerosa. Sin embargo, estos temores no parecen cumplirse en el caso de las especies invasoras, que suelen iniciar la colonización de su nuevo hábitat a partir de muy pocos ejemplares. Proceso que, por cierto, siguió nuestra propia especie desde su cuna africana. ¿Cuál es la clave?

▲ Gaviota de Audouin (*Larus audouinii*) en vuelo. Esta especie se estructura en metapoblaciones, de manera que los parches más grandes refuerzan a los pequeños por inmigración (foto: Sebastia Torrens).

Las poblaciones de ciertos animales silvestres pueden llegar a ser enormes. En la mente de todos los naturalistas están, sin duda, las grandes manadas de herbívoros de la sabana africana o las interminables colonias de aves marinas de las islas Británicas. Sin embargo, en la naturaleza es más habitual encontrarse con poblaciones pequeñas.

Básicamente hay tres tipos de poblaciones pequeñas. En primer lugar, las que siempre han sido pequeñas debido a las limitaciones ecológicas. Por ejemplo, las con-

finadas a zonas geográficamente aisladas y libres de depredadores, las que se han especializado en explotar un recurso escaso o las que cuentan con una baja capacidad de dispersión. En segundo lugar se encuentran las que provienen de poblaciones grandes venidas a menos. Y, por último, aquellas que son propágulos de poblaciones grandes que están empezando a medrar en sitios recientemente colonizados. En este último caso se encuentran las especies invasoras, pero no sólo ellas.

A grandes rasgos, las poblaciones animales están reguladas y crecen siguiendo una curva en forma de S (sig-

modal o logística). Al principio, cuando hay pocos individuos, la población crece muy rápido. Pero luego, al hacerse más numerosa, el ritmo de crecimiento se reduce hasta ajustarse a la capacidad de carga del medio, proceso en el que intervienen fenómenos dependientes de la densidad como la competencia por los recursos o la expansión de enfermedades infecciosas y parásitos. Por lo tanto, ser muchos no es un problema hasta cierto punto; pero, más allá de ese umbral, ser demasiados es una desventaja.

No obstante, ser pocos tampoco resulta ventajoso. Cuestiones genéticas aparte, las poblaciones muy pequeñas tienen problemas ecológicos de diversa índole, sobre todo porque es más difícil defenderse de los depredadores, encontrar pareja o localizar comida. Todo esto se traduce en un menor éxito reproductivo o una mayor tasa de mortalidad, lo que conduce a las poblaciones hacia vórtices de extinción. En ámbitos científicos, esta menor viabilidad de las poblaciones pequeñas se conoce como "efecto Allee", en alusión al biólogo estadounidense Warder Clyde Allee (1885-1955), que lo describió por primera vez a principios de los años treinta. Aunque, de manera un tanto rimbombante, también se ha llamado descompensación, falta de cooperación, dependencia inversa de la densidad o dependencia positiva de la densidad.

En nuestras investigaciones sobre aves marinas ibéricas hemos encontrado ejemplos de las tres principales causas que llevan a las poblaciones pequeñas a ser poco eficientes desde el punto de vista de su capacidad de permanencia a largo plazo.

Problemas para defenderse de los depredadores

Recientemente hemos sugerido que la fecundidad de las gaviotas de Audouin (*Larus audouinii*), definida como el número de pollos que llega a volar por pareja, se ve reducida cuando la razón entre los ejemplares de esta especie y los de su depredador potencial, la gaviota patiamarilla (*Larus michahellis*), está por debajo de 1:1 en una misma colonia y que este efecto es especialmente negativo en las colonias pequeñas (1).

La razón de ese descenso de la productividad en las colonias pequeñas hay que buscarla, sobre todo, en su menor capacidad de defensa ante los depredadores. De hecho, en un trabajo anterior ya concluimos que las colonias pequeñas de gaviota de Audouin están más expuestas a la depredación debido a que hay menos congéneres que colaboran en la defensa de los nidos y a que, al estar más separados, son más vulnerables a los depredadores (2).

Problemas para conseguir alimento

Las gaviotas del Mediterráneo nos ilustran de nuevo sobre la importancia de contar con la ayuda de congéneres, esta vez para localizar comida. Al estudiar la pequeña colonia de gaviotas de Audouin de las islas Columbretes (Castellón), encontramos

que había sido mayoritariamente abandonada a raíz de una moratoria en la pesca de arrastre. El motivo fue que, al desaparecer los descartes pesqueros, un recurso muy aprovechado, las gaviotas se trasladaron a otras colonias cercanas no afectadas por la veda o con amplia oferta de recursos tróficos alternativos, caso de los arrozales y las dunas del delta del Ebro, en la costa de Tarragona (3), aspecto que conocimos gracias al marcaje con anillas de lectura a distancia.

La pequeña colonia de gaviotas de Audouin que permanece en Columbretes desde el éxodo forzado por la escasez de alimento parece tener graves problemas para conseguirlo. No porque falte la comida, sino porque siendo pocas es más difícil localizarla y defenderla del pirateo. Estos problemas se reflejan en los continuados fracasos reproductivos de la colonia, patentes por el abandono de huevos y pollos sin signos externos de depredación, víctimas de las altas temperaturas diurnas o del frío nocturno.

Problemas para encontrar pareja

Al estudiar la mortandad de cormoranes moñudos (*Phalacrocorax aristotelis*) tras el hundimiento del *Prestige* frente a las costas gallegas, observamos que el 85% de las aves adultas muertas eran hembras, mientras que la proporción de sexos fue similar entre las aves inmaduras afectadas (4). La causa más probable de este sesgo es que, en noviembre de 2002, cuando se produjo el naufragio, los machos adultos ya estaban defendiendo territorios en sus colonias de cría, mientras que las hembras adultas y los inmaduros de ambos sexos aún estaban en el mar. Por lo tanto, los machos han debido tener serias dificultades para encontrar hembras con las que emparejarse desde la temporada de cría del año 2003. Una proyección mediante simulaciones matemáticas reflejó que las colonias de cormorán moñudo de las Rías Bajas, que se estaban reduciendo a un ritmo del 5% anual antes del *Prestige*, pasarían a decrecer al 8% tras la mortalidad por el vertido de crudo. Aunque, si se tiene en

Grupo de cormoranes moñudos (*Phalacrocorax aristotelis*) afectados por la marea negra del *Prestige* durante su estancia en el centro de rescate de aves petroladas de Campiño (Pontevedra). El 85% de la mortandad adulta se cebó en las hembras, lo que sin duda provocó problemas de emparejamiento en las siguientes temporadas de cría (foto: Antonio Cortizo).



► Las islas Columbretes (Castellón), como otros muchos archipiélagos, son un estupendo laboratorio al aire libre para estudiar la dinámica de las poblaciones pequeñas (foto: Alejandro Martínez Abraín).



cuenta el sesgo en la mortalidad adulta por sexos, la tasa de decrecimiento real debería ser aún mayor, de un 11% anual, lo que compromete la rápida recuperación de las colonias.

Sinergias mortales

Lo más grave del asunto es que ninguno de estos problemas son mutuamente excluyentes. Es decir, las poblaciones pequeñas que se enfrentan a uno de los tres problemas son firmes candidatas a sufrir también los otros dos.

Por ejemplo, mediante cámaras de vídeo hemos observado que las pocas parejas de gaviota de Audouin que aún quedan en las Columbretes solamente logran sacar adelante a sus pollos cuando hay una presencia regular de barcos que pescan sardinas con arte de cerco. Al visitar las embarcaciones durante la noche, las gaviotas logran un doble objetivo. Por un lado, encuentran

Aparentes contradicciones

Sin embargo, a veces nos encontramos con casos que parecen contradecir esa dificultad que entraña la vida en poblaciones pequeñas. Por ejemplo, las miles de gaviotas de Audouin que se reproducen en el delta del Ebro no crían todas juntas en una gran colonia, sino que se reparten en numerosos núcleos relativamente pequeños, formando una especie de parches dentro de una gran matriz.

Lo mismo sucede en la isla de Alborán, donde las pocas gaviotas de Audouin que allí crían suelen repartirse en varios núcleos (5), cuando lo lógico sería agruparse en un sola colonia y ofrecer menos superficie expuesta a la depredación. Sin duda, debe haber consideraciones que se nos escapan.

¿Cómo librarse del efecto Allee?

Por lo visto, hay algunas maneras de librarse de los efectos negativos que provocan las poblaciones pequeñas, y las más eficaces en este cometido son las especies invasoras. Lo cual resulta sorprendente, no porque su exotismo constituya una traba (6), sino porque el proceso de invasión suele comenzar con unos pocos individuos. La clave parece estar en que, aun siendo pocos, están por encima de un determinado número, el llamado "umbral de equilibrio inestable", ya que de otro modo la estrategia invasora lleva a la extinción.

Si consideramos una población de poblaciones, lo que se conoce como una "metapoblación", ese umbral se traduce en que hace falta un grado mínimo de ocupación de los parches para tener éxito. Es posible identificar tales umbrales, tanto numéricos como espaciales, en situaciones deterministas (previsibles), pero la mayoría de las situaciones reales son estocásticas (imprevisibles) y entonces los umbrales se vuelven probabilísticos. No obstante, dentro del parche de una metapoblación cabe la posibilidad de librarse de los problemas adversos generados por la escasez de individuos si hay inmigrantes de otros parches más poblados que acuden al llamado "efecto rescate".

Por otro lado, a la hora de librarse del efecto Allee también parece influir el grado de estabilidad del medio. Es más fácil que se extingan –o más difícil que se asienten– las poblaciones pequeñas de medios estables que las que viven en medios variables (7).

Por si fuera poco, faltaba el azar

Los tres escenarios aquí esbozados suelen complicarse debido a la intervención de situaciones azarosas. En el caso concreto de los cormoranes y el *Prestige*, trabajábamos con unas poblaciones de dimensiones considerables, pero reducidas a causa de una catástrofe ambiental (estocasticidad ambiental) que había provocado un problema demográfico (estocasticidad demográfica) y conducido, finalmente, a una baja productividad. Una situación impredecible como esta, que actuara sobre una población de cormoranes ya de por sí pequeña (formada por decenas o cientos de ejemplares

En nuestra mano está evitar que las poblaciones pequeñas caigan por debajo de los umbrales de extinción.

alimento de alta calidad y, por otro, se ausentan lo menos posible de la colonia durante el día, que es cuando son más vulnerables al ataque de los depredadores.

en lugar de miles), habría tenido sin duda una influencia mucho mayor.

Supongamos que el hundimiento del *Prestige* hubiese sucedido tan sólo un par de meses antes. En tal caso, probablemente habría causado la extinción virtual de otra especie marina, la pardela balear (*Puffinus mauretanicus*), ya que el grueso de su pequeña población mundial, previamente reducida por causas humanas (8), atraviesa en otoño la zona afectada por el vertido al migrar con rumbo sur tras la muda (9).



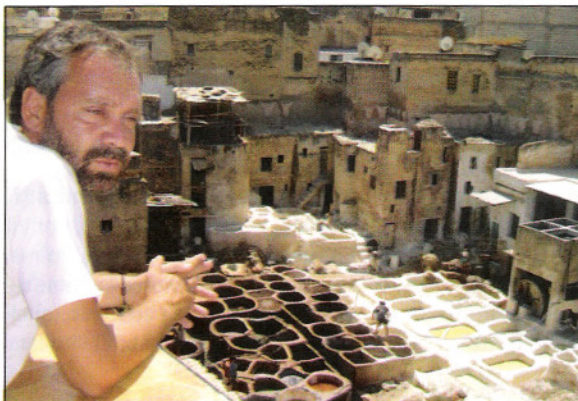
La parte que nos corresponde

Las actividades humanas juegan un papel importante en todo este asunto de la vulnerabilidad de las poblaciones pequeñas. Primero, porque solemos ser la causa predecible del empequeñecimiento de poblaciones grandes, sobre todo mediante la fragmentación del hábitat. Y, segundo, porque a menudo nos ponemos del lado del azar y damos lugar a catástrofes imprevisibles.

Como primera medida de salvaguarda, en nuestra mano está la posibilidad de no reducir las poblaciones animales, así como remediar las amenazas que ya se ciernen sobre las más empequeñecidas para situarlas por encima de los umbrales de extinción. En cualquier caso, conviene no perder de vista que el objetivo último es conservar la metapoblación, la verdadera unidad de gestión. Dentro de este marco, la extinción de una pequeña población local, aún siendo indeseable, no debería tener mayores repercusiones, siempre y cuando haya otras pequeñas poblaciones alternativas interconectadas. Pero este objetivo sólo puede alcanzarse, en última instancia, si se garantiza una cantidad suficiente de hábitat adecuado. ☘

Bibliografía

- (1) Oro, D. y otros autores (2005). Influence of density dependence on predator-prey seabird interactions at large spatio-temporal scales. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 273: 379-383.
- (2) Martínez-Abraín, A. y otros autores (2003). Kleptoparasitism, disturbance and predation of yellow-legged gull on Audouin's gulls in three colonies of the western Mediterranean. *Scientia Marina*, 67 (2): 89-94.
- (3) Oro, D. y otros autores (2004). Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 271: 387-396.



- (4) Martínez-Abraín, A. y otros autores (2005). Sex-specific mortality of European shags during the *Prestige* oil spill: demographic implications for the recovery of colonies. *Marine Ecology Progress Series*: (en prensa).
- (5) Mariano Paracuellos, comunicación personal.
- (6) Gould, S.J. (1998). An evolutionary perspective on strengths, fallacies, and confusions in the concept of native plants. *Arnoldia*, 58: 3-10.
- (7) Taylor, C.M. y Hastings, A. (2005). Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters*, 8: 895-908.
- (8) Oro, D. y otros autores (2004). Modelling demography and extinction risk in the endangered Balearic shearwater. *Biological Conservation*, 116: 93-102.
- (9) Mourriño, J. y otros autores (2003). Status of the Balearic shearwater (*Puffinus mauretanicus*) on the Galician coast (NW Iberian Peninsula). *Scientia Marina*, 67 (2): 135-142.

Autores

Alejandro Martínez Abraín es doctor en Biología y ha desempeñado varios cargos en el Parque Natural de la Albufera de Valencia. Trabaja sobre aves marinas para el Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (Imede), con respaldo financiero de la Consejería de Territorio y Vivienda de Generalitat Valenciana, y actualmente negocia una beca postdoctoral para perfeccionar técnicas de análisis de datos demográficos en Escandinavia.

Daniel Oro de Rivas es doctor en Biología y trabaja como investigador en la sede del Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (Imede) en Mallorca, donde dirige un equipo formado por biólogos, oceanógrafos y físicos.

Dirección de contacto:

Grupo de Ecología de Poblaciones · Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (Imede / CSIC-UIB) · Avda. de los Pinares, 106 · 46012 El Saler · Valencia · Correo electrónico: a.abrain@uib.es

◀ Las islas Columbretes cuentan con una pequeña población de pardela cenicienta (*Calonectris diomedea*) y cualquier catástrofe ambiental o demográfica podría dar al traste con ella (foto: José Santamaría).

Hemeroteca

Quercus 104 (octubre 1994)
Ref. 5301104 / 3'90 €

· El futuro de los mamíferos ante el aislamiento de sus poblaciones. Jordi Ruiz-Olmo.

Quercus 221 (julio 2004)

Ref. 5301221 / 3'90 €

· Iniciativas para mejorar la situación de la gaviota de Audouin en Cataluña. Emma Guinat y otros autores.

Quercus 243 (mayo 2006)

Ref. 5301243 / 3'90 €

· ¿Ecosistemas al borde del caos? José Gabriel Segarra.

Insertamos un boletín de pedidos en la página 75.

▼ A la izquierda, Alejandro Martínez Abraín asomado a una de las tenerías de la medina de Fez (Marruecos). Bajo estas líneas, Daniel Oro con dos señuelos de gaviota de Audouin en el Centro de Recuperación de Fauna de El Saler (Valencia).