

# TEMA 9

## Dinámica de poblaciones: Ciclos vitales, demografía, tablas de vida y curvas de supervivencia

1. Ciclos vitales
2. Natalidad y mortalidad
  - 2.1. Fecundidad, fertilidad, longevidad fisiológica y ecológica
3. Tablas de vida
  - 3.1. Parámetros de la tabla de vida: la tasa reproductora básica
  - 3.2. Tipos de tablas de vida
    - 3.2.1. Tablas de vida de cohorte
    - 3.2.2. Tablas de vida estáticas
4. Curvas de supervivencia
  - 4.1. Tipos de curvas de supervivencia
  - 4.2. Ejemplos

### I. Ciclos vitales (historias de vida<sup>1</sup>)

La estrategia que utilizaremos para estudiar la dinámica demográfica de las poblaciones será diferente dependiendo del ciclo de vida de los organismos que las integran. Por un lado, los ciclos vitales pueden ser divididos en semélparos e iteróparos atendiendo al número de veces que ocurre la reproducción a lo largo de la vida. La semelparidad<sup>2</sup> es la condición de reproducirse una única vez a lo largo de la vida. Los organismos pertenecientes a especies semélparas poseen un único episodio de reproducción en el que todos los descendientes son producidos de forma más o menos sincronizada; después de este episodio, los organismos decaen y mueren. La iteroparidad es la condición de reproducirse repetidamente a lo largo de la vida. Las hembras adultas de especies iteróparas pueden producir un cierto número de grupos de descendientes, habiendo un tiempo de separación entre cada grupo en el que los tejidos del organismo pueden acumular reservas.

También se ha recurrido a clasificar los ciclos vitales atendiendo a la duración de la vida. Así, se reconocen especies anuales, bianuales y perennes. Begon et al. (1995) combinaron esta clasificación y la anterior para producir un conocido esquema de ciclos (ver Figura 1 en la página siguiente). Al estudiar este esquema debe tenerse en cuenta que -como suele suceder con la mayoría de las clasificaciones en ecología- no puede recoger todo el abanico de situaciones posibles. Más aún, determinadas especies pueden entrar dentro de una u otra categoría de la clasificación dependiendo del tipo de hábitat en el que se encuentren. Por ejemplo, las plantas de la especie de gramínea *Poa annua*, cuando crecen en hábitats estresados (con limitaciones de agua y/o nutrientes) donde frecuentemente abunda el espacio, suelen dedicar muchos recursos a reproducción en el primer año, en el que casi todas las plantas completan su ciclo de vida. En contraste, en hábitats más ricos, donde las plantas suelen estar muy cerca unas de otras y suele existir una intensa

competencia por el espacio y la luz, muchos individuos de esta especie se dedican a crecer durante el primer año, posponiendo la reproducción al segundo año. Las plantas que siguen este ciclo de vida anual-bianual pueden minimizar las posibilidades de que su reproducción se vea obstaculizada por falta de recursos, ya que ésta se realiza cuando han adquirido un cierto tamaño. Esta misma especie, además, puede comportarse como perenne en determinadas condiciones de manejo, o hábitats favorables (es decir, es una especie perenne-facultativa).

De otro lado, aunque pueden encontrarse especies animales representativas de la mayoría de los tipos de ciclos de vida que se muestran en la Figura 1, los comentarios que se realizan en el pie de esta figura se han referido a especies de plantas con el fin de facilitar su comprensión.

### 2. Natalidad y mortalidad

El ecólogo de poblaciones no solo está interesado en saber cuántos organismos nacen o mueren en cada población, sino también en cuestiones tales como si nacen todos los que pueden potencialmente nacer, o si los que nacen viven todo el tiempo que su fisiología les permite; es decir, si mueren de *senescencia*<sup>3</sup>, o si, por el contrario, mueren antes, por ejemplo debido a enfermedades, depredadores, catástrofes, etc.

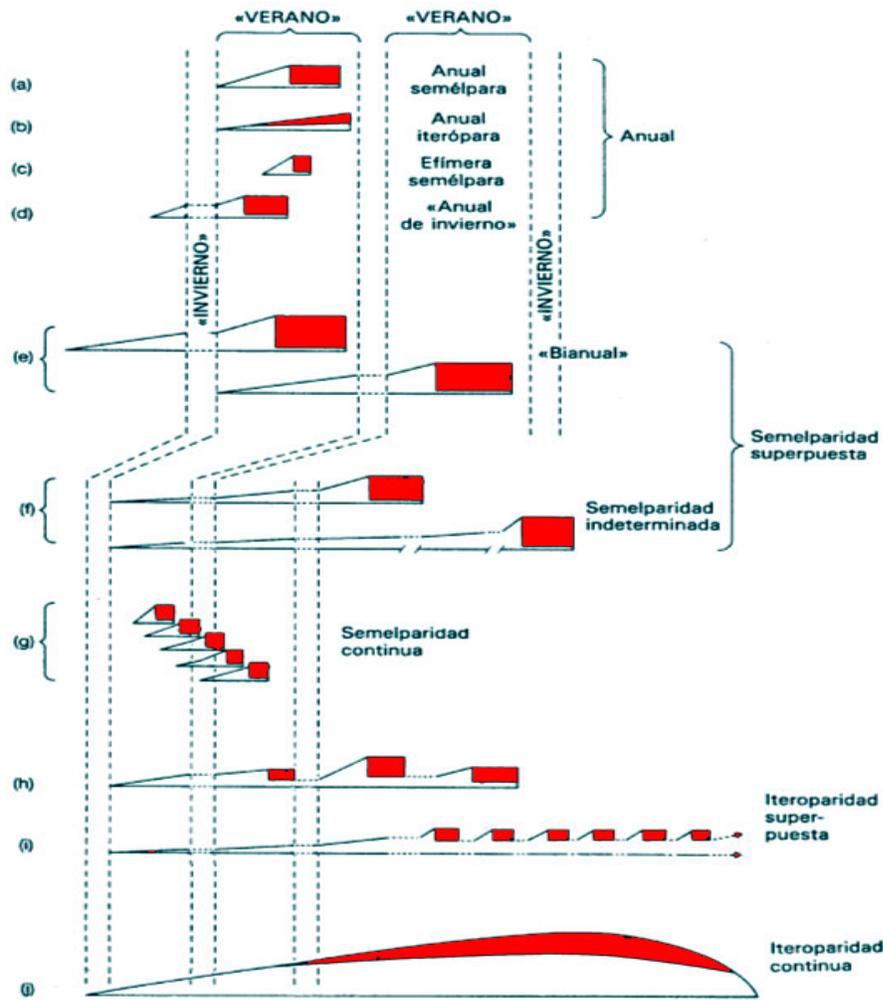
#### 2.1. Fertilidad, fecundidad, longevidad fisiológica y ecológica

La comparación de las capacidades potenciales y reales de los individuos de una población puede dar idea de las limitaciones impuestas por el ambiente (biótico y abiótico) a su desarrollo. En este sentido, los parámetros de fertilidad y fecundidad, por un lado, y de longevidad fisiológica y longevidad ecológica, por otro, reflejan las diferencias entre las capacidades potencial y real de las poblaciones en relación con la producción de descendientes, o con la duración de la vida de los organismos que las integran, respectivamente. Así, la fertilidad es la frecuencia con la

<sup>1</sup>Historia de vida: modelo de crecimiento, desarrollo, almacenamiento de reservas y reproducción de un organismo.

<sup>2</sup> Semel: advierio del Latín que significa una vez.

<sup>3</sup> Senescencia (envejecimiento): deterioro gradual de las funciones del organismo con la edad que conduce al incremento de la probabilidad de morir.



**Figura 1.** Diversos tipos de ciclos vitales. La longitud de cada figura representa la duración de la vida de un individuo, y la altura su tamaño. La zona sombreada indica la proporción de recursos disponibles destinados a la reproducción (Begon *et al.* 1995). Nótese que los organismos iteróparos dedican proporcionalmente menos recursos a la reproducción que los organismos semélparos.

Dentro de los organismos anuales (o efímeros) reconocemos los siguientes: (a, d) las plantas anuales semélparas suelen tener menos de 12 meses de vida y dedican muchos recursos a la reproducción al final de su existencia. (b) las plantas anuales iteróparas se reproducen varias veces en su corto periodo de vida, y paulatinamente van dedicando más recursos a la reproducción -no van a sobrevivir después del verano, a medida que llega el final no tiene sentido guardar reservas-. (c) las plantas efímeras semélparas (p. e. plantas que viven en forma de semilla en los desiertos) tienen un ciclo de vida extremadamente corto, y dedican un altísimo porcentaje de recursos a reproducción.

Los organismos con semelparidad superpuesta se caracterizan por presentar generaciones diferentes coexistiendo en distintas fases de su ciclo vital. En algunas ocasiones, todas las generaciones están en fase de desarrollo, y en otras ocasiones alguna generación se encuentra reproduciéndose. Dentro de estos organismos diferenciamos dos tipos: (e) los organismos bianuales (dedican la primera estación favorable a crecer y la segunda a reproducirse invirtiendo la mayoría de los recursos en esta función), y (f) los organismos con semelparidad indeterminada (son parecidos a los bianuales pero no tienen por qué reproducirse en la segunda estación, puede que lo hagan en la tercera, cuarta, etc., posiblemente en la que encuentren el momento más adecuado).

(g) Organismos con semelparidad continua: en los que coexisten muchas generaciones y en todo momento alguna generación está en fase de reproducción (p. e. muchas especies de plantas de los trópicos).

(h, i) Organismos con iteroparidad superpuesta: en los que cada generación se reproduce varias veces, aunque la reproducción ocurre de forma sincronizada en todas las generaciones, bien en una estación concreta del año, o bien cuando las condiciones son adecuadas para la reproducción (nótese que las especies del caso h tienen una vida relativamente corta y dedican bastantes recursos a reproducción, mientras las especies del caso i tienen una vida más larga y dedican menos recursos a reproducción).

(j) Organismos con iteroparidad continua: coexisten múltiples generaciones, todas ellas con un largo periodo reproductivo que es continuo (p. e. la especie humana).

que los individuos de una población pueden potencialmente producir descendencia (p. e. la tasa de fertilidad para la población humana es de un nacimiento cada nueve a once meses por hembra en edad de tener hijos). La fecundidad es la frecuencia promedio real con la que los individuos de una población producen descendencia (p. e. la tasa de fecundidad de una población humana actual puede ser de solo un nacimiento cada ocho años por cada hembra en edad de tener hijos). La longevidad fisiológica es la longevidad promedio de los individuos de una población que vive bajo condiciones óptimas. Y la longevidad ecológica es la longevidad promedio empírica (real) de los individuos de una población bajo condiciones determinadas.

### 3. Tablas de vida

La fecundidad y supervivencia de las poblaciones son funciones de la edad de los individuos, pero también de su genotipo, sexo, rango social y circunstancias azarosas (p. e. accidentes, enfermedades). Sin embargo, debido a que la influencia de la mayoría de estos factores es difícil de medir, en la práctica muchos modelos de crecimiento de las poblaciones asumen que los individuos se diferencian principalmente en términos de edad. Una consecuencia de ello es que los ecólogos han dedicado muchos esfuerzos a determinar la estructura de edades de las poblaciones, así como las tasas fecundidad y probabilidades de muerte dentro de cada clase de edad. Las informaciones aportadas por estos parámetros respecto a una población concreta suelen presentarse de forma colectiva en lo que se ha dado en llamar tabla de vida.

#### 3.1. Parámetros de la tabla de vida

Examinaremos algunos ejemplos de tablas de vida. El primero corresponde a la tabla de vida de una población de la especie de saltamontes *Chorthippus brunneus* que vive en prados (Tabla 1). Para su elaboración, se siguió, desde su nacimiento hasta su muerte, el desarrollo de una cohorte de individuos; es decir, de un grupo de individuos de la misma edad que se han incorporado a la población en el mismo momento.

Uno de los términos más importantes que se pueden deducir de una tabla de vida es la tasa reproductora básica  $R_0$  o número medio de descendientes producidos por cada individuo original al final de la cohorte (también se puede definir como la descendencia probable para cada individuo). Para el caso de la Tabla 1,  $R_0$  sería:

$$R_0 = \sum l_x \cdot m_x = (\sum F_x) / a_0 = 0,51$$

Nótese que para el caso de especies anuales (es decir, de aquellas que completan su ciclo de vida en aproximadamente 12 meses), este índice informa del grado en que la población a aumentado o disminuido con el tiempo.

#### 3.2. Tipos de tablas de vida

En general se han utilizado tres tipos de estrategias para determinar la supervivencia de poblaciones naturales y, por tanto, para construir tablas de vida.

1. Supervivencia ( $l_x$  en la Tabla 1) observada directamente. Se obtiene partiendo de una gran cohorte nacida al mismo tiempo, que es estudiada a intervalos regulares a lo largo

**Tabla 1: Tabla de vida** para una cohorte de saltamontes de los prados (en Begon, *et al.* 1995). *Fase (x)*: fase de desarrollo del saltamontes.  $a_x$ : número de individuos observado al inicio de cada fase.  $l_x$ : proporción de la cohorte original que sobrevive al inicio de cada fase.  $d_x$ : proporción de la cohorte original que muere en el paso de una fase a la siguiente ( $d_x = l_x - l_{x+1}$ ) - nótese que los valores de  $d_x$  de distintas fases pueden ser sumados para conocer el  $d_x$  de "categorías" más grandes.  $q_x$ : tasa de mortalidad específica de cada fase ( $q_x = d_x / l_x$ ), mide la fracción de individuos que mueren en cada fase; es decir, es la probabilidad que tiene cada individuo de morir en cada fase (nótese que los valores  $q_x$  de distintas fases no pueden ser sumados, sólo permiten ver si la tasa de mortalidad se mantiene o varía entre fases.  $k_x$ : se denomina "fuerza de mortalidad" y también informa de la tasa de mortalidad de las distintas fases, aunque en este caso los valores del índice sí pueden ser sumados, permitiendo valoraciones de las tasas de mortalidad de categorías más grandes ( $k_x = \log_{10} a_x - \log_{10} a_{x+1} = \log_{10} a_x / a_{x+1}$ ) -nótese que, debido a que los valores de  $k_x$  están estandarizados (se han obtenido a partir de un cociente), es posible la comparación de parámetros  $k_x$  obtenidos en estudios distintos. *Cuadro de fertilidad*: se denomina así al cuadro formado por las tres últimas columnas de la tabla de vida ( $F_x$ ,  $m_x$  y  $l_x \cdot m_x$ ).  $F_x$ : huevos producidos en cada fase.  $m_x$ : huevos producidos por cada individuo superviviente en cada fase -nótese que  $m_x$  es una tasa de fertilidad individual que mide la media de huevos producidos por cada individuo, macho o hembra, superviviente, luego, el número de huevos por hembra sería aproximadamente el doble.  $l_x \cdot m_x$ : huevos producidos por cada individuo original en cada fase; informa de la fertilidad relativa de cada una de las fases.

<i>Fase (x)</i>	$a_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$\log_{10} a_x$	$\log_{10} l_x$	$k_x$	<i>Cuadro de fertilidad</i>		
								$F_x$	$m_x$	$l_x \cdot m_x$
Huevos	(0) 44000	1	0,92	0,92	4,64	0	1,09	-	-	-
Instar I	(1) 3513	0,08	0,022	0,28	3,55	-1,09	0,15	-	-	-
Instar II	(2) 2529	0,058	0,014	0,24	3,4	-1,24	0,12	-	-	-
Instar III	(3) 1922	0,044	0,011	0,25	3,28	-1,36	0,12	-	-	-
Instar IV	(4) 1461	0,033	0,003	0,11	3,16	-1,48	0,05	-	-	-
Adultos	(5) 1300	0,03	-	-	3,11	-1,53	-	22617	17	0,51

de toda su vida. Este es el mejor tipo de información posible.

2. Edad en el momento de la muerte. Los datos sobre la edad de la muerte pueden utilizarse para estimar las funciones de la tabla de vida. Luego, debemos suponer que la población es estable en el tiempo y que las tasas de nacimiento y muerte de cada grupo de edad permanecen constantes (lo que no es realista).
3. Estructura de edades observada directamente. En algunos organismos, es posible determinar con cierta facilidad cuántos individuos de cada edad viven en la población. Por ejemplo, recurriendo a contar los anillos de las escamas en el caso de especies de peces, o los anillos de crecimiento de los árboles (dendrocronología), o mirando los dientes de los équidos. Con este método se asume que la distribución de edades de la población es constante (lo que no suele cumplirse).

Dependiendo del método utilizado para obtener los datos, se han diferenciado dos clases fundamentales de tablas de vida: las llamadas tablas de vida de cohorte (también llamadas dinámicas, horizontales o de generación), que utilizan datos del tipo 1, y las tablas de vida estáticas, que se construyen a partir de datos de los tipos 2 y 3. Veamos ambas clases de tablas en detalle.

### 3.2.1. Tablas de vida de cohorte

Las tablas de vida de cohorte se construyen siguiendo, desde el nacimiento hasta la muerte del último individuo, la supervivencia y fecundidad por edades de una cohorte de individuos que forman parte de una población (Ricklefs 1990).

La tabla del ejemplo anterior (Tabla 1) se denomina tabla de vida de cohorte porque sigue el desarrollo de una única

cohorte de individuos. Estas tablas son las únicas posibles cuando se estudian especies anuales como el saltamontes del ejemplo. También son apropiadas para estudiar poblaciones de plantas y animales sésiles, particularmente si éstos son de vida corta, en las que resulta fácil registrar el momento de llegada de cada individuo a la población, marcarlo y muestrearlo reiteradamente durante el curso de su vida.

Veamos otro ejemplo de tabla de vida de cohorte. En este caso, los autores dividieron el ciclo vital del organismo estudiado (la especie de planta *Phlox drummondii*) no en una serie de fases, sino en clases de edad (ver Begon *et al.* 1995: 138). Esta tabla la hicieron realizando censos de semillas en diversas ocasiones antes de la germinación, y luego establecieron otros censos, a intervalos regulares, hasta que todos los individuos hubieron florecido y muerto. El resultado (la Tabla 2) muestra que el uso de clases de edad permite poner de manifiesto los esquemas detallados de fecundidad y mortalidad de las poblaciones (obsérvese que la longitud variable de las clases de edad en el ejemplo ha exigido la conversión a tasas diarias de las columnas  $q_x$  y  $k_x$ ). Esta es precisamente una de las ventajas de utilizar clases de edad, es decir, el permitir que un observador estudie en detalle los esquemas de natalidad y mortalidad dentro de una fase. La desventaja de esta técnica reside en que la edad de un individuo no es necesariamente la medida mejor, ni incluso la más satisfactoria, de su status biológico.

Las tablas de vida de cohorte también tienen limitaciones. Por ejemplo, son difícilmente aplicables en el caso de organismos de vida larga (pensar por ejemplo en las dificultades de usarlas en el caso secoyas), o altamente móviles, y/o en el caso de organismos con iteroparidad superpuesta (en estos últimos, puede ser difícil reconocer cada cohorte y seguirla a lo largo de su existencia, diferenciándola del resto de las cohortes más viejas y más jóvenes). En este sentido, un caso particular lo constituyen las

**Tabla 2:** Tabla de vida para una cohorte de *Phlox drummondii* (en Begon, *et al.* 1995).  $x-x'$ : Intervalo de edad (días);  $a_x$ : número de supervivientes hasta el día  $x$ ;  $l_x$ : proporción de la cohorte original que sobrevive hasta el día  $x$ ;  $d_x$ : proporción de la cohorte original que muere durante el intervalo;  $q_x$ : tasa de mortalidad por día;  $k_x$ : fuerza de mortalidad diaria. El resto de los encabezamientos como en la Tabla 1.

Intervalo de edad (días) $x-x'$	$a_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$\log_{10} l_x$	$k_x$	Cuadro de fertilidad		
							$F_x$	$m_x$	$l_x \cdot m_x$
0-63	996	1	0,329	0,005		0,003	-	-	-
63-124	668	0,671	0,375	0,009	-0,17	0,006	-	-	-
124-184	295	0,296	0,105	0,006	-0,53	0,003	-	-	-
184-215	190	0,191	0,014	0,002	-0,72	0,001	-	-	-
215-264	176	0,177	0,004	0,001	-0,75	<0,001	-	-	-
264-278	172	0,173	0,005	0,002	-0,76	0,001	-	-	-
278-292	167	0,168	0,008	0,003	-0,78	0,002	-	-	-
292-306	159	0,16	0,005	0,002	-0,8	0,001	53	0,33	0,05
306-320	154	0,155	0,007	0,003	-0,81	0,001	485	3,13	0,49
320-334	147	0,148	0,043	0,021	-0,83	0,011	802,7	5,42	0,8
334-348	105	0,105	0,083	0,057	-0,9	0,049	972,7	9,26	0,97
348-362	22	0,022	0,022	1	-1,66	-	94,8	4,31	0,1
362-	0	0	-			-	-	-	-
							2408,2		2,41

$$R_0 = \sum l_x \cdot m_x = (\sum F_x) / a_0 = 2,41$$

especies de plantas que pueden dar lugar a *bancos de semillas*. La estimación de la fecundidad de la cohorte objeto de estudio en este caso se ve dificultada debido que en un mismo año pueden germinar semillas producidas por dicha cohorte el año anterior, o por esa misma u otras cohortes en años precedentes.

### 3.2.2. Tablas de vida estáticas

Las tablas de vida estáticas se calculan basándose en el análisis de la estructura de edades de la población en un momento determinado.

Como alternativa (bien es cierto que imperfecta) a la tabla de vida de cohorte, es decir, a la necesidad de estudiar la vida de los individuos analizados durante toda su *existencia*, se puede recurrir en ocasiones a esta solución de compromiso que es la tabla de vida estática. Estas tablas se construyen a partir de la estimación de estructura de edades de la población analizada. Por ejemplo, capturando individuos cuya edad es establecida a partir de determinados caracteres (p. e. los dientes en los equinos), o registrando la edad de los cadáveres que se encuentren.

Estos métodos tienen también problemas. Por ejemplo, siempre puede ocurrir que algunos cadáveres no sean hallados. Además, es necesario asumir que no se produce ninguna variación anual durante el periodo analizado en cuanto al número total de nacimientos, ni tampoco en las tasas de supervivencia específicas de la edad, lo que no es realista ya que estos aspectos suelen covariar con el ambiente. Debido a ello, se puede decir que las posibilidades informativas de tablas de vida estáticas sobre la dinámica de las poblaciones suelen ser limitadas.

Lowe y colaboradores tuvieron acceso a una gran proporción de los ciervos muertos entre 1957 y 1966 en la isla de Rhum y pudieron estimar de forma fiable su edad. La segunda columna de la Tabla 3 incluye los datos obtenidos para 1957. La construcción de una tabla de vida a partir de

estos datos solo es posible si se admite que no se produjo ninguna variación anual antes de 1957 en cuanto al número total de nacimientos, ni en cuanto a las tasas de supervivencia específicas de cada clase de edad. Es decir, debe admitirse que los 59 ciervos de seis años vistos en 1959 eran los supervivientes de los 78 ciervos de 5 años que había en 1956, que a su vez eran los supervivientes de los 81 ciervos que vivían en 1955, etc. Dicho de otro modo, debe admitirse que los datos de la Tabla 3 son los mismos que se habrían obtenido si se hubiese seguido una sola cohorte.

Sobre estas hipótesis, se establecieron las columnas  $l_x$ ,  $d_x$  y  $q_x$ . Pero está claro que las hipótesis son falsas ya que se observa que había más animales de siete años que de seis años, y de quince años que de catorce; es decir, parecería que había muertes negativas y tasas de mortalidad sin sentido. No obstante estos problemas, la tabla tiene cierta utilidad, al menos como método capaz de mostrar la tendencia general de la tasa de supervivencia (lo que se comprobó estudiando qué pasaba con la población de ciervos después de 1957). Precisamente, con dicha finalidad de mostrar tendencias los autores corrigieron las tres últimas columnas de la tabla asegurando una disminución constante durante los periodos comprendidos entre las edades 2-8 y 10-16.

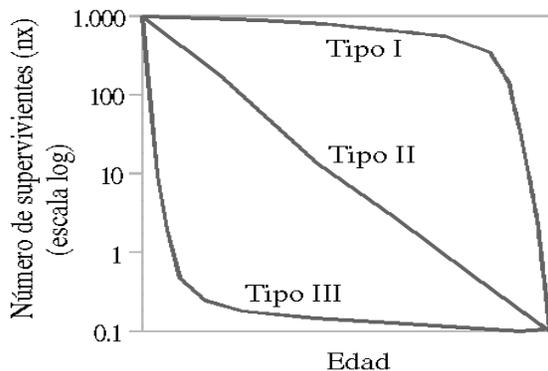
## 4. Curvas de supervivencia

Como hemos visto, las tablas de vida permiten el análisis colectivo de las tasas de fecundidad y probabilidades de muerte de cada fase o estado de desarrollo de las poblaciones. Las curvas de supervivencia se construyen a partir de las tablas de vida, y son una expresión de la dinámica demográfica de la población.

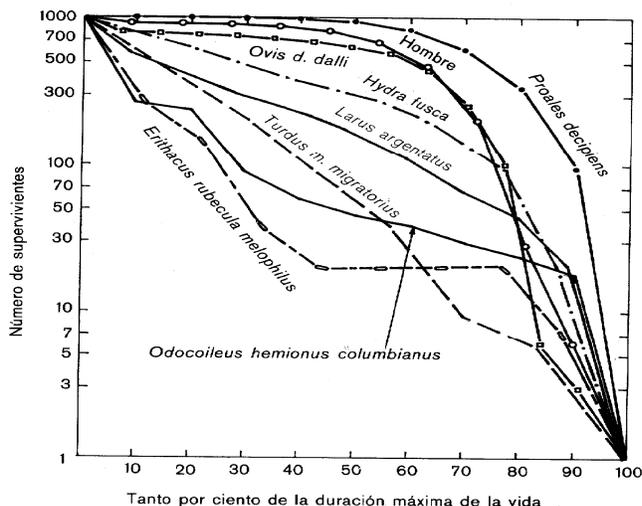
Estas curvas indican la disminución numérica en el tiempo de un grupo de individuos (p. e. una cohorte) dentro de la población, y se consiguen ligando los valores de supervivencia obtenidos en cada nivel de desarrollo para

**Tabla 3:** Tabla de vida estática para las hembras del ciervo común (*Cervus elaphus*) de la isla escocesa de Rhum (Lowe 1969 citado en Begon y Mortimer 1986).  $a_x$ : N° de individuos observados de edad x. El resto de los encabezamientos es como en la Tabla 1.

Edad (años)		Parámetros corregidos (ver texto)								
x	$a_x$	$10^3 l_x$	$10^3 d_x$	$q_x$	$m_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$\log_{10} l_x$	$k_x$
1	129	1000	116	0,116	0	1000	137	0,137	3,000	0,064
2	114	884	8	0,009	0	863	85	0,097	2,936	0,045
3	113	876	48	0,055	0,311	778	84	0,108	2,891	0,050
4	81	625	23	0,037	0,278	694	84	0,121	2,841	0,056
5	78	605	148	0,245	0,302	610	84	0,137	2,785	0,064
6	59	457	-47	-	0,400	526	84	0,159	2,721	0,076
7	65	504	-78	0,155	0,476	442	85	0,190	2,645	0,092
8	55	426	232	0,545	0,358	357	176	0,502	2,553	0,295
9	25	194	124	0,639	0,447	181	122	0,672	2,258	0,487
10	9	70	8	0,114	0,289	59	8	0,141	1,771	0,063
11	8	62	8	0,129	0,283	51	9	0,165	1,708	0,085
12	7	54	38	0,704	0,285	42	8	0,198	1,623	0,092
13	2	16	8	0,500	0,283	34	9	0,247	1,531	0,133
14	1	80	-23	-	0,282	25	8	0,329	1,398	0,168
15	4	31	15	0,484	0,285	17	8	0,492	1,230	0,276
16	2	16	-	-	0,284	9	9	1,000	0,954	-



**Figura 2.** Curvas hipotéticas de supervivencia.



**Figura 3.** Curvas de supervivencia de poblaciones concretas de diversas especies animales. Para hacer las curvas comparables, en todos los casos se ha hecho igual a 100 la duración de la vida. *Proales* es un rotífero; *Hydra* es un celentereo; *Erithacus*, *Turdus* y *Larus*, aves; *Odocoileus*, un mamífero (en Margalef 1982: 581).

dicho grupo. Dicho de otro modo, las curvas de supervivencia pueden ser consideradas como diagramas de la probabilidad de supervivencia de cada individuo recién nacido en distintas edades.

#### 4.1. Tipos de curvas de supervivencia

Pearl (1928 citado en Begon 1995) distinguía tres tipos generales de curvas de supervivencia (Figura 2): las curvas de tipo I son de poblaciones que tienen pocas pérdidas entre las primeras edades y luego muchas entre los individuos más viejos. La curva de supervivencia diagonal (tipo II) implica una tasa constante de mortalidad independiente de la edad. Las curvas del tipo III, indican una alta pérdida en las primeras edades, seguida por un periodo de pérdidas constantes y mucho más bajas.

Normalmente, las poblaciones naturales no muestran curvas de supervivencia exactamente como las curvas

"ideales" de la Figura 2, pero en muchos casos tienden a parecerse a alguno de los tres tipos. La especie humana en las naciones desarrolladas, y los animales que viven protegidos en zoológicos o laboratorios en condiciones óptimas para su desarrollo tienden a tener un tipo I de curva de supervivencia (ver Figura 3). Muchas aves muestran un tipo II de curva de supervivencia, y muchas poblaciones podrían encajar entre los tipos I y II. A menudo, un período con muchas pérdidas en las primeras etapas juveniles altera estas curvas ideales de tipo I y II. Las curvas de tipo III se dan en muchos peces, invertebrados marinos y parásitos.

#### Referencias

1. Begon, M., Harper, J. L., y Townsend, C. R. 1995. *Ecología*. Editorial Omega.
2. Begon, M., y Mortimer, M. 1986. *Population ecology*. Blackwell.
3. Krebs, C. J. 1986. *Ecología*. Ediciones Pirámide.
4. Margalef, R. 1982. *Ecología*. Omega.
5. Ricklefs, R. E. 1990. *Ecology*. Freeman.