

ECOLOGÍA DE POBLACIONES

La ecología de poblaciones es la rama de la ecología que estudia la estructura y dinámica de las poblaciones.

Podemos definir una población como el conjunto de individuos de una misma especie que habitan un mismo lugar en un mismo tiempo. Por ejemplo: la población de sapos que habita la Ciudad Universitaria, la población humana de la provincia de Buenos Aires, la población de ratas de Costanera Sur.

Pero, ¿cómo se fijan los límites?

Los individuos que forman una población son ecológicamente equivalentes:

- ❖ Presentan el mismo ciclo de vida
- ❖ Los individuos que están en un mismo estadio están involucrados en los mismos procesos
- ❖ Las tasas de los procesos son básicamente las mismas para todos los individuos o para los que están en el mismo estadio.
- ❖ Existe intercambio de información genética entre ellos

Las características y procesos del nivel poblacional están determinados por las características y procesos del nivel individual pero no son la simple suma de estos, sino que hay **propiedades emergentes**.

Características individuales	Características poblacionales
Edad o estadio	Densidad o abundancia
Tamaño	Distribución de edades o estadios
Sexo	Proporción de sexos
Comportamiento	Disposición espacial

Procesos individuales	Procesos poblacionales
Desarrollo y Crecimiento	Crecimiento poblacional
Movimientos	Cambios en la distribución de edades
Reproducción	Mortalidad
Alimentación	Natalidad
Muerte	Dispersión

Para el estudio de la población la debemos considerar interactuando con el medio ambiente:
 Sistema poblacional: Población + Ambiente



El sistema poblacional está formado por:

La población misma, que puede estar formada por subcomponentes (individuos de distintas edades, sexos, tamaños)

Los recursos: alimento, refugios, sitios de nidificación, espacio, nutrientes, radiación solar, agua.

Las condiciones: temperatura, humedad, precipitaciones, salinidad, pH, y su variabilidad

Los enemigos: predadores, patógenos, parásitos, competidores

Los amigos: simbioses, mutualistas.

La población presenta una estructura espacial, una estructura temporal y una estructura interna:

Estructura espacial	Estructura temporal	Estructura interna
<ul style="list-style-type: none"> • Disposición Espacial • Estructura de Hábitat • Metapoblaciones 	<ul style="list-style-type: none"> • Ciclos diurnos • Ciclos estacionales • Ciclos multianuales 	<ul style="list-style-type: none"> • Proporción de sexos • Proporción de edades • Proporción de tamaños o estadíos

Estructura espacial:

Disposición espacial: cómo se ubican los individuos en el espacio, es decir, si se ubican al azar, se agregan o se ubican alejados unos de otros.

Estructura de hábitat: cómo se distribuyen los individuos de una población entre distintos tipos de hábitat. Por ejemplo, en un ambiente con parches de bosque inmersos en una matriz de pastizal, hay especies de aves que usarán en mayor proporción el pastizal, mientras que otras usarán el bosque.

Metapoblaciones: cuando el ambiente habitable por los individuos de una población se encuentra **fragmentado**, cada una de las poblaciones en los fragmentos son llamadas **subpoblaciones**, y el conjunto **metapoblación**. Las subpoblaciones muestran dinámicas independientes, pero se encuentran conectadas por la **dispersión**. Hay ejemplos de metapoblaciones para distintos grupos, por ejemplo, la mariposa *Parnassius smintheus* se distribuye en subpoblaciones que ocupan parches de pradera en medio de una selva, mientras que *Ochotona princeps* (pica, conejo de roca) es un pequeño mamífero lagomorfo que habita en áreas rocosas en California. En el hábitat que utiliza, que se encuentra fragmentado, predomina vegetación con baja cobertura dominada por *Astragalus*. Este mamífero se distribuye en sub poblaciones que ocupan los distintos parches de hábitat.

Estructura temporal

La estructura temporal comprende ciclos diarios, estacionales y multianuales de abundancia. En el caso de ciclos diarios se refiere a cambios en la actividad según las horas, por ejemplo, las aves son más activas en horas de la mañana, mientras que la mayoría de los roedores son crepusculares o nocturnos. Los horarios responden en algunos casos a la necesidad de evitar predadores, pero también varía según las condiciones ambientales, como

la temperatura. Hay especies que muestran variaciones de abundancia estacional, o entre años. En algunos casos, estas variaciones se dan en forma cíclica, como en los lemmings y otros roedores del norte de Europa. Las variaciones estacionales frecuentemente están asociadas a condiciones climáticas, principalmente en temperatura y precipitación. En ambientes templados y de latitudes altas, muchos organismos se reproducen durante la época de temperaturas favorables, cuando hay mayor disponibilidad de recursos y, en el caso de endotermos, menores costos de termorregulación. La estación reproductiva determina, junto con la mortalidad por bajas temperaturas u otras causas, las variaciones de abundancia. En ambientes desérticos o semidesérticos las variaciones de abundancia pueden deberse a los cambios en la disponibilidad de agua, que a su vez afectan la disponibilidad de recursos. Los ciclos multianuales han sido relacionados con interacciones tanto con recursos (bottom up) como con predadores (top down).

Estructura interna

La estructura interna de la población se refiere a las características de sus componentes. Lo más común es caracterizar a una población según las proporciones de edades (pirámides poblacionales) o sexos. En la figura 1, las barras horizontales representan la abundancia de individuos en cada clase de edad, la porción de la barra a la derecha representa las hembras y la de la izquierda los machos (esto provee información acerca de la proporción de sexos). La parte sombreada con rojo representa los individuos reproductivos. Las diferencias en las longitudes de las barras azules representan la mortalidad entre edades.

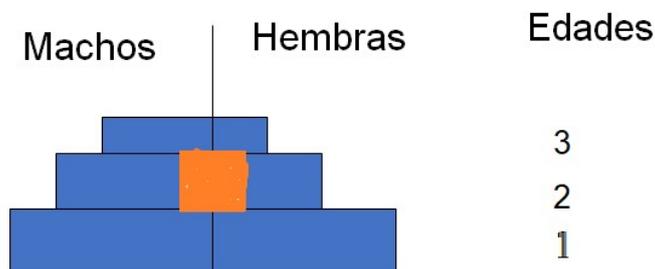


Figura 1: Ejemplo de pirámide poblacional, donde están representadas tres clases de edades. La porción roja representa los individuos en estado reproductivo.

La forma de estas pirámides (base más ancha o más angosta, diferencia entre edades) depende de las características reproductivas y de supervivencia de la población.

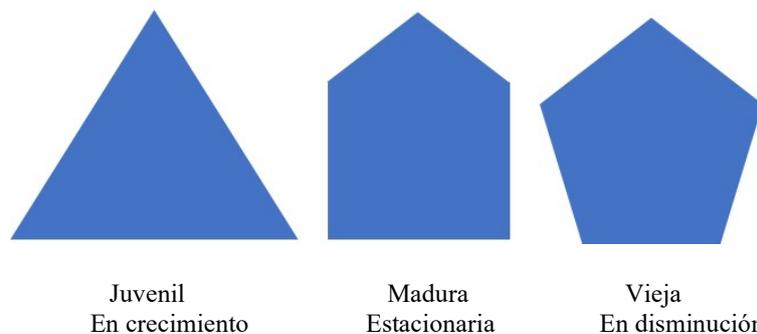


Figura 2: Ejemplos esquemáticos de tres tipos de pirámides poblacionales

En la figura 2 se muestran esquemáticamente tres tipos de pirámides: en la primera la base es ancha y la abundancia va disminuyendo hacia edades avanzadas. Esta sería una pirámide juvenil, característica de una población que está creciendo, donde hay alta reproducción. En la segunda, que corresponde a una población madura y estacionaria, la base no es mayor que las edades intermedias, mientras que la última (población vieja) se caracteriza por una baja proporción de individuos jóvenes, poca reproducción, y una población en disminución. Este tipo de pirámides son utilizadas en demografía humana, y se construyen en base a los censos de población. La forma de las pirámides de los distintos países depende de su grado de desarrollo, ingreso per cápita, inversión en salud, entre otros factores. Incluso dentro de un mismo país podemos encontrar pirámides distintas según las regiones. Por ejemplo, en 2008 la pirámide de Argentina mostraba una base ancha, pero la de Capital Federal mostraba una población envejecida (Figura 3).

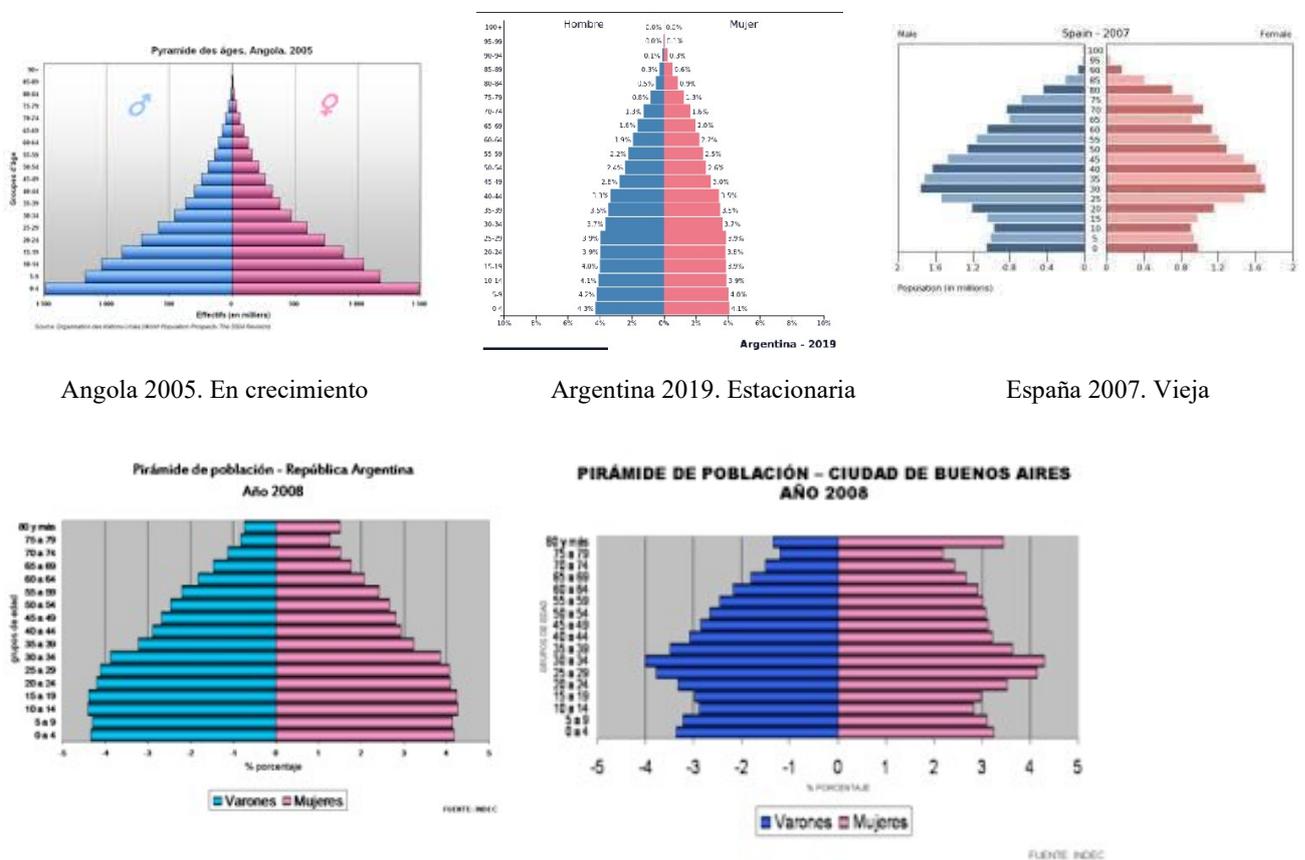


Figura 3: Ejemplos de pirámides poblacionales de distintas poblaciones humanas. Los intervalos de edades son de 5 años (0-4, 5-9, etc). Se puede observar la diferencia en la mortalidad en las primeras clases de edades entre Angola en 2005 y Argentina en 2008. En la pirámide de la Ciudad de Buenos Aires se observa un aumento de los números entre los 15-19 y los 30-34 años, lo cual mostraría la inmigración de individuos adultos.

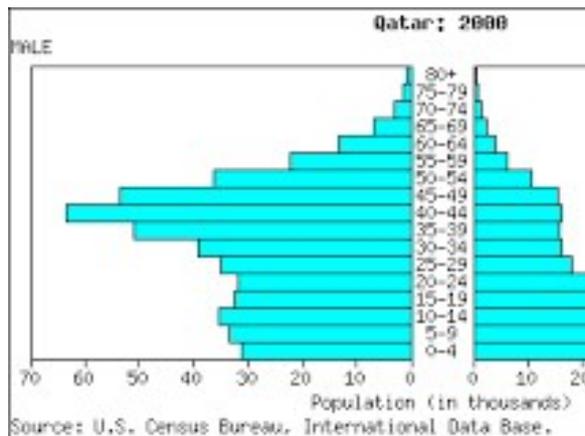


Figura 4: Pirámide de Qatar en el año 2000. Se ve el efecto de inmigración de población masculina.

Atributos de las poblaciones

Abundancia poblacional

La abundancia poblacional es uno de los principales atributos de una población y el conocimiento de la abundancia de las poblaciones y los determinantes de su variación en el espacio y el tiempo son unos de los grandes desafíos de la ecología de poblaciones. Para evaluar el estado de conservación de las especies, el riesgo económico causado por plagas, el riesgo de transmisión de enfermedades, los hábitats preferidos, es necesario contar con estimaciones correctas de abundancia.

La abundancia está determinada por factores extrínsecos e intrínsecos.. Entre los factores extrínsecos están los factores físicos del ambiente, mientras que los intrínsecos tienen que ver con la relación entre sus individuos y con otras especies. Un ambiente particular tiene la capacidad de sostener una cierta cantidad de individuos de una población, de acuerdo a la cantidad de recursos disponibles. A lo largo de la historia hubo polémicas acerca de si los principales determinantes de la abundancia eran factores externos, físicos, o si las poblaciones estaban autorreguladas. Los procesos que determinan la abundancia poblacional son la natalidad, la mortalidad, la inmigración y la emigración.

$N_t = N_{t-1} + \text{nacimientos} - \text{muertes} + \text{inmigrantes} - \text{emigrantes}$. N_t = abundancia poblacional en un tiempo t , N_{t-1} = abundancia poblacional en un tiempo anterior.

Formas de expresar la abundancia:

Tamaño poblacional: número de individuos que componen la población

Densidad poblacional: Número de individuos/Unidad de área o volumen. Podemos distinguir dos tipos de formas de estimar la densidad: la densidad **Bruta o cruda**, considerando todo el espacio, y la **Específica o ecológica**: referida al área efectivamente disponible o que es utilizada por la especie. Qué tipo se prefiera depende del objetivo de estudio. Por ejemplo, si estamos evaluando una especie plaga que afecta un cultivo, y ocupa en menor medida otros tipos de ambiente, para evaluar la incidencia sobre el cultivo es mejor utilizar la densidad ecológica. Si embargo, si uno quisiera aplicar medidas de control

y necesita evaluar los riesgos de recolonización, sería útil tener también una estimación de la densidad absoluta.

- Biomasa: masa de seres vivos/unidad de área. Cuando uno compara especies de distintos tamaños, las diferencias de abundancia pueden ser mejor reflejadas por sus biomásas relativas que por los números de individuos. Por ejemplo, un roedor de 25 gramos de peso consume mucho menos que un herbívoro grande de 500 kg, por lo que contabilizar sus números no reflejaría los efectos relativos que pueden tener sobre la vegetación.
- Cobertura/Unidad de área: También el efecto del tamaño, especialmente en plantas, puede traducirse en que cada individuo cubra un área mayor de terreno (por ejemplo, un árbol hace sombra sobre una mayor superficie que un ejemplar de pasto). En este caso, la abundancia se puede expresar en función de la cobertura en lugar del número de individuos. Si lo que estamos estudiando es la competencia entre plantas por la luz, aquella que tenga mayor cobertura (aunque sea con pocos individuos) va a ejercer mayor efecto que la de menor cobertura (aunque esta última sea más abundante en términos de número de individuos).

Los índices de biomasa y cobertura también son utilizados cuando no es fácil diferenciar los individuos. Hay muchas especies que presentan un tipo de crecimiento modular, donde a partir de un propágulo se desarrolla un módulo, que a su vez da origen a otros módulos, que pueden independizarse del original. Un ejemplo de este tipo de crecimiento son muchas plantas, pero también hay ejemplos en animales, como los corales. Una planta modular es el *Cynodon dactylon*, o gramillón, frecuentemente utilizado como césped. A partir de una semilla se desarrolla un individuo, que crece en forma vegetativa produciendo vástagos que pueden separarse del individuo original. Una población podría estar formada por un conjunto de genets (individuos genéticamente distintos entre sí) y ramets (con la misma información genética que los genets que les dieron origen).

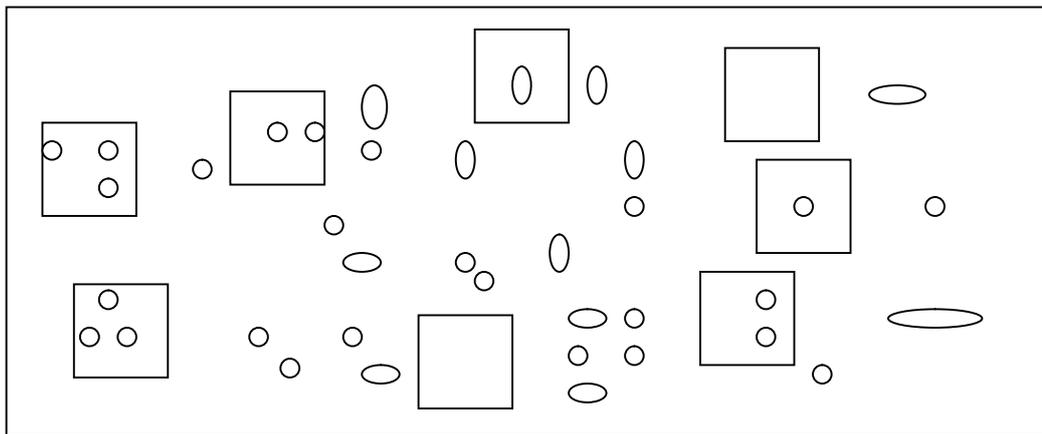
- Estimadores absolutos o relativos: En el caso de los estimadores absolutos obtenemos una estimación de la abundancia que no depende de cómo se haya muestreado ni en referencia a otra población, por ejemplo: algas por litro de agua, cantidad de perros en la ciudad de Buenos Aires. En el caso de los estimadores relativos, la estimación se realiza en relación a la intensidad de muestreo (horas hombre, horas trampa) o a la relación con otra especie, por ejemplo: número de individuos/unidad de captura, número de individuos observados/unidad de tiempo, número de lechuzas/cueva, número de cantos/tiempo de observación, número de perros/habitante

- Estimadores directos e indirectos: la estimación de la abundancia de una especie puede realizarse a través de la observación de sus individuos (estimador directo) o a través de la observación de indicios, como huellas, heces, nidos, o daños a plantas en caso de plagas (estimadores indirectos).

Tanto los estimadores relativos como los indirectos suponen que existe una relación lineal y constante entre la densidad y el índice utilizado. Sirven para comparar la abundancia entre épocas o lugares, siempre y cuando se mantenga esta relación. Si se desea comparar la abundancia de una especie de felino entre dos ambientes a través del registro de huellas, el sustrato de ambos ambientes debe ser similar en cuanto a la probabilidad de que queden marcadas huellas y al tiempo de permanencia de éstas. Por otro lado, los estimadores indirectos no dan una idea de la cantidad de individuos, porque es difícil establecer a cuántos individuos pertenecen los indicios, como huellas, nidos, o heces. Son útiles para establecer comparaciones de abundancia, aunque no se la pueda estimar en forma absoluta.

MÉTODOS DE ESTIMACIÓN DE DENSIDAD

Areales: se cuenta el número de individuos presentes por unidad de área. Un supuesto importante es que se deben contar todos los individuos presentes en el área considerada. Puede realizarse en el caso que los individuos no sean muy móviles y que sean conspicuos. A veces este método se utiliza para censar cuevas o nidos en lugar de individuos. El cuadrado puede representar toda el área que estamos estudiando, con lo cual la estimación constituye un CENSO, o puede ser una MUESTRA. Cuando no es posible o no resulta eficiente el realizar un censo en toda el área considerada, se recurre a un **muestreo**. Este consiste en tomar datos de una porción del área considerada, y luego extrapolar los resultados al área total. Para ello, si el área de estudio fuera de 6000 m², nosotros podríamos realizar censos en porciones cuadradas de 10x10m. La pregunta es: ¿cuántos cuadrados o muestras, debo tomar?



Si hiciéramos un censo en toda el área, obtendríamos 36 individuos en 6000 m², 0,006 individuos por m². A partir de las cinco muestras $D = (3 + 3 + 2 + 2 + 1) / 8 = 12 / 8 = 1,5$ individuos por 100 m² = 0,015 ind/ m². Se ve que este número de muestras arrojó un resultado muy distinto del obtenido mediante el censo.

Para que la estimación sea válida, las muestras deben ser **representativas** de la población total. Para ello deben tomarse siguiendo determinadas reglas, desarrolladas en la **Teoría de muestreo**.

Decisiones que se deben tomar respecto al muestreo:

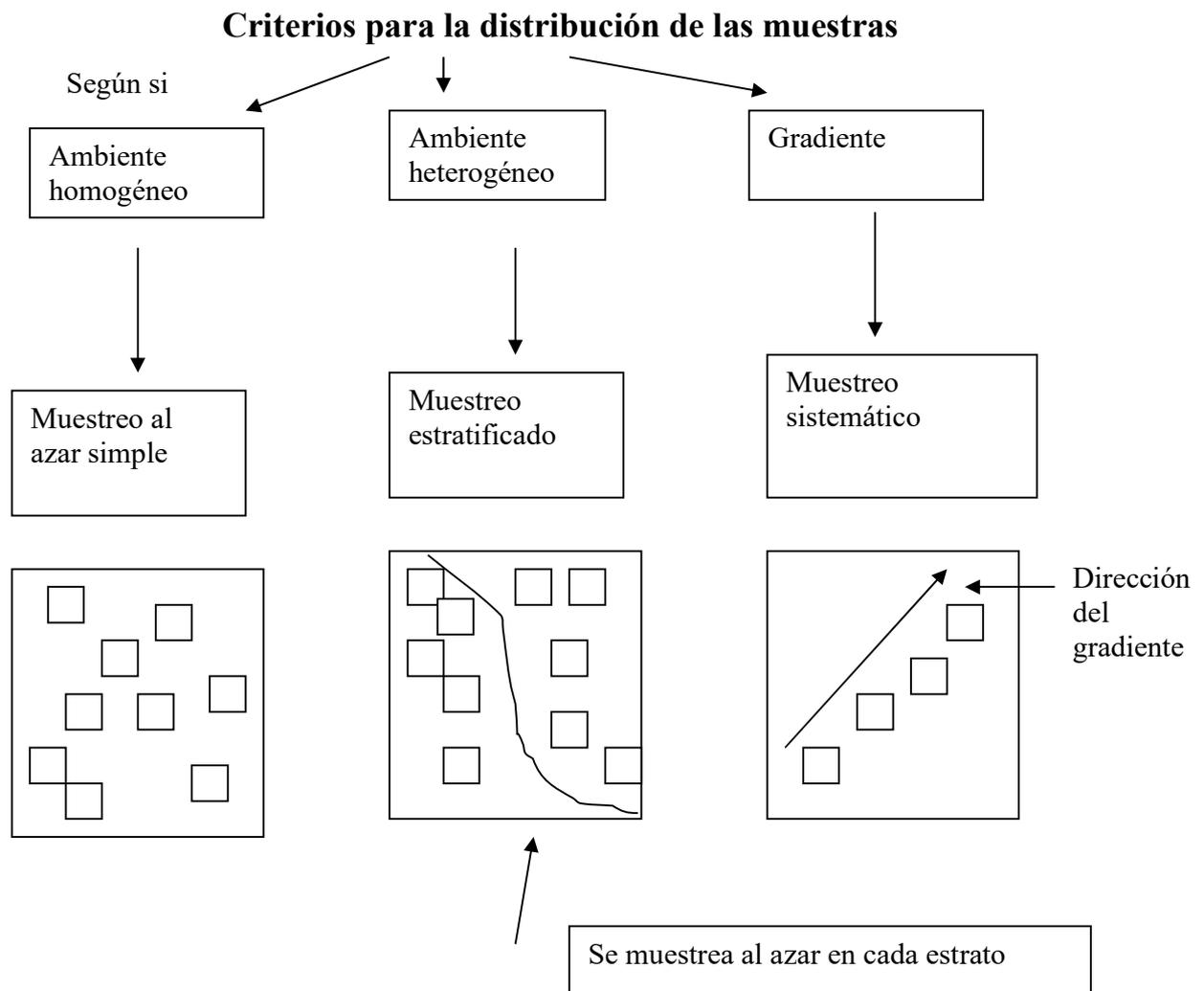
- Definición de la unidad muestral
- Forma y tamaño de las unidades muestrales
- Distribución de las muestras

- Número de muestras

Para el ejemplo de los árboles

- La unidad muestral son los cuadrados de $10 \times 10 \text{ m}^2$ (es una porción del área total)
- Distribución de las muestras en el área total: al azar
- Número de muestras: 8.

La forma de distribución de las muestras en el espacio depende de la distribución de la heterogeneidad en la abundancia de la especie que estudio, cuando los individuos están al azar, se puede realizar un muestreo completamente **aleatorio**. Si hay porciones del área con distintas probabilidades de encontrar individuos, conviene sub dividir el área en porciones homogéneas (estratos) y muestrear en cada una en forma al azar: **muestreo aleatorio estratificado**. En los casos en que encontremos un gradiente ambiental, conviene ubicar las muestras a intervalos regulares de manera que cubran todo el gradiente: **muestreo sistemático**. En un muestreo al azar, sobre todo con un tamaño de muestra pequeño, se corre riesgo que hay partes del gradiente no representadas.



Métodos de distancia de estimación de la densidad

Se basan en la medida de distancias entre individuos, que permiten estimar el área promedio ocupada por un solo individuo = densidad. El supuesto es que, dada un área fija, si los individuos se ubican al azar, a medida que haya más individuos las distancias entre ellos será menor y el área ocupada en forma exclusiva por un solo individuo será menor. Existen tres métodos principales: individuo más cercano, vecino más cercano, y el método de los cuartos o cuadrantes.

Método del individuo más cercano:

- Se eligen n puntos al azar
- Se miden las distancias entre cada punto y el individuo más cercano (y_i). Ver figura.
- $D = (n-1)/\pi \sum y_i^2$. Este es un estimador no sesgado, pero algunos autores utilizan simplemente $D = n/\pi \sum y_i^2$. El estimador se basa en el número de individuos contados (n , dividido por el área estimada que ocupan esos individuos).

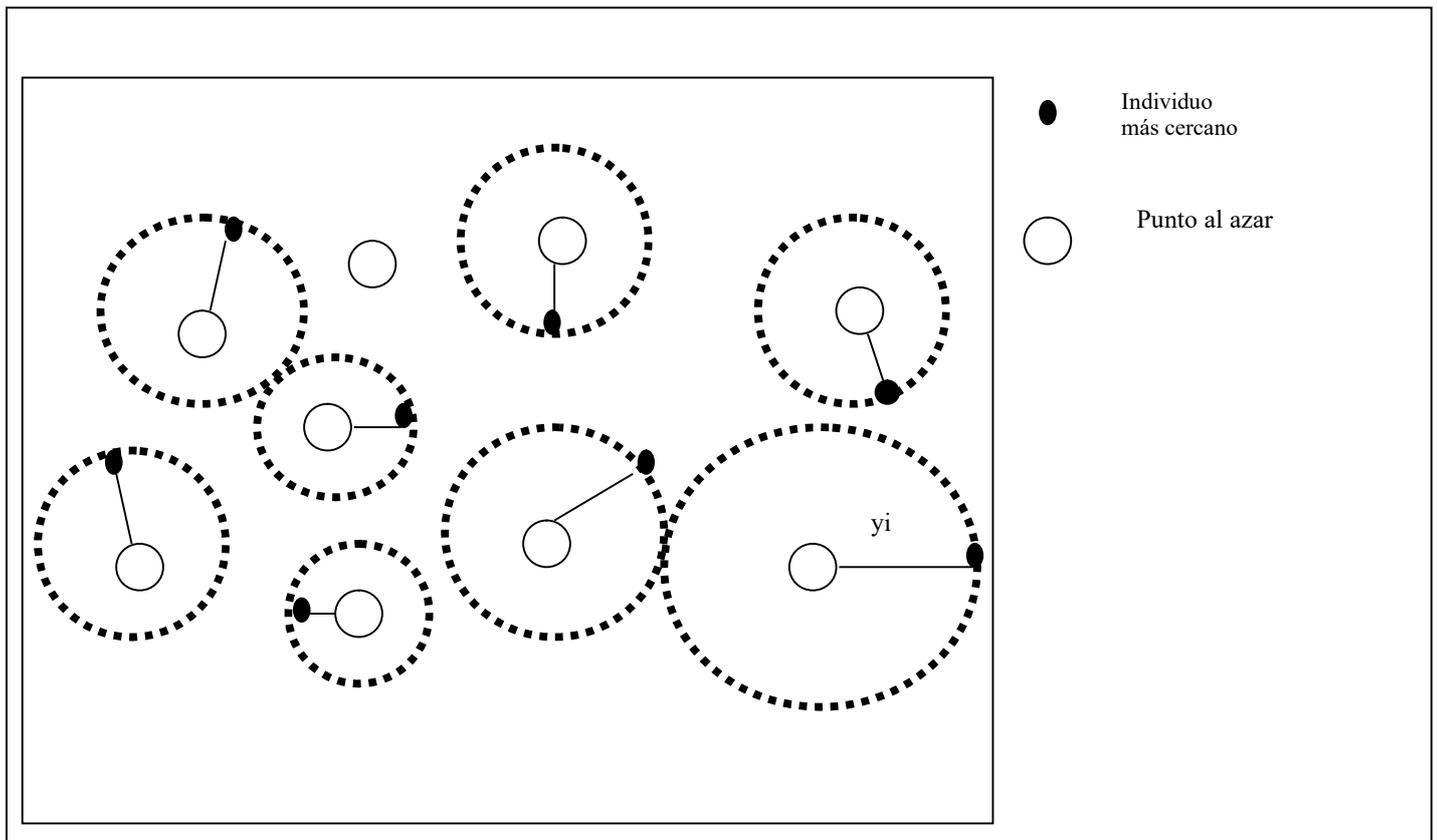
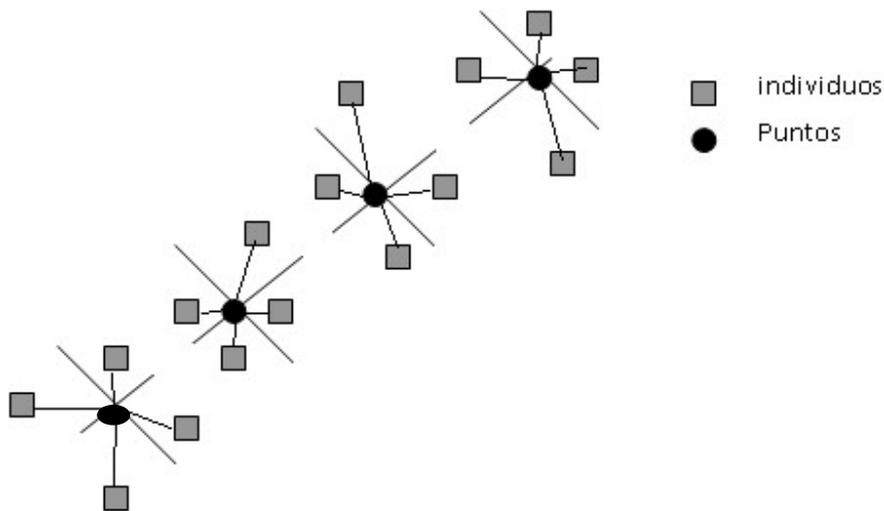


Figura: Método del individuo más cercano. Con línea interrumpida se muestran las áreas estimadas que ocupan en forma exclusiva cada uno de los individuos.

Método de los cuartos o cuadrantes:

- Se seleccionan n puntos al azar
 - Para cada punto, se definen 4 cuadrantes de acuerdo a dos rectas perpendiculares.
 - En cada cuadrante, se mide la distancia del punto al individuo más cercano (y_i),
 - Densidad = $4(4n-1) / \pi \sum \sum y_{ij}^2$ donde n = número de puntos, i varía de 1 a n , j varía de 1 a 4.
- La estimación de densidad por los métodos de distancia es válida cuando la disposición espacial de los individuos es al azar. Los puntos son seleccionados al azar o, en algunos casos, se ubican puntos sobre transectas elegidas al azar. Las distancias entre puntos deben ser tales que no se cuente el mismo individuo en dos puntos distintos.



Métodos de captura

Se utilizan cuando los individuos de la población no son fácilmente visibles y cuando son móviles.

Existen dos métodos principales: el de captura, marcado y recaptura y el de captura con remoción.

Método de captura y recaptura

Se instala un aparato de muestreo, que pueden ser trampas, por ejemplo para roedores, o redes de niebla, para aves y murciélagos.

Estas se revisan luego de un cierto tiempo, dependiendo de la especie estudiada, acá lo vamos a ejemplificar con días.

El primer día de captura (día 1) se capturan n_1 individuos. Se marcan y se liberan.

El segundo día (día 2) se capturan n_2 individuos. De ellos, algunos están marcados (n_{21}).

Si el muestreo se realiza al azar, la proporción de individuos marcados en la población después del día 1 ($n1/N$) debe ser la misma que la proporción de marcados que se captura en la muestra del día 2 ($n21/n2$).

$$n1/N = n21/n2 \quad \text{de donde } N \text{ (tamaño poblacional)} = n1 * n2 / n21$$

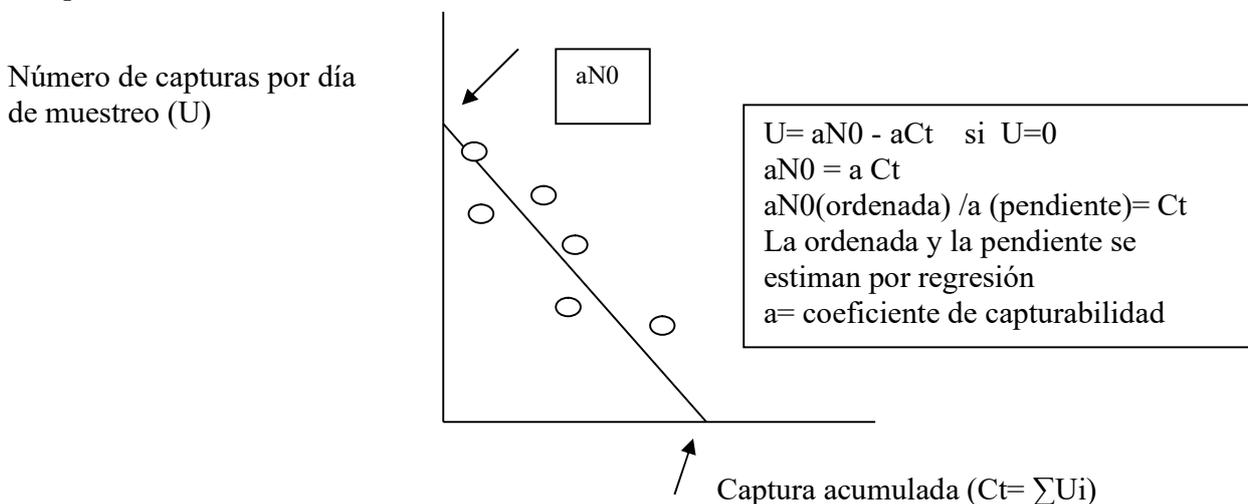
Con este método estimamos un número de individuos, no una densidad. Para conocer la densidad (número de individuos por unidad de área), deberíamos estimar el área de influencia de nuestro sistema de captura (de acuerdo al área que cubren las trampas y el área de acción de los animales).

Suposiciones:

- Muestreo al azar
- Ni la marca ni haber sido capturado afecta la capturabilidad (es decir, un individuo que fue capturado no va a rehuir las trampas, o al revés, sentirse atraído hacia ellas).
- Todos los individuos tienen la misma probabilidad de ser capturados (no debe haber un sector de la población con menor probabilidad de ser capturado)
- La población es cerrada, no hay nacimientos, muertes, inmigraciones ni emigraciones (al menos mientras se realiza la estimación)
- No hay pérdidas de marcas

Captura con remoción

- Se captura individuos, se los retira de la población. Se repite en varias ocasiones.
- Se grafica el número de individuos capturados por ocasión de muestreo en función del número acumulado de capturas (ver figura)
- Se estima la ecuación de una recta, donde corta el eje de las X (no se capturan más individuos, se capturaron todos) corresponde a la densidad estimada.
- Se asume que lo que se captura en cada ocasión es proporcional al tamaño poblacional. La constante de proporcionalidad es la capturabilidad (a). Por ejemplo, $a=0,1$. Si al principio del muestreo hay 100 individuos en la población ($N0=100$), el primer día $U= 10$ ($100 \times 0,1$), el segundo día $U= (100-10) \times 0,1= 9$, y así sucesivamente.
- Un supuesto es que en cada ocasión de muestreo se captura una parte significativa de la población.



Lo que vamos a estimar es la abundancia al inicio del muestreo, es decir, antes de remover individuos de la población, es decir, N_0 .

De acuerdo a la ecuación que describe cómo varía la captura por unidad de esfuerzo (U) en función de la captura acumulada (C_t), puedo obtener el valor de la ordenada, que es la captura por unidad de esfuerzo antes de remover $U_0 = aN_0$, y la pendiente, a .

Cuando $U = 0$ (ya capturé todos los individuos de la población, $aN_0 = aC_t$). Para estimar N_0 (C_t cuando U es igual a 0), divido la ordenada por la pendiente.

Para estimar el valor de N_0 no es necesario remover todos los individuos de la población, sino que se necesitan suficientes puntos como para poder estimar la ecuación de la recta U_i versus C_t .

Una variante de este método es aplicada a muestreos de captura, marcado y recaptura, donde la captura por unidad de esfuerzo (U) representa la cantidad de individuos sin marcar que se captura en cada ocasión, y la captura acumulada (C_t) es el total de individuos que fueron marcados previamente a la ocasión de muestreo.

Disposición espacial

La disposición espacial es el patrón de ubicación de los organismos en el espacio. Está determinada por los rangos de tolerancia frente a las condiciones ambientales, por los requerimientos de recursos, por las interacciones con otros individuos (competidores, predadores), por la forma de reproducción y dispersión de propágulos y por factores históricos. Según la escala espacial que estemos considerando, hablaremos de distribución geográfica, distribución por hábitat o disposición espacial dentro de un hábitat.

Vamos a considerar el último caso: la disposición espacial de los individuos de una población puede describirse en términos de la distribución estadística de los valores de densidad por unidad de espacio.

Podemos considerar tres tipos principales de disposición: **al azar**, cuando el espacio habitable es continuo y homogéneo, y no existen interacciones entre individuos. La probabilidad de ser ocupados es la misma para todos los puntos del espacio y no depende de la presencia de un organismo previamente en él. En la disposición **contagiosa** el espacio habitable es discontinuo (heterogéneo) y/o existen interacciones entre individuos. La probabilidad de ser ocupados no es la misma para todos los puntos del espacio (va haber zonas con muchos y zonas con pocos individuos). Las agrupaciones se pueden dar porque las condiciones del ambiente difieren entre sitios (por ejemplo, los bichos bolita se agrupan en las zonas húmedas), o porque los individuos tienen comportamiento social (animales que se agrupan en colonias, como las cotorras). También puede ser consecuencia de la forma de reproducción: cuando una planta se reproduce en forma vegetativa por estolones, o animales por gemación, los individuos suelen quedar agrupados. Ej: cañas. Un tercer tipo

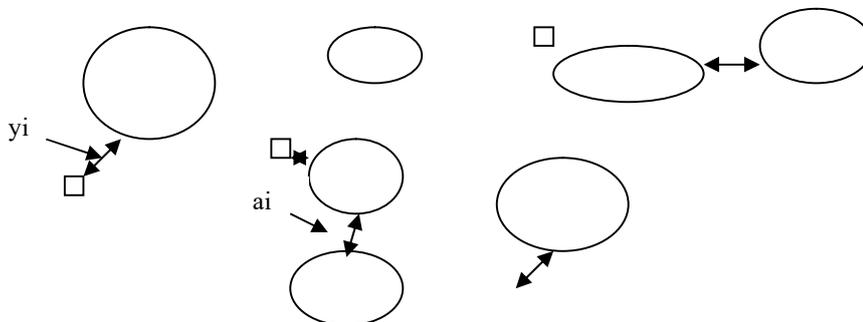
de disposición espacial es la **uniforme o regular**, donde el espacio habitable es continuo pero existen interacciones entre individuos que hacen que donde está un individuo sea menos probable que se instale otro. La probabilidad de ser ocupado no es la misma para todos los puntos del espacio. Ejemplos: plantas que segregan sustancias alelopáticas por las raíces que impiden el establecimiento de otras plantas. Hay árboles que por competencia impiden el establecimiento de renovales bajo su copa. Muchas aves delimitan un territorio, dentro del cual no se instalan otros individuos. Esta separación a veces se da sólo entre individuos del mismo sexo o edad, por ejemplo los que se distancian son machos adultos reproductivos, pero se pueden agrupar con hembras o juveniles.

Formas de evaluar la disposición espacial:

Método de parcelas: Si uno realiza un muestreo en que estima la cantidad de individuos por parcela (los cuadrados del ejemplo de los árboles), si la disposición es al azar, la distribución del número de individuos por parcela seguirá una distribución de Poisson. En esta distribución, la media es igual a la varianza. Si, por el contrario, los individuos se encuentran agregados, la varianza será mayor que la media, y si se encuentran distribuidos regularmente, la varianza será menor que la media.

Índice $V/M = 1$ para disposición al azar, $V/M > 1$ para disposición contagiosa y $V/M < 1$ para disposición regular. Se calcula el índice y un intervalo de confianza, si incluye el 1 se acepta azar, si no incluye 1, y los valores son más altos, se acepta contagio, por último si no incluye el 1 y los valores son más bajos, se acepta una disposición uniforme. Este método tiene sus limitaciones, y para probar mejor el ajuste de los datos a las distintas distribuciones conviene comparar los valores de frecuencias observadas de celdas con distinto número de individuos con las esperadas de acuerdo a cada tipo de distribución.

Métodos de distancia: se basan en que si los individuos se disponen al azar, las distancias entre individuos elegidos al azar y sus vecinos más cercanos serán aproximadamente iguales a las distancias entre puntos al azar y los individuos más cercanos a los puntos. Si los individuos están agrupados las segundas distancias tenderán a ser mayores que las primeras, mientras que si la disposición es uniforme, las distancias entre puntos e individuos serán menores que entre individuos.



$\Sigma y_i^2 / \Sigma a_i^2 = 1$ para disposición al azar
 $\Sigma y_i^2 / \Sigma a_i^2 > 1$ para disposición contagiosa

$\Sigma y_i^2 / \Sigma a_i^2 < 1$ para disposición regular

□ = punto al azar

○ = individuo al azar

Bibliografía

Krebs, Ch. J. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row. Nueva York.

Seber, G.A.F. 1973. The estimation of animal abundance and related parameters. Griffin. Londres.

Sharov, A. 1996. Quantitative population ecology.

<http://gypsomoth.ento.vt.edu/~sharov/Popecol/popecol.html>