

COMENTARIO

## El uso de la experimentación en ecología: supuestos, limitaciones, fuentes de error, y su status como herramienta explicativa

The use of experimentation in ecology: assumptions, limitations, sources of error, and its status as an explanatory tool

PATRICIO A. CAMUS<sup>1</sup> y MAURICIO LIMA<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, P. Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile

<sup>2</sup>Instituto Nacional de Pesca, Constituyente 1497, Montevideo, Uruguay. Dirección actual: Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, P. Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile

### RESUMEN

El experimento se considera una de las herramientas más poderosas para establecer la causalidad de un fenómeno ecológico, y su uso está tan ampliamente difundido que ha llegado a confundirse con el uso riguroso del método científico. En este trabajo mostramos que los experimentos, en particular los de terreno, están sujetos a una serie de limitaciones y fuentes potenciales de error. Si estas no son reconocidas por el investigador, la validez e interpretación de los resultados experimentales quedan sometidas a serio cuestionamiento. La apreciación de estos problemas ha cambiado a través del tiempo, y en primer lugar revisamos algunos trabajos significativos que evaluaron el uso de experimentos hasta mediados de los años ochenta. Los principales aspectos considerados fueron fallas estadísticas de diseño y evaluación, y fallas en el esquema lógico de inferencia, generalmente asociado al método hipotético-deductivo. En segundo lugar, abordamos aspectos aún no incorporados plenamente en la problemática experimental. Los principales son la diversidad y complejidad de la conducta dinámica de las poblaciones y su incidencia en los análisis multispecíficos (comunitarios), y la estructura espacial (autocorrelación) que compromete la independencia estadística de las observaciones. Finalmente discutimos aspectos generales sobre tipos de causalidad y explicación en la inferencia biológica, y su relación con el enfoque experimental. No existe ningún vínculo necesario entre experimento, causa y explicación, y el experimento difícilmente será una herramienta poderosa a menos que sus limitaciones, supuestos, y condiciones sean tomados en cuenta.

**Palabras clave:** experimento, inferencia, dinámica, explicación, causalidad

### ABSTRACT

Experiments are considered one of the most powerful tools to establish causality in ecological phenomena, and their use is so widespread that this practice is usually confounded with the rigorous use of the scientific method. In this work we show that experiments, particularly those carried out in the field, are subject to a series of limitations and potential sources of error. If these are not recognized by the researcher, the validity and interpretation of experimental results can be seriously questioned. The appreciation of such problems has changed in time, and we first review some significant works dealing with the use of experiments until mid eighties. Their main concerns were statistical flaws in design and evaluation, and logical flaws in the scheme of inference in relation to the hypothetico-deductive method. Secondly, we address some topics still not fully appreciated in the experimental approach. The main aspects are the diversity and complexity of the dynamic behavior of populations and its influence on multispecific (community) analyses, and the spatial structure (autocorrelation) compromising the statistical independence of observations. We finally discuss general aspects on kinds of causality and explanation in biological inference, and their relationship with the experimental approach. There is no necessary link among experiment, causality and explanation, and the experiment will hardly be a powerful tool unless its limitations, assumptions and conditions are taken into account.

**Key words:** experiment, inference, dynamics, explanation, causality

“Entonces, si de todo lo relativo a los dioses oyes .. las explicaciones .. que interpretan los mitos con recogimiento y filosofía, .. y crees que .. ninguna acción que puedas llevar a cabo merecerá más favor de los dioses que tu convencimiento de su verda-

dera naturaleza, llegarás a evitar de ese modo un mal mayor que el ateísmo: la superstición”

Plutarco, ca. 80 D.C.

## INTRODUCCION

Uno de los enfoques metodológicos más usados en la ecología de poblaciones y comunidades es el experimental, que en general es preferido o considerado más riguroso que los protocolos denominados correlacionales. Durante los años sesenta, el enfoque experimental en ecología ganó muchos adeptos, llegando incluso a involucrarse en una árida controversia (véase por ejemplo Kareiva 1989) con la llamada 'ecología teórica' (un enfoque principalmente matemático). Esta controversia, como otras bien conocidas (e.g. denso-dependencia versus denso-independencia, competencia versus nulismo, etc.), fue en general una dicotomía mal planteada que no podía ser resuelta adecuadamente, y en la actualidad podría considerarse 'superada' (Kareiva 1989).

Hay varias razones por las cuales el enfoque experimental fue y sigue siendo considerado imprescindible. Una de las principales es la creencia en que el experimento es la herramienta más poderosa disponible (ver por ejemplo Hairston 1989, pág. 12) para desenmascarar las causas involucradas en la generación de patrones, y por tanto es una herramienta (o la única) capaz de *explicar* un fenómeno natural (las cursivas son nuestras para resaltar dos elementos cruciales en el enfoque experimental y en este artículo). Sin embargo, desde comienzos de los años ochenta, cuando ya existía una enorme cantidad de literatura basada en resultados experimentales, algunas evaluaciones críticas mostraron que los ecólogos incurrieran con lamentable frecuencia en errores serios asociados a una o más etapas del procedimiento experimental. Entre estos trabajos críticos destacamos los realizados por Underwood (1981, 1990), Haila (1982), Bender et al. (1984), Hurlbert (1984), y Underwood & Denley (1984). Hay por supuesto un cuerpo importante de literatura, pero los trabajos citados, a nuestro juicio, no sólo contienen los argumentos esenciales de crítica sino que además los exponen de forma precisa y accesible a cualquier ecólogo con conocimientos básicos en inferencia estadística. Estos

trabajos caracterizan lo que llamaremos 'primera etapa de crítica', y resumiremos los aspectos principales en la sección siguiente (nota: las comillas simples son nuestras y las dobles indican palabras no españolas o nuestra traducción de citas de texto en inglés).

En los años posteriores es posible advertir que la calidad de la planificación, diseño y evaluación de experimentos en la literatura ecológica ha aumentado notablemente, y es muy probable que los trabajos citados hayan cumplido su parte en ello. No obstante, el avance en diferentes campos de la ecología, y en particular en dinámica poblacional y sus aspectos aplicados (e.g. conservación, estudio de plagas) y asociados (e.g. análisis de estructura espacial y series de tiempo), ha puesto en juego otros elementos de crítica relativos a la posibilidad de tratar a las poblaciones biológicas como sistemas dinámicos (Schaffer 1985b). Si bien varios de estos elementos estaban básicamente desarrollados a fines de los años setenta (e.g. ver May 1974 y Hassel et al. 1976), en la actualidad han alcanzado la suficiente importancia como para requerir una re-evaluación del enfoque experimental. Esta última, que llamaremos 'segunda etapa de crítica', será discutida en la segunda sección principal del comentario.

En ambas secciones se incluyen además planteamientos generales pero que usualmente no son tratados en forma explícita al ejecutar un experimento. Debemos indicar que este trabajo no intenta argumentar en contra del uso de experimentos en ecología, sino analizar algunas condiciones bajo las cuales es posible o no realizarlos, o interpretar adecuadamente sus resultados. Tampoco pretendemos efectuar una revisión exhaustiva de la literatura, ni efectuar un contraste entre la experimentación y otros enfoques. Nos hemos basado en aspectos globales independientes del sistema y organismo en estudio, considerando principalmente experimentos de terreno, y en general no discutimos trabajos o autores específicos. Nuestra intención no es analizar en detalle aspectos estadísticos, matemáticos o epistemológicos, sino indicar cuáles son los problemas más comunes, sus implicancias, y si es pertinente en qué for-

ma pueden solucionarse. Gran parte de los tópicos analizados son también relevantes para otros enfoques no experimentales, pero hemos decidido centrar el análisis en la experimentación debido a su importancia y popularidad. Por otro lado, intentamos sugerir que no existe ningún vínculo directo o necesario entre abordar un problema ecológico usando el enfoque experimental y obtener una *explicación* científica para ese problema. Los experimentos no son la herramienta más poderosa disponible (si tal herramienta existe), y al usarlos, el lograr un acercamiento a la causalidad de un fenómeno dependerá en forma sustantiva de la claridad con que se establezcan sus condiciones iniciales y supuestos, el marco teórico en que se interpretan sus resultados, y los límites hasta donde es posible generalizar o elaborar sus conclusiones.

Muchos conceptos en ecología son constructos no operacionales, ya que distintos investigadores ante una misma situación terminan con resultados diferentes, pero existen también los llamados 'pseudocognatos', o conceptos "cuyo significado parece tan intuitivamente obvio que no necesitan ninguna especificación, pero en realidad ... están sujetos a tantas definiciones intuitivas distintas como para ser ambiguos" (Peters 1988). Pensamos que algo análogo ocurre con el experimento debido la cantidad de problemas que se revelan en su uso través del tiempo, y el riesgo a controlar es que el mismo concepto de experimento se llegue a transformar en un pseudocognato.

#### PRIMERA ETAPA DE CRITICA

##### *Problemas relativos al análisis estadístico*

La ecología marina fue una de las principales impulsoras del enfoque experimental, a partir de trabajos ahora clásicos como los de Connell (1961), Paine (1969) y Dayton (1971), entre otros. De hecho, Hairston (1984), comentando metodologías no experimentales usadas en la ecología de comunidades terrestres, nota deficiencias (una "agonía" en sus términos) que sólo serían subsanadas por la "aplicación auto-

conciente de un método científico riguroso" (refiriéndose a la experimentación), resaltando que "su éxito en comunidades intermareales rocosas es alentador". Al respecto, un simposio reciente ("Cambiano las perspectivas sobre problemas de larga permanencia en ecología"; Utah, U.S.A., 1990; 75° aniversario "Sociedad de Ecología de América"), intentó evaluar los progresos hechos durante este siglo en los tópicos más importantes en ecología (véase las reseñas de Baker 1991, Murdoch 1991, y Werner 1991). El tema de las interacciones bióticas y estructura comunitaria fue abordado por R.T. Paine, uno de los impulsores y más entusiastas defensores del enfoque experimental, quien consideró que la ecología había desarrollado finalmente una "visión moderna", fundamentada en el paradigma experimental. Tal visión habría estado presagiada en los experimentos de Darwin y Gause, y lo que la reemplazó "durante mucho de la historia temprana de la ecología, sin embargo, fue lo que Paine denominó (con sólo ligeras disculpas por la ofensa implicada) 'numerología' o la cuantificación de patrón en diversas maneras" (Werner 1991). Tales afirmaciones, que dejan fuera de la ecología a cualquier procedimiento no experimental, son en nuestra opinión algo más que discutibles, pero ciertamente la experimentación ha sido históricamente importante en diversas disciplinas. No sorprende entonces que una de las primeras evaluaciones críticas se refiera a los experimentos efectuados en biología y ecología marina. En ella, Underwood (1981) analizó específicamente la aplicación de diseños de análisis de varianza (ANDEVA) en un total de 151 trabajos publicados entre 1968 y 1978. De ellos sólo 8 contenían información suficiente para evaluar la adecuación de los procedimientos al problema y el uso correcto del ANDEVA, y los 143 restantes carecían de algún elemento para una evaluación apropiada. Underwood encontró en general problemas que se referían principalmente a: a) errores en el modelo de ANDEVA escogido o en la presentación de sus resultados (38 trabajos), b) uso de un ANDEVA inapropiado para el diseño particular del experimento (62), c) mala eje-

cución del ANDEVA (51), d) no comprobación del supuesto de homocedasticidad (97), y e) errores en la interpretación del ANDEVA (35). Puede apreciarse que muchos trabajos incurrieran en más de uno de los errores indicados. Sólo en 18 trabajos el uso de ANDEVA fue considerado correcto, y a 13 se les consideró correctos dándoles el “beneficio de la duda”. La conclusión de Underwood (1981, p. 517) es obvia: “los análisis de varianza son ampliamente usados en la investigación ecológica y biológica marina, pero no son ampliamente usados en forma correcta”. Es interesante notar la similitud entre este comentario y otro mucho más reciente efectuado por Fowler (1990), al analizar problemas estadísticos más generales (véase más adelante): “Las técnicas estadísticas son algunas de las más ampliamente usadas, y más mal usadas, de cualquiera de las técnicas utilizadas por los ecólogos”. Para reforzar este último comentario, podemos indicar que actualmente los ANDEVA continúan siendo esquivos a los ecólogos, aunque en aspectos un poco más sutiles. Por ejemplo, un análisis reciente de Bennington & Thayne (1994), que consideró 303 artículos (de un total de 675) conteniendo algún tipo de ANDEVA publicados en las revistas *Ecology* y *Evolution* durante 1990 y 1991, muestra que hay un grado de confusión importante al decidir si los efectos experimentales a tratar son fijos (i.e., si incluyen a *todos* los niveles de interés del efecto, escogidos específicamente por el investigador) o aleatorios (i.e., cuando los niveles representan una *muestra aleatoria* de una población de niveles posibles, y no fueron seleccionados por algún criterio). De los 303 artículos, 226 usaron modelos de ANDEVA de dos vías o mayores, y de ellos en el 63 % el tipo de efecto no fue explicitado por los autores, ya sea por omisión o desconocimiento, y consecuentemente fue difícil o imposible decidir si el tipo de análisis correspondió correctamente al tipo de modelo de ANDEVA (i.e., completamente fijo, completamente aleatorio, o mixto). Es un error común tratar efectos que son aleatorios como si fueran fijos, en parte quizás por influencia de los programas computacio-

nales estadísticos ‘enlatados’ (i.e. el usuario no puede modificar las opciones que se le presentan, o hay una sola opción disponible), o incluso de varios programas estadísticos más avanzados que suponen, por defecto, que *todos* los efectos del ANDEVA son fijos, a menos que el usuario especifique otra cosa. También, los modelos completamente fijos son más simples de resolver que los completamente aleatorios, y mucho más simples que los mixtos, pero en general no es el investigador quien decide el tipo de modelo usar, sino la situación experimental en cuestión.

#### *Problemas relativos a la decisión estadística*

La revisión de Bennington & Thayne (1994) vuelve a llamar la atención sobre el mal uso del ANDEVA, pero ya sobre aspectos particulares. La crítica mucho más amplia de Underwood (1981), aunque mal recibida por algunos autores, fue sin embargo pertinente y rigurosa, y llamó la atención sobre la responsabilidad del investigador cuando usa procedimientos con supuestos conocidos y con resultados que, la mayor parte de las veces, tienen una sola interpretación estadística (la interpretación biológica es un aspecto muy diferente y claramente distinto a la dócima estadística de hipótesis, aunque no está separado de ella).

Fowler (1990), basada en su experiencia editorial, comentó sobre los 10 problemas estadísticos más reiterativos en las publicaciones ecológicas, todos los cuales son pertinentes a una o más partes del procedimiento experimental. En particular es importante destacar los relativos a la decisión estadística en las pruebas de hipótesis. Yoccoz (1991) ha comentado a su vez sobre el “uso, sobreuso y mal uso de las pruebas de significancia en biología evolutiva y ecología”. Este autor analizó 120 artículos publicados recientemente en 6 revistas especializadas de prestigio, tomando en cuenta problemas relativos a los criterios de decisión, especialmente sobre el mítico valor de  $\alpha = 0,05$ , el cual “ha llegado a ser el límite absoluto entre dos mundos: diferencia por un lado, igualdad por el otro”. Nociones como ésta han sido desde siempre criticadas por los

estadísticos, crítica que por alguna razón no ha logrado permear la práctica estadística en ecología. Muchas veces al resultado final de un experimento se le asigna o no relevancia según un cierto nivel de probabilidad alcanzado, el cual es comparado generalmente contra 0,05 dejando por lo general dos resultados: *significativo*, que es considerado casi como una “palabra mágica” (Yoccoz 1991) que nos autoriza a apoyar el resultado, y *no significativo*, que usualmente asociamos con ‘sin valor’ o ‘sin importancia biológica’. No obstante, como indica Yoccoz (1991) el error más común, y a la vez el más importante, es confundir significancia biológica con significancia estadística, ya que esta última depende de las condiciones específicas en que se realiza la prueba (e.g. tamaño de las muestras, número de comparaciones realizadas, etc.) y en general cambiará si cambian también las condiciones.

Otro problema común asociado al anterior es que por lo general la potencia estadística de la inferencia que se aplica a los resultados del experimento rara vez es evaluada. Esto intriga particularmente a los estadísticos, pero no ha parecido preocupar mayormente a los ecólogos. De hecho hay muy pocos trabajos ecológicos que traten explícitamente el problema de la potencia estadística, definida como “la probabilidad de que una prueba particular resultará en el rechazo de la hipótesis nula a un nivel de  $\alpha$  particular cuando esa hipótesis nula es, de hecho, falsa” (Rotenberry & Wiens 1985). Por ejemplo, el análisis anterior de Yoccoz (1991) reveló que en *ninguno* de los artículos revisados se había considerado la potencia de la prueba. Toft & Shea (1983) y Rotenberry & Wiens (1985) han analizado el problema de la potencia en un contexto ecológico comunitario, buscando estándares de comparación similares para resultados estadísticos considerados tanto negativos (e.g.,  $p > 0,05$ ) como positivos (e.g.,  $p < 0,05$ ) en función del análisis de la potencia estadística. La potencia es a su vez función del alfa y del tamaño muestral, pero también es función positiva del tamaño del efecto (TE), definido como el grado al cual el fenómeno en estudio está presente en la población o la

magnitud del alejamiento de la hipótesis nula. El problema es evaluar el TE esperado, ya que los resultados del análisis de potencia son altamente sensibles a los cambios en TE, mostrando la fragilidad de las conclusiones al depender de una decisión subjetiva del investigador sobre la magnitud del TE. Estos aspectos han sido muy poco considerados en la experimentación ecológica, y es importante al menos recordar que, cuando no se realiza un análisis de la potencia, la confiabilidad de la decisión que se toma (aceptar o rechazar un efecto postulado) dependerá en forma no conocida de otros factores. Este problema no es nuevo en ecología, pero el aumento en el uso de experimentos y técnicas estadísticas lo hace cada vez más importante.

Ya a fines de los años ochenta el uso de experimentos en ecología había aumentado significativamente. Hairston (1989) lo atestigua revisando los cambios en la proporción de artículos experimentales publicados en tres revistas especializadas: *Ecology* (desde 3,3 % en 1959 a 35,3 % en 1987), *The Journal of Animal Ecology* (4 % en 1959 a 32 % en 1987), y *The Journal of Ecology* (13,9 % en 1959 a 22,4 % en 1987). Sólo como referencia, al escribir este artículo los números más recientes de *Ecology* (75[6]) y *The Journal of Ecology* (82[3]) contenían, respectivamente, 58,3 % ( $n=24$ ) y 70 % ( $n=20$ ) de artículos de investigación que incluían experimentos manipulativos (*sensu* Hurlbert 1984; véase más adelante). Intentando una comparación con Chile (donde no existen revistas especializadas en ecología), de 37 artículos de investigación ecológica publicados en 1992 y 1993 en la *Revista Chilena de Historia Natural* (sin contar estudios taxonómicos, morfométricos, paleoecológicos y paleontológicos), 24,3 % incluían al menos un experimento manipulativo. Esta cifra es importante tomando en cuenta el ámbito general de la revista, y que los experimentos no manipulativos (véase más adelante) no fueron contabilizados.

Por lo anterior, es importante seguir reforzando el aspecto de la rigurosidad en el uso de experimentos, ya que su formulación y evaluación estadística son sólo algunos de sus aspectos críticos. Para Hurlbert

(1984), un experimento tiene cinco componentes (nosotros agregaríamos que son *cuando menos* cinco): 1) hipótesis, 2) diseño experimental, 3) ejecución experimental, 4) análisis estadístico y 5) interpretación. Entre ellos, Hurlbert (1984, p. 188) considera que “claramente la hipótesis es de primaria importancia, porque si no es, por algún criterio, ‘buena’, incluso un experimento bien conducido será de poco valor”.

*Problemas relativos al planteamiento estadístico*

Hurlbert (1984), en un trabajo ya clásico considerado “provocativo” por algunos autores (Hairston 1989), efectuó una nueva revisión de literatura experimental, pero esta vez con un énfasis distinto al de Underwood (1981), cuya revisión, y también otra por Connell (1974; citada en Hurlbert 1984), las calificó como “demasiado educadas e incluso apologísticas”. Hurlbert (1984), en cambio, opinó que citar trabajos específicos es fundamental respecto a lo que se espera de una revisión así, y por ello no ofreció “ni anonimato ni admiración”. Además, Hurlbert privilegia aspectos prácticos, indicando que “la calidad de una investigación depende de mucho más que un buen diseño experimental, ya que .. [éste] .. por sí mismo no es ninguna garantía del valor de un estudio”, y añade que la mayoría de los trabajos analizados, “a pesar de errores de diseño o estadísticos, contienen sin embargo información útil”. Hurlbert analizó 176 experimentos publicados desde 1960 en adelante (hasta el momento de su artículo), con objeto de evaluar la presencia de lo que llamó pseudoreplicación, definida como “el uso de estadística inferencial para probar el efecto de tratamientos con datos de experimentos donde ya sea los tratamientos no están replicados (aunque las muestras pueden estarlo) o las réplicas no son independientes estadísticamente”. En ANDEVA, esto equivale a usar un término de error equivocado en la décima de un efecto de tratamiento, y como concepto se refiere a “una combinación particular de diseño experimental (o muestreo) y análisis esta-

dístico, la cual es inapropiada para probar la hipótesis de interés”. En general, el término pseudoreplicación es un neologismo aplicado a lo que usualmente se denominaba en estadística efectos ‘confundidos’ (“counfounding”; ver Underwood 1990), referido a la falta de réplicas verdaderas. Un caso típico es efectuar repeticiones que se consideran réplicas de la unidad experimental, cuando en realidad cada repetición equivale a una submuestra de esa unidad. La consecuencia es que, sin importar el número de submuestras, la unidad experimental sigue siendo una sola, lo que obviamente no deja grados de libertad para la comparación estadística (i.e. no existe varianza en las observaciones al nivel de comparación requerido). Underwood (1990) da otro ejemplo simple: en varias áreas, la abundancia de una especie X se correlaciona negativamente con la abundancia de un depredador Y. Un modelo plausible es que Y da cuenta de estas diferencias, y una hipótesis apropiada es que X aumentará su abundancia al remover Y. Se escogen dos áreas, una experimental donde Y se elimina y una control, y se mide la abundancia de X usando cuadrantes ‘replicados’ en cada una, bajo la hipótesis nula que X será igualmente abundante en ambas. Tal experimento está completamente pseudoreplicado, ya que la hipótesis sobre efecto de tratamientos se ha transformado en una sobre diferencia entre áreas, porque no se puede discriminar si son las características de las áreas las que difieren o el efecto del depredador (ver Underwood 1990 para una solución adecuada).

Hurlbert (1984) encontró pseudoreplicación en el 27 % de los trabajos revisados, o alternativamente en el 48 % de los trabajos en que se efectuó inferencia estadística. Es importante acotar que cuando existe pseudoreplicación, muy poco se puede rescatar de la intención inicial del experimento, y la interpretación biológica queda expuesta a severo cuestionamiento. Los factores potenciales que llevan a la pseudoreplicación, o “fuentes de confusión” *sensu* Hurlbert, son los cambios temporales (muy probablemente el mayor obstáculo que enfrenta un experimento de terreno, como se discutirá luego), efectos

de procedimiento, sesgo del experimentador y variabilidad introducida por éste, variabilidad inicial o inherente entre las unidades experimentales (probablemente el segundo mayor problema), intrusión "no demoníaca" (i.e. eventos imprevistos que surgen en el curso de un experimento), e intrusión "demoníaca" (i.e. intervención de agentes sobrenaturales o satánicos, o simplemente falta de capacidad del experimentador, aspectos que no serán tratados en este artículo). Como Hurlbert indica, la mayoría de estas fuentes de confusión pueden ser reducidas o eliminadas, pero ello implica realizar un análisis *a priori* y exhaustivo de los objetivos y distintas etapas del experimento. Podemos acotar que, como impresión global de la literatura experimental que presenta estos problemas, en general pareciera invertirse un mayor esfuerzo en detalles prácticos relativos a la instalación y complejidad material de los experimentos que en detalles teóricos, los que a mediano plazo resultan ser más importantes.

#### *Problemas relativos al tipo de experimento*

La evaluación de Hurlbert (1984) siguió siendo poco auspiciosa, pero este autor hizo notar un problema adicional: no siempre es claro en la literatura revisada el concepto de experimento usado por los autores, o su 'familiaridad' con el procedimiento experimental para discriminar entre diferentes tipos de experimento. Hurlbert (1984) distingue dos tipos básicos de experimentos: a) "medidores" ("mensurative"), que no necesariamente imponen factores externos a una unidad experimental. Se subclasifican en simples (mediciones efectuadas en uno o más puntos del tiempo o del espacio, donde éstos son la única variable en juego), y comparativos (mediciones en dos puntos distintos escogidos en función de algún criterio); b) manipulativos o experimentos verdaderos. Mientras los "medidores" pueden involucrar uno o más "tratamientos" pero fallan al definir y asignar las unidades experimentales, los manipulativos *siempre* involucran al menos dos tratamientos, y "diferentes unidades experimentales reci-

ben diferentes tratamientos" cuya asignación "es o puede ser aleatoria".

En la literatura reciente todavía es posible detectar pseudoreplicación o confusión en el concepto de experimento usado. No obstante, se podría argumentar que cada vez es menor la frecuencia con que estos errores se cometen, por la simple razón que ya no pasan inadvertidos debido a que los ecólogos han incrementado sustancialmente su nivel de crítica al respecto. Otra objeción posible es que la aplicación práctica de las reglas indicadas por Hurlbert (1984) "son mucho más fáciles de seguir en experimentos de laboratorio que en el terreno" (Hairston 1989). Podemos agregar que evitar la pseudoreplicación es también un problema ligado al tipo y escala espacial del estudio. Hay numerosos ejemplos de situaciones en que simplemente no es posible replicar en sentido estricto (e.g. ver la sección "Detectando impactos ambientales" en *Ecological Applications* 4(1): 1-41 [1994]), aparte del caso clásico representado por los 'experimentos' naturales. Por otra parte, es importante tener claro que la pseudoreplicación va un poco más allá de los problemas de independencia de las réplicas, aunque están relacionados conceptualmente, y hay que diferenciar estas situaciones de los casos en que las réplicas de un tratamiento no son exactamente equivalentes (i.e. existe algún grado de diferencia *a priori* entre ellas), ya que dos réplicas no necesitan ser *idénticas* (e.g. véase Steel & Torrie 1985). En los experimentos de terreno es muy común que existan diferencias entre las réplicas, efecto que no obstante puede ser controlado o evaluado de varias formas (hasta cierto límite). Esto enfatiza el hecho que las decisiones operativas o subjetivas del experimentador deben ser explícitas, y constituyen uno de los componentes no tradicionales más relevantes de un experimento, como se discutirá luego. Un corolario interesante es que incluso si no hay réplicas disponibles existe alguna solución estadística, como en diseños de ANDEVA de dos o más vías o factoriales en que puede usarse el término de interacción como término de error (una solución 'muy poco elegante' pero válida; véase Manly 1991, p. 72). En contraste,

cuando hay pseudoreplicación en el mejor de los casos se puede llegar a la situación anterior.

Otro aspecto asociado a los experimentos manipulativos verdaderos es la distinción introducida por Bender et al. (1984) respecto al cambio en las variables experimentales a través del tiempo. Al efectuar una manipulación, "hay muchas formas en las que el ambiente puede ser alterado y muchas características de las especies, comunidades, y ecosistemas que pueden cambiar como una consecuencia" (Pimm 1991, p. 271). Ante una alteración, los objetos de estudio (e.g. poblaciones) pueden mostrar resistencia o sensibilidad a ella. La *resistencia* alude a cambios de tipo permanente más que transitorios, y es mayor mientras menor sea el cambio observado. Se refleja en la proporción entre el valor final de la variable y su valor inicial, por lo cual se expresa como una cantidad adimensional. Es importante distinguirla de conceptos como *elasticidad* ("resilience"), que se mide como una tasa de cambio en el tiempo, y *persistencia*, que se mide como tiempo ya que alude a cuánto dura o permanece el objeto de estudio (Pimm 1991). Estos conceptos están todos relacionados, por historia, con el de *estabilidad*, probablemente una de las nociones más confusas en ecología que podría incluirse entre los llamados términos "omnibus", ya que sirven a cualquier usuario y para cualquier uso y por ello son extremadamente ambiguos (véase Peters 1988). Cuando se efectúa un experimento que involucra algún aspecto de estabilidad, como es el caso común al alterar la densidad de una o más especies, es fundamental que el experimentador cuente con una definición operacional explícita y adecuada al objetivo del experimento, ya que de ella dependerá la interpretación de los resultados. Un experimento que mide cambios transitorios (i.e. elasticidad) es denominado del tipo 'pulso' por Bender et al. (1984), mientras que si mide cambio permanente (i.e. resistencia) es del tipo 'presión'. Los resultados de cada uno tienen distinta interpretación, pero más importante, la remoción por ejemplo de un competidor o un depredador (experimentos 'típicos' en ecología) afectará a alguna otra especie en

función de escalas espaciales y de organización que necesitan ser reconocidas. De ello dependerá si la pregunta planteada en el experimento puede ser respondida (Pimm 1991). Estos problemas se relacionan más bien a la caracterización ecológica del sistema de estudio y las especies involucradas, aspectos que en este artículo consideraremos sólo en función de la dinámica de poblaciones en una sección posterior.

#### *Problemas relativos al planteamiento lógico*

Las revisiones anteriores sin duda contribuyeron a mejorar la calidad de los experimentos, pero sigue habiendo problemas en aspectos menos difundidos pero tan cruciales como el esquema lógico de inferencia y el marco teórico involucrado en cualquier experimento. Este es uno de los procesos más difíciles de tratar ya que incorpora, inevitablemente, elementos de tipo epistemológico. Nuestra percepción es que tales elementos son con alguna frecuencia mirados como 'problemas filosóficos' (véase también McIntosh 1982), aludiendo con esto a un ámbito que no es ecológico y por lo mismo no relacionado a las competencias exigidas a un ecólogo. Por ello pueden provocar cierta desconfianza o rechazo por estar en el límite de lo que reconocemos como la práctica científica usual (que no debe confundirse con el concepto de ciencia normal popularizado por Kuhn [1991]), bastante más concreta y supuestamente operando sobre bases sólidas. En ecología ha habido intentos serios por aclarar los aspectos lógicos o conceptuales que subyacen a la formulación rigurosa de hipótesis y su contrastación (e.g., véase Saarinen 1982, Strong et al. 1984), siempre estando detrás el debate entre el enfoque experimental y otras aproximaciones. Sin embargo, estos intentos no fueron realmente útiles por su poca profundidad y bajo impacto.

Underwood (1990) ha discutido los distintos aspectos de la inferencia lógica asociados a un experimento. Ellos se asocian al proceso de 'falsificación' de una hipótesis de interés, que es el núcleo de lo que hoy reconocemos como método hipotético-deductivo, el corazón de la *tradición*

científica moderna basado principalmente en los postulados de Popper (1959). Las cursivas en la frase anterior son para resaltar que hay muchas alternativas, aceptadas o no, que llamaremos no tradicionales para indicar que no se les confiere gran importancia en la práctica científica usual. De hecho muchas veces se las juzga extremas (e.g. May 1984), y aunque discrepamos de esta opinión no las consideraremos aquí por un motivo simple mencionado al comienzo: el método experimental y la aceptación de la potencia de los experimentos están hoy tan ampliamente difundidos que, en la práctica, han llegado casi a ser sinónimos de método científico (hipotético-deductivo) riguroso. Claramente este no es el caso, y en ese contexto existe una razón fundamental: someter a prueba una hipótesis con un experimento *requiere* necesariamente del esquema hipotético-deductivo de inferencia, mientras que la aplicación de éste (que define al procedimiento actualmente aceptado como 'razonamiento científico'; véase Haila 1982) *no requiere* necesariamente del experimento. Por lo mismo, el experimento es condición *suficiente* para la validez de sus resultados *sólo* cuando su esquema lógico ha sido formulado correctamente.

En términos generales, el proceso de inferencia delineado por Underwood (1990) se inicia con la observación (en sentido amplio), que idealmente requiere estar libre de aspectos pre-concebidos (sean estos opiniones o teorías específicas). Por supuesto, rara vez (si alguna) esto ocurre. Luego, la observación se asocia a un modelo (también en sentido amplio, y a veces identificado con una explicación o teoría), que 'puede definirse como un marco conceptual que da sentido a la observación y da pie a la formulación de una hipótesis. Esto alude a por qué, por ejemplo, observar que un organismo se reproduce sólo en una época y no en otras es relevante en función del conocimiento general sobre sus patrones reproductivos en función de factores físicos y bióticos conocidos. El modelo no necesita ser simple o complejo, pero una complicación inmediata es que difícilmente un solo modelo dará cuenta de la observación. A partir del modelo es posible

enunciar una hipótesis que tiene un carácter usualmente asociado al de predicción (e.g. el organismo se reproduce sólo cuando la productividad del hábitat garantiza una suficiente provisión de energía). En este punto es crítico considerar que pueden surgir varias hipótesis desde un mismo modelo, y que además pueden existir varios posibles modelos alternativos (e.g. reproducción explicada por ritmos biológicos).

Cuál o cuáles hipótesis serán escogidas de un modelo, y cuál o cuáles se considerarán a partir de modelos alternativos, son problemas sin receta válida en ecología. Underwood (1990) sugiere diseñar tantos modelos como sea posible y deducir de ellos las hipótesis más diferentes, para tener la máxima posibilidad de contrastar los modelos entre sí. El paso siguiente, 'comprobar' o rechazar una hipótesis, es todavía más complejo. En general, las hipótesis científicas no pueden ser comprobadas por lo siguiente: a partir de una proposición X se efectúa la predicción Y, que se deriva *necesariamente* de X, y si se cumple Y (i.e. se encuentra la evidencia) se confirma X. El problema es que si X es falsa, encontrar Y seguirá 'confirmándola'. Este esquema corresponde a la afirmación del consecuente, o falacia de la confirmación (Underwood 1990). Aunque aparente ser un trabalenguas, tal esquema ha sido abundantemente usado (en forma poco crítica) en ecología, y ha sido una de las principales debilidades de los enfoques correlacionales (recuérdese la popularidad de confirmar hipótesis como la 'liberación ecológica' usando 'experimentos' naturales; véase Giller 1984).

Para indicar un ejemplo reciente, se ha encontrado que muchos taxa en distintos ambientes muestran una correlación positiva entre su distribución a escala regional y el promedio de sus abundancias locales (e.g. Gaston 1988). El patrón puede ser 'explicado' ya sea como resultado de la dinámica metapoblacional de los taxa (e.g. Hanski 1982), de diferencias en el rango de variación ambiental que enfrentan las especies (e.g. Brown 1984), o diferencias en amplitud de nicho y heterogeneidad del hábitat (e.g. Maurer 1990), entre otras posibilidades. Cada caso ofrece un modelo plausible. Si uno pretendiera verificar un

modelo dado (los autores citados no incurrir en ese error), bastaría con encontrar el patrón para confirmarlo. Esto dejaría la incómoda situación de tener tres explicaciones 'comprobadas' para el mismo fenómeno, lo que evidentemente es poco viable, aún si su 'confirmación' fuera experimental. Actualmente es difícil pretender en forma seria el verificar una hipótesis (cualquiera sea el enfoque usado), lo cual no ayuda a solucionar el problema usual de que un mismo patrón sea 'explicado' por diferentes modelos.

Si bien no es lógicamente posible confirmar una hipótesis, es comparativamente simple rechazarla, y por ello el esquema de falsificación es preferido. En tal caso es necesario derivar secundariamente, a partir de la hipótesis original, una hipótesis *nula* que incluya los casos no contenidos en aquella. Por ejemplo, para la hipótesis 'si la especie A afecta competitivamente a B, al excluir A la densidad de B aumentará', la hipótesis nula derivada es que 'al excluir A la densidad de B no cambiará o disminuirá'. Como señala Underwood (1990), esta es una conocida fuente de confusión al realizar experimentos que involucran evaluación estadística, ya que no sólo se introduce el problema de hipótesis de una y dos colas sino que se incorpora una segunda hipótesis nula (estadística) derivada de la hipótesis nula lógica. Como se mencionó anteriormente, la decisión estadística involucrada con frecuencia es mal interpretada por los ecólogos, confundiendo los aspectos lógicos con los estadísticos y los biológicos (ver Fowler 1990 y Yoccoz 1991).

Una vez establecidas las hipótesis se efectúa la prueba, donde puede diseñarse un experimento apropiado atendiendo a los requerimientos que se derivan de las predicciones, el tipo de datos y su análisis, y más importantemente la interpretación. El procedimiento se efectúa para rechazar una hipótesis nula eliminando los enunciados contradictorios y dar así apoyo al modelo postulado. La etapa siguiente es refinar el modelo, lo que puede significar expandirlo, hacerlo más general o más preciso, y en cada caso deducir nuevas hipótesis específicas y someterlas a prueba. De lo contra-

rio, la expansión del modelo es sólo un paso inductivo.

Existe además una serie de problemas potenciales que pueden surgir en cada uno de los pasos indicados, muchos de ellos relacionados a la interpretación biológica (que no discutimos porque dependen de la capacidad y conocimiento del experimentador) y estadística (algunos ya comentados y otros relativos a los tipos de error estadístico involucrados en la inferencia). También es importante considerar que puede haber interacciones entre problemas lógicos y estadísticos. Sin embargo, más importante aún es que "hay muchos casos donde no se ha probado posible construir hipótesis nulas de trabajo falsificables para la hipótesis de interés" (Underwood 1990).

Para complicar un poco más la situación, es necesario recordar que el esquema hipotético-deductivo en sí mismo no es garantía alguna de validez, ya que al aplicarlo e interpretar su resultado el investigador está sujeto a las decisiones operativas o subjetivas que involucran sus diferentes pasos lógicos. Una excelente muestra de este problema es la paradoja ilustrada por Haila (1982) al analizar la controversia clásica sobre la competencia, donde tanto adherentes como detractores apoyaban sus conclusiones en el uso 'riguroso' del método. Esto formó parte, desde fines de los años setenta a mediados de los ochenta, de lo que puede llamarse Poppermanía, donde se abusó del criterio falsificacionista para apoyar posturas divergentes en distintas controversias (Diamond 1986). Una de estas fue precisamente el debate (hoy reconocido como falaz) acerca de la superioridad de un tipo de experimento (natural, de terreno o de laboratorio) sobre los otros.

Debe reconocerse, sin embargo, que los debates sobre el falsificacionismo fueron un aporte significativo a la ecología, ya que hicieron notar y obligaron a *pensar* en la inferencia lógica que subyace a todo estudio ecológico. Al terminar el primer borrador de este artículo, se recibió la noticia del fallecimiento de Karl Popper, a quien podemos sindicar como uno de los causantes indirectos del inicio de la discusión metodológica formal en ecología. Sin intención de ironizar, transcribimos un men-

saje recibido por correo electrónico al respecto: "La muerte de Karl Popper no es quizá una verdad científica sino una conjetura la cual está abierta a refutación, ya que los experimentos para falsificarla pueden ser diseñados fácilmente, así puede ser descrita como una teoría científica" (N. Walter, Rationalist Press Association, Londres, 3 de Octubre de 1994).

Pese a lo anterior, debemos volver a indicar que el hipotético-deductivismo es una visión muy restringida (y en realidad, prácticamente sin cabida en los análisis contemporáneos) de las posibilidades epistemológicas conocidas. Por ejemplo, en muchos campos de la biología las hipótesis deductivas son necesarias, y ellas no pueden contrastarse usando el enfoque Popperiano (Haila 1982). Es ilustrativo que algunos ecólogos (e.g. Diamond 1986) ya se refirieran al falsificacionismo como una visión abandonada dos décadas atrás por los filósofos contemporáneos. El debate aún no ha surgido seria o mayoritariamente en ecología (y realmente en biología), pero es necesario evitar adherirse rígidamente a un solo esquema de razonamiento.

De este modo, y aparte de los posibles problemas estadísticos, prácticos o biológicos, podemos indicar que un experimento dado sólo puede ser una herramienta poderosa si se cumplen o explicitan una diversidad de requerimientos críticos involucrados en su esquema lógico de inferencia. Esto es en gran medida dependiente del experimentador (además del tipo de problema a resolver), por lo cual la primacía metodológica del experimento no existe *a priori*. Por ello estimamos que la adecuada resolución experimental de un problema ecológico recae al menos un 90 % en el experimentador, y a lo más un 10 % en el experimento. Sin embargo, lejos de invitar al pesimismo, las dificultades señaladas pueden usarse como referencia para optimizar el diseño y ejecución de un experimento, ya que son pocos los casos en que esto no es posible.

#### *Problemas de caracter general*

Hasta aquí hemos considerado factores que pueden afectar la potencia de un experi-

mento cuando no se cumplen los requerimientos estadísticos y lógicos involucrados, y es importante notar que esto no depende ni de la sofisticación de los métodos ni de la complejidad del diseño usado. De hecho, la respuesta a cuál es el "mejor tipo de experimento" "varía con la especie, el proceso y el sitio estudiado" (Diamond 1986). En relación a esto, hay además una serie de problemas potenciales de carácter práctico pero no por ello menos relevantes. A veces se piensa erróneamente que un experimento de terreno, al tratar directamente con las entidades biológicas de interés, está libre de uno de los problemas tradicionales de muchos modelos matemáticos: los *supuestos* (si son realistas, si tienen base biológica, etc., etc.).

En términos muy generales, parte de estos problemas se pueden relacionar a una serie de 'variables' o ejes a considerar, que Diamond (1986) definiera para el caso de experimentos en ecología de comunidades. Ellos son: a) control de variables independientes: grado en que el investigador puede 'vigilar' su sistema, claramente mayor para los experimentos en laboratorio que en terreno. b) Similitud de los sitios: cuando las variables independientes son poco manejables, se puede recurrir a distintas estrategias para mejorar el control sobre el experimento, tales como replicación de sitios, selección de sitios donde la variable de interés adopta valores similares, o aleatorización o interdispersión (véase Hurlbert 1984) de sitios de control y experimentales. c) Capacidad para seguir la trayectoria de respuesta tras una intervención (agregamos el definir y estimar el tipo de respuesta en relación a las posibilidades indicadas por Bender et al. [1984] y Pimm [1991]). d) Máxima escala temporal: el experimentador debiera mantener un correcto control de sus variables el mayor tiempo posible. e) Máxima escala espacial: hay varias restricciones que limitan la escala posible de un experimento, pero como se discute más adelante, es conveniente expandirla hasta donde sea posible o hasta donde se puedan controlar las variables que generan estructura espacial en el hábitat o en las poblaciones de estudio (podemos sugerir que es conveniente o deseable incluir efectos

temporales y espaciales explícitos en los diseños cuando sea posible; e.g. ver Hom & Cochran 1991). f) Rango de especies y manipulaciones que pueden ser estudiados: toda vez que el experimentador selecciona una escala espacial y/o temporal, lo que puede estudiarse queda determinado por las escalas elegidas. g) Realismo: a qué grado una intervención experimental es similar a la perturbación natural que se intenta estudiar. También, un resultado es realista si aplica inmediatamente al menos a una comunidad. h) Generalidad: grado al cual un resultado es extrapolable a otras comunidades. Si bien es deseable obtener resultados generalizables, como indica Diamond (1986), es necesario recordar que extrapolar un resultado sin someter a nuevas pruebas el modelo inicial implicar una falla lógica importante (ver sección anterior). Este es el caso, desafortunadamente habitual, de obtener conclusiones en una comunidad y generalizarlas sin prueba a una escala espacial mayor, lo que podríamos llamar reduccionismo de escala (ver Wiens 1989).

Los puntos anteriores están muchas veces incluidos en las decisiones de rutina en la práctica experimental, pero debieran ser considerados críticamente al planificar un experimento. Igualmente, dado que un experimento implica contrastar una predicción o hipótesis, es necesario delimitar en la forma más precisa las condiciones que permiten apoyarla o rechazarla. Este paso es crucial en el trabajo de terreno, donde las condiciones antes de comenzar el experimento debieran ser conocidas. Hairston (1989, p. 24) indica que "esto no pareciera ser un requerimiento difícil de cumplir en la investigación ecológica, ya que es la situación natural la que lleva a la hipótesis", pero que "la falla más común en este contexto es la descripción inadecuada". Una proporción sustancial de experimentos en ecología se dedica a examinar los cambios en la abundancia o densidad de poblaciones naturales. En estos casos, el conocimiento de las condiciones iniciales es crítico, y con seguridad es el mayor problema práctico que tales experimentos encuentran, ya que no existen criterios universales ni objetivos para tomar decisiones.

Hairston (1989) cita un experimento efectuado por Hurlbert & Mulla (1981) en el cual se evaluó el efecto de un depredador sobre la comunidad del plancton. En este caso se usaron estanques artificiales construidos precisamente para servir de réplicas, pero los autores tenían registros previos al experimento que permitieron observar grandes variaciones en la densidad de las poblaciones. Esto obligó a una asignación del rango completo de variabilidad en densidad a cada tratamiento, ya que de otro modo las respuestas habrían estado determinadas por el nivel o tendencia temporal existente en cada estanque antes del experimento. Cuando las condiciones iniciales no son conocidas, el experimentador está explícita o implícitamente realizando supuestos sobre ellas, y por ello sus conclusiones pueden a lo más alcanzar el nivel de hipótesis.

El aspecto clave en este caso es la variabilidad poblacional, que incide tanto sobre los tratamientos como en sus controles, y es crucial considerar que "las áreas naturales tienen una tendencia a variar en diferentes direcciones" (Hairston 1989). Por ejemplo, en ambientes marinos actualmente se reconoce la importancia de la fluctuación en el reclutamiento de las especies, pero en el pasado pocas veces se la consideró seriamente en los experimentos. Underwood & Denley (1984) citan algunos casos. En uno, al remover un depredador se esperaba que su presa aumentara en abundancia, lo cual no sucedió porque no hubo reclutamiento de la presa al tiempo del experimento. El investigador consideró que el experimento había 'fallado' al no ejecutarse en las mejores condiciones para detectar el efecto esperado. Realmente la 'falla' fue la limitación por reclutamiento de la presa, que era precisamente el fenómeno biológico relevante, y fue tenida por un 'artefacto' afectando el experimento. En ecología hay incluso experimentos clásicos de competencia para los cuales se obtuvo una conclusión equivocada al no haber considerado las variaciones del reclutamiento, como hoy reconocen sus ejecutores (véase Lewin 1986). Actualmente la importancia de tales fenómenos es reconocida e incluso se ha popularizado en la llamada 'ecología del

abastecimiento' ("supply-side ecology"; Lewin 1986), y por ello difícilmente un experimentador dejaría de tomarla en cuenta.

De los ejemplos anteriores (efectuados hace dos y tres décadas atrás) es interesante reconocer que debido a que los paradigmas dominantes no contemplaban el reclutamiento, los investigadores observaban los fenómenos de acuerdo a otras pautas de interés. Esto sólo refleja que las observaciones, como paso lógico inicial de la inferencia experimental, rara vez están vacías de contenido, y ningún experimentador está libre de esta 'carga'. Por esto se les llama observaciones 'cargadas de teoría' (véase Haila 1982), y muchas veces determinan a un grado importante el cómo un investigador evalúa las condiciones iniciales o los argumentos contradictorios a la hipótesis en un experimento.

Como se indicó antes, algunas observaciones, aunque no estén libres de teoría, son más críticas que otras. La variabilidad espacio-temporal de la abundancia de las poblaciones, o en general su dinámica, es un aspecto fundamental al momento de establecer las condiciones iniciales de un experimento. La complejidad potencial que puede aparecer en distintos tipos de dinámica es un hecho reconocido desde las etapas tempranas de la ecología, al punto que hoy se menciona en la mayoría de los libros de texto modernos. Así, McIntosh (1982), al analizar algunos problemas en ecología teórica en función de un conocido trabajo de May & Oster (1976), destaca que "incluso un modelo determinístico simple de una población puede llevar a trayectorias dinámicas que son indistinguibles de un proceso aleatorio, una observación que crea problemas para el análisis de datos y la predicción poblacional a largo plazo". Si bien este tipo de comentario muestra aspectos importantes, su influencia en la experimentación de terreno tuvo un retraso considerable, y por otro lado, alude a una pequeña fracción de las posibilidades que se pueden observar. Hoy el énfasis es distinto y más fuerte, y en general se menciona que las poblaciones desarrollan una amplia gama de patrones de conducta dinámica, a las que se añade la complejidad que surge

cuando existe una estructura espacial. La relación entre esta complejidad y la experimentación se desarrolla en la sección siguiente, distinguiéndola de aspectos más conocidos tratados en las secciones anteriores.

## SEGUNDA ETAPA DE CRITICA

### *Problemas relativos a la dinámica de las poblaciones*

La dinámica es básicamente el estudio del movimiento entendido como, por ejemplo, la fluctuación en densidad que experimenta una población en tiempo y espacio. Para estudiar el movimiento de una variable como la densidad, es necesario incorporar elementos derivados de un contexto teórico más amplio que es la teoría de sistemas dinámicos (Berryman 1991). En términos generales, un sistema dinámico está compuesto por una variable o conjunto de variables que describen el estado del sistema (donde densidad es la variable de estado por excelencia en ecología). Ejemplos comunes son dos poblaciones que compiten, un depredador y una presa, o un parásito y un hospedero, todos sistemas dinámicos con dos variables de estado, pero también puede generalizarse para tres o más variables (i.e., tres o más poblaciones).

Aspectos importantes de los sistemas dinámicos son sus variables independientes, que representan el tiempo y/o espacio donde la o las variables de estado se mueven, y sus ecuaciones de movimiento, que representan reglas que determinan cómo la variable fluctúa en tiempo y/o espacio (Berryman 1989). Estas fluctuaciones están determinadas por los mecanismos de retroalimentación negativos y positivos del sistema, que en las poblaciones corresponden a los mecanismos denso-dependientes. Por ejemplo, un aumento en la densidad de una presa estimula el crecimiento de un depredador, que a su vez afecta nuevamente a la presa. Otros factores que inciden en la fluctuación poblacional son los efectos exógenos (e.g. temperatura, precipitaciones, etc.), que representarían los efectos 'denso-independientes' (Berryman 1989).

Los distintos factores que determinan el cambio en densidad de las poblaciones en tiempo y espacio, tanto exógenos como endógenos, pueden además ser de naturaleza determinística o estocástica. Normalmente suponemos que los sistemas deterministas son más simples de tratar, pero incluso un sistema determinístico simple, pero no lineal, como el representado por la familia de ecuaciones de tipo logístico, es capaz de generar una gran variedad de conductas dinámicas complejas (e.g. oscilaciones, ciclos, cuasi-ciclos y caos; May 1974, Hassell et al. 1976, May & Oster 1976, Schaffer 1985a, Hastings et al. 1993). Los efectos de variables exógenas en general se acoplan a estas conductas.

La complejidad dinámica de las poblaciones naturales presenta una serie de problemas al enfoque experimental cuando intenta identificar los mecanismos que generan fluctuación. En general, los experimentos tradicionales de remoción de depredadores o competidores debieran en primer término determinar las condiciones iniciales del sistema para que la respuesta a la manipulación permita poner a prueba las hipótesis. En algunos casos el experimentador registra las densidades de las especies en el lugar de estudio durante un cierto tiempo a fin de determinar el nivel de densidad al inicio de un experimento. Esto, sin embargo, establece implícitamente la aceptación de un supuesto crítico: las poblaciones en estudio tienen un solo tipo de conducta dinámica, representada por la estabilidad de la densidad en el tiempo. Si las posibilidades de conductas dinámicas son múltiples, las implicancias para la interpretación de los resultados experimentales pueden ser perturbadoras (Schaffer 1985a,b). Idealmente se debiera especificar la posición de las poblaciones en su espacio de fase antes de realizar la manipulación, pero ésta generalmente se efectúa sin conocer dónde se encuentra el sistema (Schaffer 1985a,b). El problema experimental surge porque de esta localización dependerá el signo y la magnitud de las interacciones entre las poblaciones.

Muchas veces el experimentador remueve una especie esperando una respuesta determinada sobre otra (e.g. aumento o

descenso de su densidad), respuesta que sin embargo pueden estar reflejando tendencias específicas de la población (e.g. fases de 'subida' o 'bajada' en un ciclo o alrededor de un máximo transitorio) dentro de una escala temporal más amplia. Algo similar puede ocurrir si la población presenta fluctuaciones de tipo estocástico. Por lo tanto, si se desconocen las características dinámicas de una población al momento de una manipulación, la interpretación de la respuesta experimental tiene una alta probabilidad de ser espúrea, tanto si coincide o diverge de la respuesta esperada. En este escenario influyen varios otros factores. La duración del experimento en relación al tipo de estudio o al tipo de respuesta esperada es crucial, considerando que probablemente la mayoría de los experimentos son de corto plazo, muy por debajo del tiempo generacional de los organismos involucrados. Por supuesto, los experimentos de largo plazo, aunque deseables, presentan muchas limitaciones prácticas, pero hay defectos que pueden evitarse. Por ejemplo, evaluar la dinámica de organismos que responden al ambiente en forma claramente estacional requiere muchas veces considerar una escala interanual (i.e., registrando variación entre años). Conociendo esta restricción, un investigador difícilmente planeará un experimento de corto plazo que sólo registre la respuesta estacional.

Por otra parte, se debe considerar el efecto de las variables exógenas (las perturbaciones), que generalmente se produce a diferentes escalas espaciales y temporales. El desconocimiento de las escalas propias de la perturbación, o de la magnitud y frecuencia de éstas, tiene profundas implicancias en los experimentos de remoción de poblaciones, simplemente porque puede oscurecer los efectos de la manipulación o incluso cambiar el sentido de las mismas. El análisis de las variables exógenas en un sistema ecológico antes de efectuar un experimento es una práctica que muy pocas veces se realiza, y debiera formar parte de una evaluación preliminar de rutina.

En síntesis, cuando la presencia de efectos exógenos o patrones dinámicos diversos no es evaluada, es poco probable que un

experimento sea una herramienta poderosa para entender el movimiento de las poblaciones en tiempo y espacio, y es necesario un análisis más profundo del sistema para proponer hipótesis plausibles (Schaffer 1988). Estos problemas se reducen considerablemente en el caso de experimentos con poblaciones de laboratorio, en los que se puede controlar mejor una serie de factores y realizar réplicas para mejorar la inferencia.

El problema de la diversidad de conductas dinámicas se vincula en realidad a un escenario diferente. Una pregunta central en biología poblacional es el por qué las poblaciones naturales fluctúan de la forma en que lo hacen. Las posibilidades abarcan desde poblaciones que mantienen sus densidades constantes hasta aquellas que presentan patrones dinámicos de alta complejidad (e.g., caos). Sin duda las fluctuaciones poblacionales obedecen a causas tanto determinísticas como estocásticas. Sin embargo, estas delimitan un marco conceptual donde se puede investigar en detalle los procesos poblacionales involucrados, y realmente no constituyen hipótesis alternativas sujetas a refutación experimental (Royama 1992).

#### *Problemas relativos a la interacción entre poblaciones*

De lo anterior se desprende que, si bien al planear un experimento rara vez es posible tener una imagen completa o apropiada del ámbito de variación espacio-temporal de una población, es fundamental considerar que lo que se observa es con frecuencia un compromiso entre dos elementos: a) condiciones iniciales, y no meramente un valor de referencia al tiempo cero, y b) condiciones límite, ya que distintas poblaciones pueden presentar distintas conductas dinámicas, y al momento del experimento las respuestas de una población pueden ser limitadas o estar circunscritas a una fase particular de su dinámica. El punto b) se vincula además al problema de las escalas espaciales. Hastings y Powell (1991) notan que en sistemas con varios niveles tróficos en interacción las especies tienden a formar distintos subsistemas dinámicos. Debido a

la relación no lineal entre estos subsistemas, sus escalas (períodos de oscilación o frecuencias) no son conmensurables, es decir tienen distinta dimensión y difícilmente pueden ser evaluadas en una escala de observación única (i.e. como la que permite un experimento). Un punto similar es tratado también por Pimm (1991, Cap. 12), junto a otros problemas biológicos, al discutir la interpretación de los experimentos de remoción de pequeña escala.

Una inadecuada evaluación de la conducta dinámica de las poblaciones ha sido probablemente una causa para que muchos experimentos en ecología de comunidades no tengan resultados concluyentes. Por consiguiente, si la existencia de dinámicas complejas es un fenómeno común en la naturaleza, varios aspectos fundamentales en el cuerpo teórico de la ecología de comunidades debieran ser replanteados (Schaffer 1988). No sorprende entonces que aún existan polémicas sobre la naturaleza y definición de las comunidades (e.g. véase Dale 1994 y referencias incluidas) suscitadas por no haber podido encontrar reglas de ensamblaje generales. Respecto a procesos tan 'comunes' como la competencia, es significativo notar que las revisiones efectuadas por Connell (1983) y Schoener (1983) sobre experimentos para detectarla lleguen a conclusiones poco similares. En parte esto se relaciona a que ambos autores, como señala Pimm (1991), usaron enfoques distintos para examinar la evidencia, y no recurrieron a los mismos casos. No obstante, es ilustrativo que en la revisión de Connell el porcentaje de estudios indicando competencia fue alto (93 %) sólo en casos en que se analizó una especie en un lugar y a un tiempo, bajó (48 %) cuando se incluyó más de una especie (i.e. más de un experimento en un mismo trabajo), y bajó todavía más (22 %) cuando se realizaron cuatro o más experimentos (varias especies; ver Pimm 1991). Otro factor que influye importantemente en revisiones como las de Connell (1983) y Schoener (1983) es que cada experimento es analizado individualmente para decidir si el efecto biológico postulado está o no presente (metódica apodada sistema de 'conteo de votos'; Gurevitch et al. 1992), y no se tiene una

visión global de él ni una idea de su magnitud. Algunas técnicas estadísticas recientes permiten considerar un conjunto de análisis individuales en forma global, y así obtener el grado de consistencia entre resultados de distintos experimentos, por ejemplo, y una estimación de la magnitud del efecto biológico a partir del conjunto de experimentos. Este método, denominado meta-análisis, fue desarrollado en los años setenta, y ha sido aplicado con creciente éxito en áreas como la medicina, aunque aún no es ampliamente aceptado debido a algunos elementos controversiales (véase Mann 1990). De hecho, el meta-análisis se contraponen al análisis de revisión efectuado por una persona en calidad de experto, cuya opinión es generalmente aceptada pero también siempre subjetiva, y los resultados entregados son generalmente cualitativos. "Mucho de la tormenta viene del hecho que el meta-análisis puede hechar abajo una de las tradiciones más profundamente arraigadas en ciencia: la formación de juicios basados en el artículo de revisión científica 'autorizada'" (Mann 1990). En ecología, el meta-análisis fue usado por primera vez por Gurevitch et al. (1992) para, precisamente, evaluar los resultados de distintos experimentos manipulativos de terreno sobre magnitud y tipo de efectos de la competencia. Los autores seleccionaron un conjunto de artículos publicados entre 1980 y 1989 en seis revistas (*American Naturalist*, *Copeia*, *Ecological Monographs*, *Ecology*, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, y *Oecologia*), y sus conclusiones difieren bastante de las obtenidas por Connell (1983) y Schoener (1983), y en general revelan efectos que no podían ser apreciados en las revisiones anteriores, algunos de ellos incluso contrarios a las predicciones más aceptadas. Por ejemplo: a) la competencia *tiene* un gran efecto, pero heterogéneo entre distintos tipos de organismos; b) los efectos competitivos difieren grandemente entre niveles tróficos, pero son mucho más importantes en los herbívoros que en los productores primarios y carnívoros, estos últimos no mostrando diferencias entre efectos inter e intra específicos ni tampoco entre hábitats terrestres y acuáticos; c) la competencia entre

productores primarios es similar en hábitats de alta y baja productividad (contrastando interesantemente con b) y c), ver los supuestos y argumentos de apoyo para la hipótesis HSS en Hairston 1989); d) en todos los taxa, los organismos de gran tamaño experimentan un efecto competitivo similar al de organismos de pequeño tamaño; e) en general los efectos de la competencia son débilmente densidad-dependientes; etc. Si se aceptan los procedimientos del meta-análisis, el alcance e implicancias de tales conclusiones es notable, aunque no discutiremos aquí su implicancia ecológica (véase Gurevitch et al. 1992 para detalles metodológicos y biológicos). En función del ámbito de este artículo, sólo deseamos resumir algunas conclusiones de Gurevitch et al. (1992): a) los experimentos para detectar competencia en terreno que tienen pequeño tamaño muestral, corta duración y un diseño experimental pobre, entregan en general resultados mucho más variables que los de experimentos mejor replicados, mejor planificados y de mayor duración; b) la calidad de la literatura ecológica mejoraría sustancialmente si hubieran requerimientos estándar para incluir información estadística básica; c) sigue habiendo problemas en la asignación adecuada de las réplicas experimentales y en el balance de los diseños, comprometiendo la exactitud de la comparación entre grupos; d) los experimentos siguen una tendencia a ser cada vez más complejos, incluyendo más especies, más lugares y más rangos de densidad, lo que también va asociado a costos monetarios y otros cada vez mayores. Consecuentemente, los experimentos más complejos tienen menores tamaños muestrales, lo que compromete fuertemente la capacidad de diferenciar las respuestas de los distintos tratamientos y provoca que la información que se obtiene sea cada vez menor.

Uno de los motivos por los que es difícil evaluar procesos como la competencia u otros es que la interacción entre poblaciones usualmente no es lineal, y la no linealidad usualmente causa la aparición de complejidad en las dinámicas (Berryman 1991). Problemas como estos han complicado mucho más la factibilidad de detectar efectos de interacción a través de experi-

mentos, en particular en el caso de varias especies en que aparecen las llamadas interacciones de orden superior (IOS). Un análisis reciente de este problema, bajo enfoques experimentales, matemáticos y estadísticos, concluye que las IOS "son más ordinarias que extraordinarias, pero han estado enturbiadas en la literatura debido a pensamientos y definiciones descuidadas" (Kareiva 1994). En general una IOS se reconoce por criterios matemáticos (e.g. resultado de no linealidad), y representa un *fenómeno* biológico, pero en términos mecanicistas debe distinguirse de la llamada 'modificación de la interacción' (MI), que representa un *proceso* donde la interacción directa entre dos especies se modifica por la acción también directa de una tercera (ver Wootton 1994). Un tercer elemento que ha confundido los estudios de terreno son las interacciones indirectas (e.g., competencia difusa; véase Giller 1984), que no deben ser confundidas con las MI ni las IOS, y que sin embargo pueden tener efectos importantes, aunque hasta ahora no han podido ser abordadas adecuadamente. La presencia de IOS suele implicar que el comportamiento dinámico de una comunidad sea impredecible si sólo se observa la interacción entre subconjuntos de ella (Billick & Case 1994). Invirtiendo el sentido, la dinámica de una comunidad es predecible desde el conocimiento de interacciones pareadas *sólo* si la funciones que las describen no son cambiadas por la abundancia de otra especie en la comunidad (Wootton 1994).

Empíricamente, el estudio de IOS (*sensu lato*) se realizó en general a través de experimentos basados en diseños factoriales de ANDEVA, que permitían incluir muchas especies y analizar los términos de interacción del modelo. Sin embargo, detectar IOS está lejos de ser tan simple (Wootton 1994), y no puede ser sustentado en un examen de la significancia de efectos no aditivos (Adler & Morris 1994). La consecuencia general es que lograr capacidad predictiva a partir de un enfoque reduccionista es altamente improbable bajo las prácticas experimentales usadas hasta el momento. Adler y Morris (1994) han desarrollado métodos estadísticos para

proveer al experimentador de una herramienta para distinguir las IOS de las MI, y éstas, que son interacciones biológicas, de la interacción en sentido estadístico. Para lograrlo, es necesario usar modelos estadísticos o dinámicos explícitos, y el no hacerlo ha sido siempre un problema serio del enfoque experimental (ver los análisis de Wootton 1994 y Billick & Case 1994). Podría discutirse si tales métodos van a ser o no exitosos, pero al menos tendrán la ventaja de encarar problemas tradicionalmente dejados de lado en la experimentación. Esto vuelve a resaltar el problema crítico de los supuestos cómodos o no explícitos en los experimentos. Para Adler y Morris (1994), "sólo evitando el uso irreflexivo de modelos matemáticamente convenientes y familiares y teniendo la disciplina de ignorar interacciones interesantes pero dinámicamente sin importancia, podremos alguna vez confiar en desarrollar teoría ecológica predictiva".

#### *Problemas relativos a la estructura y autocorrelación espacial*

Olvidando por un momento los procesos dinámicos, otro factor crucial en un experimento es el adecuado conocimiento de los patrones de distribución y abundancia de los organismos involucrados en el o los sitios de estudio. Afortunadamente, en la actualidad existe una amplia gama de herramientas metodológicas desarrolladas específicamente para analizar patrones espaciales de distribución (ver por ejemplo Hopkins & Skellam 1954, Clark & Evans 1955, Mountford 1961, Pielou 1977, y Hulbert 1990).

Uno de los supuestos más importantes en la inferencia estadística tradicional al efectuar pruebas de hipótesis o estimaciones, es el de la *independencia* de las observaciones. Hay muchas situaciones naturales en las que una o más poblaciones presentan estructura espacial, visualizada como agrupamiento o tendencias de algún tipo en la repartición de los individuos en el espacio (e.g. agregación, gradientes, multimodalidad, etc.). En esos casos, el supuesto de independencia no se cumple y la inferencia estadística pierde fundamen-

to. Es importante notar que este requisito es en general común a la estadística paramétrica y no paramétrica, y en el primer caso no debe confundirse con el requerimiento de homocedasticidad.

Cuando existe un patrón espacial, las observaciones (e.g. medidas de densidad) realizadas a menores distancias entre sí tienen una mayor probabilidad de ser más similares en sus valores de media y varianza que observaciones más alejadas. Por lo tanto, se produce una relación entre los valores observados que es función de la distancia entre ellos (Rendu 1981, Rossi et al. 1992). Una de las herramientas que permite detectar estructura o dependencia espacial es la geoestadística, que incorpora el concepto de fenómeno regionalizado (i.e. dependiente de su localización en el espacio) y trata a las observaciones como una variable regionalizada o autocorrelacionada (i.e., correlacionada consigo misma; Rendu 1981, Isaaks & Sivrastava 1989). Esto quiere decir que es posible predecir el valor de una variable en cierta localidad o punto del espacio a partir de los valores conocidos en otras localidades, lo que se realiza a través de modelos estadísticos que dan cuenta de la estructura espacial existente (Legendre & Fortin 1989). Hay varias formas de observar esta dependencia espacial, y entre las más usadas se encuentran los correlogramas, covariogramas y variogramas (véase Isaaks & Sivrastava 1989). En esos métodos, la variabilidad o el grado de asociación entre las observaciones se expresa gráficamente en función de la distancia entre ellas, tomando diferentes distancias establecidas por el investigador, que en general son análogas a los llamados 'retrasos' en el análisis de la abundancia poblacional en el tiempo. Esto permite detectar, por ejemplo, a qué distancia y en qué dirección es probable encontrar un agrupamiento de organismos (i.e. un parche), cuál es la o las escalas espaciales en que se puede observar un parche, etc.

La mayoría de los fenómenos naturales exhiben diferentes patrones de heterogeneidad a distintas escalas espaciales (Legendre 1993, Dutilleul & Legendre 1993), que normalmente se asocian a formaciones parchosas o gradientes (Legendre

& Fortin 1989) y pueden ser causados por efectos del ambiente físico o de interacciones biológicas que ocurren en el sistema de interés. Por ello, antes de estudiar una población o comunidad y efectuar un supuesto sobre ellas (e.g. que la distribución sea uniforme o al azar) se ha vuelto necesario conocer previamente su estructura espacial. En el estudio de patrones espaciales, una manera tradicional de detectar procesos no aleatorios en la distribución de los organismos ha sido contrastar sus patrones de dispersión con los esperados a partir de la distribución de Poisson, centrándose en determinar dos tipos principales de patrón: uniformidad o agregación (Pielou 1977, Dutilleul & Legendre 1993). Sin embargo, la complejidad de los patrones espaciales en la naturaleza es tal que difícilmente pueden ser reducidos a esa dicotomía (Legendre & Fortin 1989, Milne 1992). Si bien existen múltiples definiciones de heterogeneidad espacial (véase Kolasa & Rollo 1991), gran parte de ellas sólo son conceptualizaciones verbales, y para resolver problemas específicos es necesario incorporar una metodología cuantitativa (Dutilleul & Legendre 1993).

A pesar de que la mayoría de los fenómenos ecológicos muestran algún grado de dependencia espacial en diferentes escalas de observación (Morris 1987, Addicott et al. 1987, Kolasa 1989, Kotliar & Wiens 1990), su estudio es relativamente reciente en ecología (Legendre & Fortin 1989, Rossi et al. 1992). Es importante reconocer que la autocorrelación es un problema estadístico frecuente, y su rol en la teoría y modelos ecológicos es cada vez más apreciado (Legendre & Fortin 1989).

Cuando en un experimento de terreno se ignora la dependencia espacial, y ésta existe, se genera lo que se conoce como pérdida de 'fracciones de grados de libertad' (Legendre et al. 1990). Normalmente suponemos, como un hecho estadístico, que cada observación recogida en cada réplica de un experimento representa un grado de libertad, y el total de observaciones equivale por tanto a los grados de libertad del error. Si hay autocorrelación, cada nueva observación no aporta un grado de libertad completo ya que parte de ella está determinada por

la observación vecina, afectando así la d6cima estadística de la hipótesis. El número de grados de libertad que se pierde es desconocido, y por consiguiente también el efecto sobre la comparación estadística. Por otra parte, la autocorrelación puede ser positiva o negativa, y en cada caso el efecto sobre la estimación del término del error en una comparación será diferente. La autocorrelación positiva implica una reducción en la variabilidad *dentro* de grupos, y de este modo aumenta la varianza *entre* grupos, mientras la negativa tiene el efecto contrario (Legendre et al. 1990). Esto conduce a aumentar en forma significativa las probabilidades de cometer errores de tipo I y II dependiendo del tipo de comparación (i.e. si se trata de un experimento "medidor" o uno manipulativo) y el tipo de estructura espacial presente (Legendre et al. 1990, Dutilleul 1993).

Para remediar este problema experimental, se ha sugerido utilizar el semivariograma para ponderar la varianza del error por las distancias entre las unidades experimentales a las que se han asignado los distintos tratamientos. Sin embargo, el problema subsiste ya que el efecto de los propios tratamientos introduce cambios adicionales en las medias y varianzas, y de esta forma altera a su vez el patrón de autocorrelación original (van Es 1993). La conclusión es que en un experimento donde haya dependencia espacial, existe una alta probabilidad de obtener resultados espúreos. La dificultad es que en la práctica no existen pruebas estadísticas que contemplen explícitamente estos efectos. La posibilidad de evitar estos problemas recae, por el momento, en lograr el mejor diseño posible para la situación observada, usando por ejemplo aleatorización parcial con tratamientos asignados en función de las distancias o diseño de bloques incompletos, y sirviéndose de técnicas auxiliares como las del vecino más cercano o análisis de tendencias (van Es 1993). Una de las escasas alternativas formales ha sido desarrollada por Legendre et al. (1990), quienes la llaman "análisis de varianza *aproximado* para datos regionales espacialmente autocorrelacionados", pero no es aplicable en todos los casos. El problema de estructura espa-

cial sigue siendo, por lo tanto, un desafío para la experimentación, y es recomendable usar alguna técnica para detectarla previo al diseño de un experimento de terreno.

#### PROBLEMAS DE FONDO

*La evaluación de un enfoque metodológico cambia en el tiempo*

Los t6picos abordados en las secciones anteriores fueron divididos en dos secciones principales en función de cómo ha evolucionado la apreciación de lo que implica realizar un experimento en condiciones naturales. En la 'Primera etapa de crítica' destacamos las evaluaciones más tempranas del quehacer experimental, en donde se observa una confianza general en los procedimientos ya que las fallas se atribuían principalmente a errores de diseño y evaluación estadística. La mayoría de ellos eran reparables con una profundización en la metodología estadística por parte del experimentador. También indicamos problemas en la inferencia lógica que son superables adoptando el necesario rigor conceptual que involucra someter a prueba una hipótesis. Esperamos haber mostrado que realizar experimentos no es sinónimo de uso riguroso del método científico, y que ellos no tienen primacía sobre otros enfoques ni una potencia *a priori*, aunque sí pueden ser potentes *a posteriori*, cuando los factores que pueden oscurecer sus resultados han sido considerados y explicitados. En la 'Segunda etapa de crítica' mostramos aspectos más recientes que introducen dificultades en general no contempladas en la experimentación llevada a cabo en los años setenta y ochenta.

En la actualidad, cada vez es más patente que adscribirse a una sola forma de examinar los sistemas ecológicos sólo aleja al investigador de sus posibilidades reales de entender el sistema en estudio. No obstante, la falsa dicotomía entre experimentos y teoría matemática sigue dando pie a discusiones poco provechosas. Ya a comienzos de los ochenta, simposios dedicados exclusivamente a estas controversias concluían que ninguno de estos enfoques era superior

en la práctica, ni capaz por sí solo de explicar la naturaleza (véase Abele et al. 1984).

Creemos que es necesario re-evaluar lo que usualmente entendemos con términos como 'enfoque' y 'explicación'. Teoría y experimentación pueden perfectamente considerarse complementarias (véase Kareiva 1989), y por lo mismo el concepto de 'enfoque' debiera más bien referirse al marco conceptual que es apropiado para investigar un fenómeno particular, y no a ciertos procedimientos que podrían ser aplicados de manera estándar a cualquier fenómeno biológico de interés. Si el enfoque requiere combinar modelística y experimentación, u otro tipo de técnicas o procedimientos, dependerá esencialmente del problema biológico, y no es una elección del investigador en función de criterios de conveniencia o predilección. Esto implica que el ecólogo debe aceptar ciertas situaciones incómodas, como reconocer que cierto método o cuerpo teórico que no es de su dominio es importante para resolver una investigación. Ignorarlos, o rechazarlos, son cuestiones que tienen poca cabida en la ecología actual, como también es importante distinguirlos de visiones que gozan de popularidad transitoria, a menos que sean relevantes al problema de estudio.

Redefinir qué se entiende por 'enfoque' implica además tener presente una controversia mucho más general y que tampoco lleva a una elección absoluta, como es la distinción entre las visiones fenomenológicas y mecanicistas. Este aspecto sigue siendo confuso en la literatura, nuevamente porque no es tratado en forma explícita. Para usar un ejemplo de Koehl (1989), uno podría decidir que "es más razonable usar un modelo de tasas de nacimiento y muerte para predecir la población humana el año próximo que tratar de entender todas las razones por las que las personas deciden tener hijos o manejar estando ebrios". En casos aparentemente 'razonables' como este, lo razonable sería considerar que tanto los modelos fenomenológicos como mecanicistas pueden ser a la vez útiles o importantes para entender el problema, y su importancia relativa llega a ser más clara cuando se considera algún aspecto específico de estudio.

El 'peligro' de ambos enfoques es usarlos de manera equivocada o llevarlos más allá de los límites que pueden abordar. En este artículo nos preocupamos de los riesgos del 'enfoque' experimental debido a que los del 'enfoque' matemático son mejor conocidos, y han sido debatidos exhaustiva y permanentemente en la literatura. Sin embargo, pese a que ambos se diferencian en su énfasis fenomenológico o mecanicista, a ambos subyace también el mismo tipo de problema: asignar la importancia de la causalidad en ecología y distinguir diferentes tipos de explicación.

#### *Experimentos, causalidad y explicación*

Hablar de causalidad y explicación remite otra vez a los 'problemas filosóficos' de la ecología, que parece ser un tema incómodo. Como señala Caswell (citado por McIntosh 1982), "muchos .. científicos tienen una desconfianza de la filosofía, dudando de su relevancia para su trabajo actual". Lo paradójico es que en los debates los ecólogos recurren "a la extensa literatura sobre historia y filosofía de la ciencia pero generalmente no encuentran direcciones completamente claras" (McIntosh 1982, p. 5). Por otra parte, es claro que "muchos de los problemas y controversias en ecología surgen desde consideraciones filosóficas frecuentemente sólo percibidas de manera confusa" (McIntosh 1982, p. 45; véase también la discrepancia entre D. Simberloff y M. Grene en Saarinen 1982).

No intentamos afirmar que un ecólogo debiera dominar la problemática filosófica, pero sí observar que es una fuente de confusión importante y a veces necesaria de abordar, al menos cuando es pertinente a la práctica cotidiana (como se evidencia al analizar los esquemas lógicos de inferencia experimental). Por demás, apoyarse en postulados filosóficos desarrollados para otras ciencias no es probablemente la mejor opción. Los escasos filósofos que se han ocupado de la biología (e.g. véase Hull 1988) miraron casi exclusivamente al ámbito sistemático y evolutivo, lo que deja a los ecólogos "hacer su propio camino buscando adaptar o desarrollar posiciones filosóficas para la ecología" (McIntosh 1982,

p.50). Es discutible si este camino es en definitiva viable. Un diagnóstico emitido por Meyer (1979) es elocuente: "las ciencias biológicas .. parecen sufrir de una especie de depresión epistemológica que las condena a fluctuar entre una humildad experimental a la que se tiene por la virtud misma y una pretensión 'filosófica' que en ninguna otra ciencia presenta un tono tan polémico".

La "virtud" de la "humildad experimental" aludida se basa en que este 'enfoque' defiende su capacidad para descubrir la causalidad en un sistema, y con ello su capacidad de *explicar*. Sin embargo, explicación es un concepto amplio. Apostel (1977), por ejemplo, lo define como la "actividad de representar un conjunto por una serie de elementos, que son los elementos constitutivos y que están unidos entre sí por una red de relaciones". Esta definición es general ya que aplica a los diferentes niveles jerárquicos de organización biológica. Por otra parte, Cellèrier (1977) distingue además dos tipos de explicación: funcional, asociada a un proceso, y causal, asociada a los componentes del proceso. Si bien al explicar lo ideal es llegar a la causalidad de un fenómeno ecológico, esto no implica necesariamente usar un enfoque mecanicista. Piaget (1977), por ejemplo, reconoce la aplicabilidad en biología de los conceptos de Halbwachs (1977), quien diferencia tres tipos de explicación causal: a) heterogénea, donde el estado de un sistema se modifica por causas externas (e.g. los factores exógenos asociados a la conducta dinámica de una población), b) homogénea, donde los cambios del sistema se deben a factores internos (e.g. mecanismos de retroalimentación que generan un patrón de conducta dinámica), y c) batfgena, donde los cambios se producen en un nivel superior pero debido a cambios en un nivel inferior (e.g. interacciones de alto orden o modificaciones de la interacción que generan patrones comunitarios). Nótese que en ninguna de ellas se hace incapié en el mecanismo o se lo considera explícitamente indispensable, y esto es porque *causa* no es sinónimo de *mecanismo*.

Las distinciones anteriores, que son sólo una parte de las muchas visiones que exis-

ten al respecto, sugieren un corolario importante para el análisis experimental tradicional de la dinámica de comunidades: para explicar esta última no es necesario conocer las interacciones una-a-una de sus especies componentes. Explicar una comunidad tampoco es conocer, a través de experimentos de interacción pareada, cuáles especies compiten entre sí, cuáles depredan sobre otras, y cuál es la 'fuerza' o importancia de cada interacción en el funcionamiento de la comunidad. Tales concepciones son parte del problema del reduccionismo en ecología (Kareiva 1994), y es fundamental comprender que la explicación involucra diferentes niveles y distintos aspectos que se complementan entre sí.

## CONCLUSIONES

No deseamos bajo ningún concepto causar la impresión de que la experimentación es una tarea impracticable, pero sí de que en ningún caso es trivial. El uso de experimentos en ecología no es *per se* innecesario o necesario, inadecuado o adecuado, ni tampoco mejor o peor que otras prácticas habituales. No obstante, cuando se realiza un experimento el investigador se enfrenta a una serie de fuentes potenciales de error que están presentes antes y después del procedimiento. Es fundamental reconocer los elementos que pueden confundir un resultado experimental, y apreciar que pueden hallarse en muy distintos niveles de análisis. Entre los principales aspectos consideramos: 1) *validez*: definición apropiada del esquema lógico de inferencia, que involucra precisar el modelo conceptual de referencia y establecer hipótesis nulas adecuadas, 2) diseño, ejecución y evaluación estadística: principalmente para evitar la pseudoreplicación y sus consecuencias en la inferencia estadística, 3) *aplicabilidad*: delimitación adecuada de condiciones iniciales y condiciones límite, 4) *poder explicativo*: capacidad para descubrir y relacionar distintos tipos de causalidad influyendo en la respuesta experimental, 5) *poder interpretativo*: alcance de las conclusiones obtenidas en función de las escalas de espacio y tiempo involucradas.

Como cualquier otro enfoque, la experimentación requiere ser rigurosa en función de las condiciones indicadas, ya que el experimento como herramienta no es por sí solo garantía ni criterio de rigurosidad. Por ello, las fuentes de confusión señaladas son prácticamente las mismas que enfrenta cualquier otra aproximación empírica al resolver un problema ecológico.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos los comentarios de M. Fernández y J.C. Castilla (ambos experimentalistas de corazón) al borrador del manuscrito, así como los de P.A. Marquet y un revisor anónimo. P.A. Camus agradece el financiamiento a través de un proyecto FONDECYT 193-0183 y una beca de doctorado de la Univ. Católica de Chile, y M. Lima el financiamiento del Instituto Nacional de Pesca de Uruguay y una beca doctoral de la Organización de Estados Americanos. Este trabajo fue originado por dos motivos principales. Uno fue la diversidad de criterios y juicios de valor sobre el uso de experimentos en ecología, analizada en un curso del Doctorado en Ecología de la P. Univ. Católica donde participaron R. Ginocchio, R. Soto y los Drs. F.M. Jaksic y J.C. Castilla, y los problemas de estructura espacial revisados en otro curso con participación de los Drs. P.A. Marquet y J.C. Castilla. El segundo fue expandir y reorientar una crítica de los autores a un libro de N. Hairston Sr., publicada en Diciembre de 1993 en Rev. Chil. Hist. Nat. El trabajo se orienta a la discusión en el ámbito nacional y no intenta destacar en su originalidad o profundidad, que son someras, sino entregar elementos de crítica sobre aspectos que muchas veces son dejados de lado en la práctica experimental.

#### LITERATURA CITADA

ABELE LG, DS SIMBERLOFF, DR STRONG & AB THISTLE (1984). Preface. En: Strong DR, D Simberloff, LG Abele & AB Thistle (eds) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*: vii-x. Princeton University Press, Princeton. xiii + 613 pp.

- ADDICOTT JF, JM AHO, MF ANTOLIN, DK PADILLA, JS RICHARDSON & DA SOLUK (1987) Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49: 340-346.
- ADLER FR & WF MORRIS (1994) A general test for interaction modification. *Ecology* 75: 1552-1559.
- APOSTEL L (1977) Observaciones sobre la noción de explicación. En: Piaget J (ed) *La Explicación en las Ciencias*: 199-205. Editorial Martínez Roca S.A., Barcelona. 222 pp.
- BAKER RG (1991) Vegetational patterns. *ESA Bulletin* 72: 47-49.
- BENDER EA, TJ CASE & ME GILPIN (1984) Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. *Ecology* 65: 1-13.
- BENNINGTON CC & WV THAYNE (1994) Use and misuse of mixed model analysis of variance in ecological studies. *Ecology* 75: 717-722.
- BERRYMAN AA (1989) The conceptual foundations of ecological dynamics. *Bulletin of the Ecological Society of America* 70: 230-236.
- BERRYMAN AA (1991) Stabilization or regulation: what it all means! *Oecologia* 86: 140-143.
- BILLICK I & TJ CASE (1994) Higher order interactions in ecological communities: what are they and how can be detected. *Ecology* 75: 1529-1543.
- BROWN JH (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279.
- CELLERIER (1977) La explicación en biología. En: Piaget J (ed) *La Explicación en las Ciencias*: 18-28. Editorial Martínez Roca S.A., Barcelona. 222 pp.
- CLARK PJ & FC EVANS (1954) Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35: 445-453.
- CONNELL JH (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamallus stellatus*. *Ecology* 42: 710-723.
- CONNELL JH (1983) On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* 122: 661-696.
- DALEMB (1994) Do ecological communities exist? *Journal of Vegetation Science* 5: 285-286.
- DAYTON PK (1971) Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs* 41: 351-389.
- DIAMOND J (1986) Overview: laboratory experiments, field experiments and natural experiments. En: Diamond J & TJ Case (eds) *Community Ecology*: 3-22. Harper & Row Publishers, Inc., New York. xxii + 665 pp.
- DUTILLEUL P (1993) Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology* 74: 1646-1658.
- DUTILLEUL P & P LEGENDRE (1993) Spatial heterogeneity against heterocedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept. *Oikos* 66: 152-171.
- FOWLER N (1990) The 10 most common statistical errors. *ESA Bulletin* 71: 161-164.
- GASTON KJ (1988) Patterns in the local and regional dynamics of moth populations. *Oikos* 53: 49-57.

- GILLER PS (1984) Community Structure and the Niche. Chapman & Hall, New York. vii + 176 pp.
- GUREVITCH J, LL MORROW, A WALLACE & JS WALSH (1994) A meta-analysis of competition in field experiments. *American Naturalist* 140: 539-572.
- HAILA Y (1982) Hypothetico-deductivism and the competition controversy in ecology. *Annals Zoologici Fennici* 19: 255-263.
- HAIRSTON SR, NG (1984) Inferences and experimental results in guild structure. En: Strong DR, D Simberloff, LG Abele & AB Thistle (eds) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*: 19-27. Princeton university Press, Princeton. xiii + 613 pp.
- HAIRSTON SR, NG (1989) *Ecological Experiments: Purpose, Design and Execution*. Cambridge University Press, Cambridge. xiii + 370 pp.
- HALBAWCHS F (1977) Historia de la explicación en física. En: Piaget J (ed) *La Explicación en las Ciencias*: 74-91. Editorial Martínez Roca S.A., Barcelona. pp.
- HANSKI I (1982) Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- HASSELL MP, JH LAWTON & RM MAY (1976) Patterns of dynamical behavior in single-species populations. *Journal of Animal Ecology* 45: 471-486.
- HASTINGS A & T POWELL (1991) Chaos in a three-species food chain. *Ecology* 72: 896-903.
- HASTINGS A, CL HOM, SELLNER, P TURCHIN & H CJ GODFRAY (1993) Chaos in ecology. Is mother nature a strange attractor? *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 1-33.
- HOM CL & ME COCHRAN (1991) Ecological experiments: assumptions, approaches, and prospects. *Herpetologica* 47: 460-473.
- HULL DL (1988) *Science as a Process: an Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science*. The university of Chicago Press, Chicago. xiii + 586 pp.
- HURLBERT SH (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- HURLBERT SH (1990) Spatial distribution of the montane unicorn. *Oikos* 58: 257-271.
- HURLBERT SH & MS MULLA (1981) Impacts of mosquitofish (*Gambusia affinis*) predation on plankton communities. *Hydrobiologia* 83: 125-151.
- ISAAKSEH & RM SIVRASTAVA (1989) *An introduction to Applied Geostatistics*. Oxford University Press, New York. xix + 553 pp.
- KAREIVA P (1989) Renewing the dialogue between theory and experiments in population ecology. En: Roughgarden J, RM May & SA Levin (eds) *Perspectives in Ecological Theory*: 68-88. Princeton University Press, Princeton. vii + 394 pp.
- KAREIVA P (1994) Higher order interactions as a foil to reductionist ecology. *Ecology* 75(6), Special Features Editorial.
- KOEHL MAR (1989) Discussion: from individuals to populations. En: Roughgarden J, RM May & SA Levin (eds) *Perspectives in Ecological Theory*: 39-53. Princeton University Press, Princeton. vii + 394 pp.
- KOLASA J (1989) Ecological systems in hierarchical perspective: breaks in community structure and other consequences. *Ecology* 70: 36-47.
- KOLASA J & DC ROLLO (1991) The heterogeneity of heterogeneity: a glossary. En: Kolasa J & ST Pickett (eds) *The Ecological Heterogeneity*: 1-23. Springer Verlag, New York.
- KOTLIAR NB & JA WIENS (1990) Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59: 253-260.
- KUHN TS (1991) La estructura de las revoluciones científicas. Fondo de cultura Económica, Buenos Aires. Tercera reimpresión. 319 pp.
- LEGENDRE P (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm?. *Ecology* 74: 1659-1673.
- LEGENDRE P & MJ FORTIN (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- LEGENDRE P, M TROUSSELLIER, V JARRY & MJ FORTIN (1989) Design for simultaneous sampling of ecological variables: from concepts to numerical solutions. *Oikos* 55: 30-42.
- LEGENDRE P, NE ODEN, RR SOKAL, A VAUDOR & J KIM (1990) Approximate analysis of variance of spatially autocorrelated regional data. *Journal of Classification* 7: 53-75.
- LEWIN R (1986) Supply-side ecology. *Science* 234: 25-27.
- LIMA M & PA CAMUS (1993) [Comentario de Libro] *Ecological Experiments: Purpose, Design and Execution*. Nelson G. Hairston Sr. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 507-508.
- MANLY BFJ (1991) *Randomization and Montecarlo Methods in Biology*. Chapman and Hall, New York. xiii + 281 pp.
- MANN C (1990) Meta-analysis in the breach. *Science* 249: 476-480.
- MATHERON G (1963) Principles of geostatistics. *Economic Geology* 58: 1246-1266.
- MAURER BA (1990) The relationship between distribution and abundance in a patchy environment. *Oikos* 58: 181-189.
- MAY RM (1984) An overview: real and apparent patterns in community structure. En: Strong DR, D Simberloff, LG Abele & AB Thistle (eds) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*: 3-16. Princeton university Press, Princeton. xiii + 613 pp.
- MAY RM & GF OSTER (1976) Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *American Naturalist* 110: 573-599.
- McINTOSH RP (1982) The background and some current problems of theoretical ecology. En: Saariinen E (ed) *Conceptual Issues in Ecology*: 1-61. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Holanda, 2a. Edición. vi + 374 pp.
- MEYER (1979) Situación epistemológica de la biología. En: Piaget J (ed) *Tratado de Lógica y Conocimiento Científico. V. Epistemología de la Biología*: 13-46. Editorial Paidós, Buenos Aires. 147 pp.
- MILNE BT (1992) Spatial aggregation and neutral models in fractal landscapes. *American Naturalist* 139: 32-57.
- MORRIS DW (1987) Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68: 362-369.

- MOUNTFORD MD (1961) On E.C. Pielou's index of non-randomness. *Journal of Ecology* 49: 271-275.
- MURDOCH WW (1991) Equilibrium and non-equilibrium paradigms. *ESA Bulletin* 72: 49-51.
- PAINE RT (1969) The *Pisaster-Tegula* interaction: prey patches, predator food preference, and intertidal community structure. *Ecology* 50: 950-961.
- PETERS RH (1988) Some general problems for ecology illustrated by food web theory. *Ecology* 69: 1673-1676.
- PIAGET J (1977) Notas finales. En: Piaget J (ed) *La Explicación en las Ciencias*: 206-222. Editorial Martínez Roca S.A., Barcelona. 222 pp.
- PIELOU EC (1977) *Mathematical Ecology*. John Wiley & Sons, New York. x + 385 pp.
- PIMM SL (1991) *The Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. The University of Chicago Press, Chicago. viii + 434 pp.
- POPPER KR (1959) *The Logics of Scientific Discovery*. Hutchinson, London.
- RENDU JM (1981) An introduction to geostatistical methods of mineral evaluation. South African Institute of Mining and Metallurgy, Monographs Series, Johannesburg. vii + 84 pp.
- ROSSI ER, DJ MULLA, AG JOURNAL & EH FRANZ (1992) Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 62: 277-314.
- ROTBERRY JT & JA WIENS (1985) Statistical power analysis and community-wide patterns. *American Naturalist* 125: 164-168.
- ROYAMA T (1992) *Analytical Population Dynamics*. Chapman & Hall, London. xvi + 371 pp.
- SAARINEN E, ed (1982) *Conceptual Issues in Ecology*. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Holanda, 2a. Edición. vi + 374 pp.
- SCHAFFER WW (1985a) Order and chaos in ecological systems. *Ecology* 66: 93-106.
- SCHAFFER WW (1985b) Can nonlinear dynamics elucidate mechanisms in ecology and epidemiology? *IMA Journal of Mathematics Applied in Medicine & Biology* 2: 221-252.
- SCHAFFER WW (1988) Perceiving order in the chaos of nature. En: Boyce MS (ed) *Evolution of Life Histories of Mammals*: 313-350. Yale University Press, New Haven. xvi + 373 pp.
- SCHOENER TW (1983) Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122: 240-285.
- STEEL RGD & JH TORRIE (1985) *Bioestadística: Principios y Procedimientos*. Editorial McGraw-Hill Latinoamericana S.A., Bogotá. xxi + 622 pp.
- STRONG DR (1982) Null hypotheses in ecology. En: Saarinen E (ed) *Conceptual Issues in Ecology*: 245-259. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Holanda, 2a. Edición. vi + 374 pp.
- STRONG DR, D SIMBERLOFF, LG ABELE & AB THISTLE, eds (1984) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton university Press, Princeton. xiii + 613 pp.
- TOFT CA & PJ SHEA (1983) Detecting community-wide patterns: estimating power strengthens statistical inference. *American Naturalist* 122: 618-625.
- UNDERWOOD AJ (1981) Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 19: 513-605.
- UNDERWOOD AJ (1990) Experiments in ecology and management: their logics, functions and interpretations. *Australian Journal of Ecology* 15: 365-389.
- UNDERWOOD AJ & EJ DENLEY (1984) Paradigms, explanations and generalizations in models for the structure of intertidal communities in rocky shores. En: Strong DR, D Simberloff, LG Abele & AB Thistle (eds) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*: 151-180. Princeton university Press, Princeton. xiii + 613 pp.
- van ES HM (1993) The spatial structure of soil variability and its implications for field studies. En: Levin SA, TM Powell & JH Steel (eds) *Patch Dynamics*: 27-36. Springer Verlag, Berlin. xiii + 307 pp.
- WERNER E (1991) 74th Anniversary Symposium (Changing perspectives on some long standing problems in ecology). *ESA Bulletin* 72: 43-47.
- WIENS JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- WOOTTON JT (1994) Putting the pieces together: testing the independence of interactions among organisms. *Ecology* 75: 1544-1551.
- YOCCOZ NG (1991) Use, overuse, and misuse of significance tests in evolutionary biology and ecology. *ESA Bulletin* 72: 107-111.