

COMENTARIO

Regulación poblacional, denso-dependencia y métodos para su detección en series de tiempo

Population regulation, density dependence and methods for their detection in time series

MAURICIO LIMA

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas,
Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile

RESUMEN

En este trabajo se revisan y discuten las nociones de denso-dependencia, regulación y persistencia poblacional, formalizadas a través de ecuaciones de diferencia estocásticas. De esta manera, la regulación y persistencia de los procesos poblacionales son interpretados de acuerdo con ciertas propiedades estadísticas de la conducta dinámica observada en la serie de tiempo de los tamaños de una población. En especial, se analiza la condición de que la varianza de la abundancia poblacional sea finita en el tiempo. Basado en dicha definición, se formula el concepto estadístico de la denso-dependencia (DD), y se discute el significado de la denso-dependencia causal y estadística, con el fin de clarificar sus implicaciones ecológicas. En este punto se revisan algunas de las pruebas elaboradas para detectar DD y se discute su significado dentro del marco de la denso-dependencia estadística y causal.

Palabras clave: persistencia, regulación, causalidad, proceso estocástico, denso-dependencia.

ABSTRACT

In this paper the concepts of density dependence, regulation, and population persistence are reviewed and discussed. These concepts are formalized by stochastic difference equations. The persistence and regulation of a population process, are interpreted according with some particular statistical properties of the dynamic behavior of population abundance time series. In particular, the condition that the variance of population size in the time series must be bounded is analyzed. Based on the above definitions, the statistical concept of density dependence is restated and the meaning of statistical and causal density-dependence are discussed in order to clarify their ecological implications. I review some tests designed to detect density dependence, and their meaning in relation to the concepts of statistical and causal density dependence are discussed.

Key words: persistence, regulation, causality, stochastic process, density-dependence.

INTRODUCCION

Las fluctuaciones que experimentan las poblaciones naturales han despertado el interés de los ecólogos desde hace varias décadas (véase Elton 1924, Elton & Nicholson 1942). Es interesante destacar que la dinámica que exhiben las poblaciones naturales en una determinada localidad está estrechamente vinculada con la relación existente entre distribución y abundancia poblacional, como ha sido señalado hace cuatro décadas por Andrewartha & Birch (1954). Por lo tanto, la distribución, abundancia y dinámica de las poblaciones representan diferentes aspectos de un mismo problema, el cual es central ac-

tualmente dentro de la ecología de poblaciones y comunidades. Este problema puede resumirse en tres grandes preguntas: 1) ¿Por qué ciertos organismos se encuentran en ciertas partes de su rango geográfico y en otras no?, 2) ¿Por qué estos organismos son más o menos abundantes en diferentes sitios de su distribución?, y 3) ¿Por qué las poblaciones locales fluctúan de una determinada manera? Esta última interrogante ha sido la responsable de una de las mayores controversias dentro de la ecología, la cual, incluso hoy día, sigue generando discusión por parte de diversos investigadores (véanse Wolda & Dennis 1993, Hanski et al. 1993).

Desde que Pearl & Read (1920) publicaron la ecuación de crecimiento poblacional logístico (anteriormente descrita por Verlhust, 1838), y Howard & Fiske (1911) definieron los tipos de factores denso-dependientes y denso-independientes como responsables de los cambios poblacionales, los ecólogos han estado discutiendo sobre la importancia relativa de los mismos en la determinación de dichos cambios. Por un lado, se ha postulado que las poblaciones naturales se encuentran reguladas en su abundancia por una serie de factores que dependen de sus densidades (e.g. mortalidad, reclutamiento, migración, enfermedades, depredadores, etc.), los cuales restringen el potencial reproductivo de las mismas (Nicholson 1933, Smith 1935, Solomon 1958). Por otro lado, y en estricta oposición a este enfoque, se postuló que las fluctuaciones poblacionales no se debían a factores influidos por la densidad, sino debido a determinantes climáticas (Bodenheimer 1938, Andrewartha & Birch 1954). Si bien este problema fue parcialmente abandonado durante gran parte de los años 60 y 70, las posturas regulacionistas fueron aceptadas casi tácitamente, dando lugar al desarrollo de la ecología de comunidades basada en la teoría del nicho y la competencia, ambas íntimamente relacionadas a procesos denso-dependientes (Caswell 1982, Murdoch 1994).

Sin embargo, el problema de la regulación de las poblaciones ha resurgido en los últimos años, dando lugar a una abundante literatura, la cual abarca tanto aspectos conceptuales como metodológicos. La visión clásica de la controversia sobre la denso-dependencia (DD) y denso-independencia (DI) percibe a las poblaciones en un continuo, entre aquellas fuertemente reguladas en sus densidades de equilibrio por factores DD y aquellas poblaciones que fluctúan en forma aleatoria, debido a factores externos a la población (DI). La DD puede definirse en términos más formales como aquellos mecanismos de retroalimentación negativa y positiva que atraen a la población hacia determinada densidad o densidades (Berryman 1991). Por su parte, la DI representa a todos aquellos factores que son externos a la población y que pueden ser percibidos como perturbaciones al sistema. Gran parte del debate conceptual sobre la naturaleza de las fluctuaciones po-

blaciones se debe también a una falta de claridad en definir el contexto en el cual se formula el problema (Royama 1977, 1981, Dennis & Taper 1994). En primer lugar, se debe aclarar si los planteamientos están formulados dentro de un contexto determinístico o estocástico, lo cual cambia en forma radical el sentido y aplicabilidad de muchas de las definiciones utilizadas. Dentro de un marco determinístico, el concepto de regulación poblacional está asociado a la existencia de una densidad de equilibrio constante, a la cual la población tiende a retornar luego de una perturbación. A modo de ejemplo, Varley & Gradwell (1960) definen a una población regulada como "una que tiende a retornar a su densidad de equilibrio luego de un alejamiento del mismo". Dentro de este contexto, es imposible determinar dicho equilibrio en ambientes variables o en casos en que existan dinámicas más complejas (Wolda 1989, Hanski 1990, Berryman 1991). Sin embargo, dentro de un marco estocástico la regulación puede definirse como la existencia de fluctuaciones poblacionales finitas y limitadas, con un límite inferior en la densidad poblacional mayor a cero (Royama 1977, Berryman 1991, Murdoch 1994), en contraste con las fluctuaciones ilimitadas propias de modelos del tipo "paseo aleatorio" ("random walk"). A su vez, den Boer (1991), Reddingius & den Boer (1989) y Wolda (1989) han establecido diferencias entre conceptos como regulación y estabilización. Según estos autores, la estabilización de una población estaría definida como la existencia de varianzas finitas y limitadas temporalmente de las densidades poblacionales. Mientras que la regulación poblacional estaría definida por la existencia de mecanismos DD que permiten a una población presentar fluctuaciones limitadas temporalmente. De esta manera, una población regulada representa un caso particular de estabilización mediada por factores DD, y es importante señalar que es este último aspecto el que actualmente ha generado una controversia metodológica sobre cómo determinar regulación (Wolda & Dennis 1993, Hanski et al. 1993, Dennis & Taper 1994).

Las fluctuaciones que experimentan las poblaciones naturales son sin duda causadas por una gran variedad de factores, por

lo tanto el problema es determinar qué condiciones y mecanismos son necesarios para la persistencia de una población en el largo plazo. En consecuencia, es necesario formalizar la base conceptual de lo que denominaremos un proceso poblacional regulado y persistente.

En este trabajo se realiza una revisión de los conceptos de denso-dependencia, regulación y persistencia poblacional. Para tal fin, se formalizarán los mencionados conceptos a través de ecuaciones de diferencia estocásticas para describir la estructura general de los procesos poblacionales (Royama 1977, 1992). Dichos modelos son comúnmente utilizados para describir series de tiempo de variables físicas y económicas (Chatfield 1984). Las nociones de persistencia, regulación poblacional y denso-dependencia se derivarán a través del análisis de las estructuras de los procesos poblacionales y sus propiedades estadísticas básicas.

PERSISTENCIA Y REGULACION POBLACIONAL

Las poblaciones naturales experimentan una gran diversidad de fluctuaciones en sus densidades. Por un lado, observamos poblaciones que presentan una gran variabilidad, mientras otras tienden a mantener su densidad relativamente constante. Por otro lado, se observa que ciertas poblaciones tienden a persistir, mientras otras desaparecen frecuentemente, y son a menudo restablecidas por inmigrantes provenientes de otras poblaciones locales. La noción de persistencia poblacional debe interpretarse en términos comparativos, en base a aquellas características dinámicas que hacen que un proceso poblacional no alcance una densidad mínima umbral (extinción) en un determinado período de tiempo. Para tal fin es necesario describir las propiedades estadísticas que permiten que un determinado proceso poblacional persista temporalmente. En esta sección se detallarán las condiciones que permiten dicha persistencia y cómo puede relacionarse con el concepto de regulación poblacional en un contexto donde existen perturbaciones estocásticas. Por último, se describirá cómo ambos conceptos pueden relacionarse con las nociones de DD y DI.

Primero, definiremos la densidad de una población como el número de individuos por unidad de área, n , a intervalos regulares de tiempo a partir de un tiempo arbitrario inicial, t , como n_t . La relación entre n_t y la densidad en el intervalo de tiempo siguiente n_{t+1} es la tasa reproductiva neta en dicho período de tiempo, y se denominará r_t :

$$n_{t+1} = r_t n_t \quad (1)$$

En orden a simplificar los procesos poblacionales consideraré el caso de un organismo anual con generaciones no sobrepuestas. Desde un punto de vista teórico, existe un amplio espectro en los grados de persistencia que puede presentar un proceso poblacional, desde los estrictamente persistentes hasta procesos de muy corta duración. Por ejemplo, podemos definir a una serie de variables aleatorias $\{x_t\}$ que representen a la serie de los logaritmos de las densidades poblacionales en el tiempo en dos situaciones diferentes. Por un lado, las varianzas del proceso $\{x_t\}$ son finitas y limitadas para todo tiempo t . En este modelo, la probabilidad de que el máximo valor alcanzado por $\{x_t\}$ dentro de un intervalo de tiempo dado T se incremente sin límite cuando T tiende a infinito, es igual a cero, lo cual representa el caso de un proceso poblacional estrictamente persistente. En la figura 1 a se representa un proceso dinámico generado por la versión estocástica de la ecuación logística exponencial. En este tipo de procesos la varianza se estabiliza en el tiempo, la figura 1 b nos muestra el comportamiento de las desviaciones medias cuadradas (DMC) temporales para un proceso poblacional estrictamente persistente. Se puede observar que dichas desviaciones tienden a permanecer limitadas entre un rango de valores (0-0,08). Por otro lado, están los procesos en los cuales no existen limitaciones para los valores máximos que pueda alcanzar dicha variable en el tiempo (figura 2 a) y que están caracterizados por un proceso dinámico del tipo "paseo aleatorio" ("random walk"). En estos casos las DMC de $\{x_t\}$ tienden a incrementarse sin límite cuando T tiende a infinito, lo cual está relacionado con la conducta dinámica de procesos poblacionales no persistentes (figura 2 b).

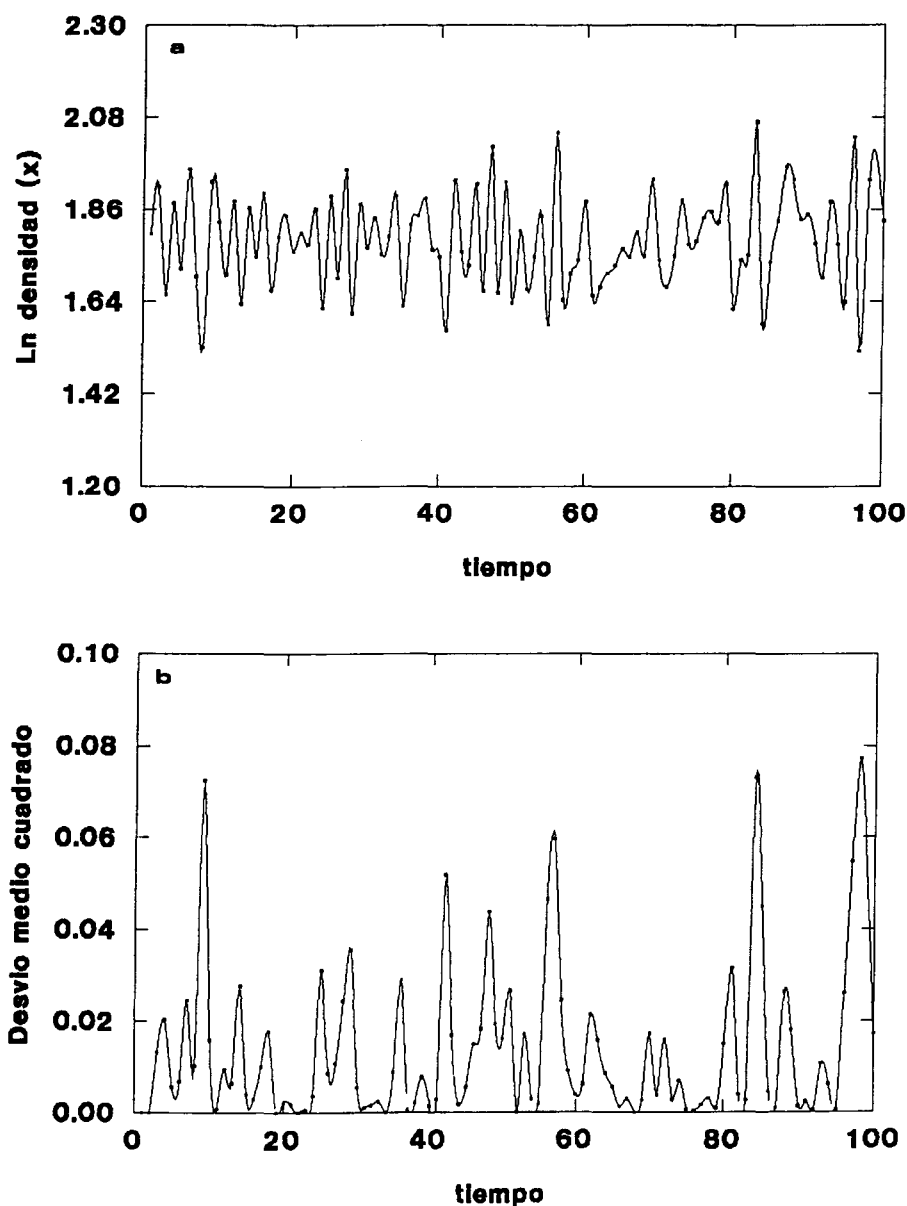


Fig. 1: Ejemplo simulado de un proceso poblacional persistente mediante el modelo logístico exponencial ($x_{t+1} = x_t + a + b \cdot \exp(x_t) + z_t$). Valores de los parámetros: $a = 1,5$, $b = -0,25$ y z = variable aleatoria normal $(0,0,1)$. a. Serie de tiempo de los logaritmos de la densidad poblacional (x_t). b. Serie de tiempo de la desviación cuadrada media (DMC) respecto al valor inicial x_0 .

A simulation example of a persistent population process generated by the exponential logistic model ($x_{t+1} = x_t + a + b \cdot \exp(x_t) + z_t$). Parameter values: $a = 1,5$, $b = -0,25$, and z = normal random variable $(0,0,1)$. a. A time series of log population density (x_t). b. Time plot of mean square deviation of x_t from x_0 .

Lo expresado anteriormente implica que en un proceso poblacional estrictamente persistente, cuando n_t tiende a 0, la probabilidad de que la tasa neta de cambio $r_t = n_{t+1}/n_t$ sea mayor a 1 tiende a su vez a 1, mientras que

cuando n_t tiende a infinito, la probabilidad de r_t de ser mayor a 1 tiende a 0. En términos generales, este hecho significa que la tasa reproductiva neta de una población persistente es estadísticamente dependiente de la den-

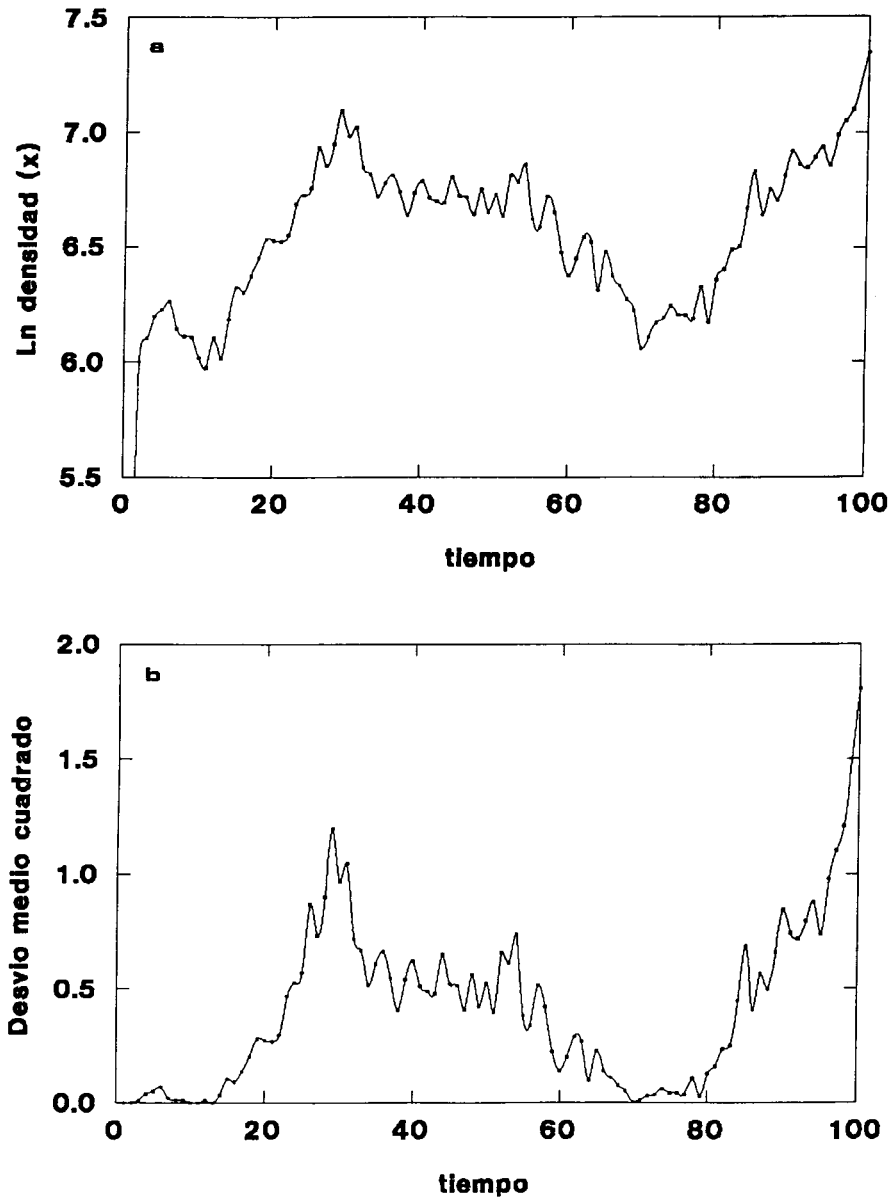


Fig. 2: Ejemplo simulado de un proceso poblacional no persistente del tipo "paseo aleatorio" ($x_{t+1} = x_t + z_t$). Donde z = variable aleatoria normal (0,0,1). a. Serie de tiempo de los logaritmos de la densidad poblacional (x_t) generada por el proceso mencionado. b. Serie de tiempo de la desviación cuadrada media de x_t respecto al valor inicial x_0 .

A simulated example of a "random walk" process ($x_{t+1} = x_t + z_t$). Where z is a normal random variable (0,0,1). a. A time series of log population density (x_t). b. Time plot of mean square deviation of x_t from x_0 .

sidad poblacional (Royama 1992). Esto relaciona la idea de persistencia con la noción de regulación poblacional DD, como ser verá más adelante. Sin embargo, es necesario aclarar que en el caso de poblaciones reales

el hecho de presentar una varianza finita y limitada en el tiempo no asegura la persistencia de las mismas, debido a la existencia de densidades umbrales que, sin son alcanzadas, se traducen en extinción local. Por ejemplo,

si se utiliza el modelo logístico exponencial en su versión estocástica para generar un proceso dinámico más complejo (Figura 3 a) se puede observar que las DMC aumentan en más de un orden de magnitud en relación a

las fluctuaciones generadas por el mismo modelo en la figura 1, si bien tienden a permanecer limitadas entre cierto rango de valores (Figura 3 b). Por lo tanto, de aquí en adelante la noción de persistencia se establece

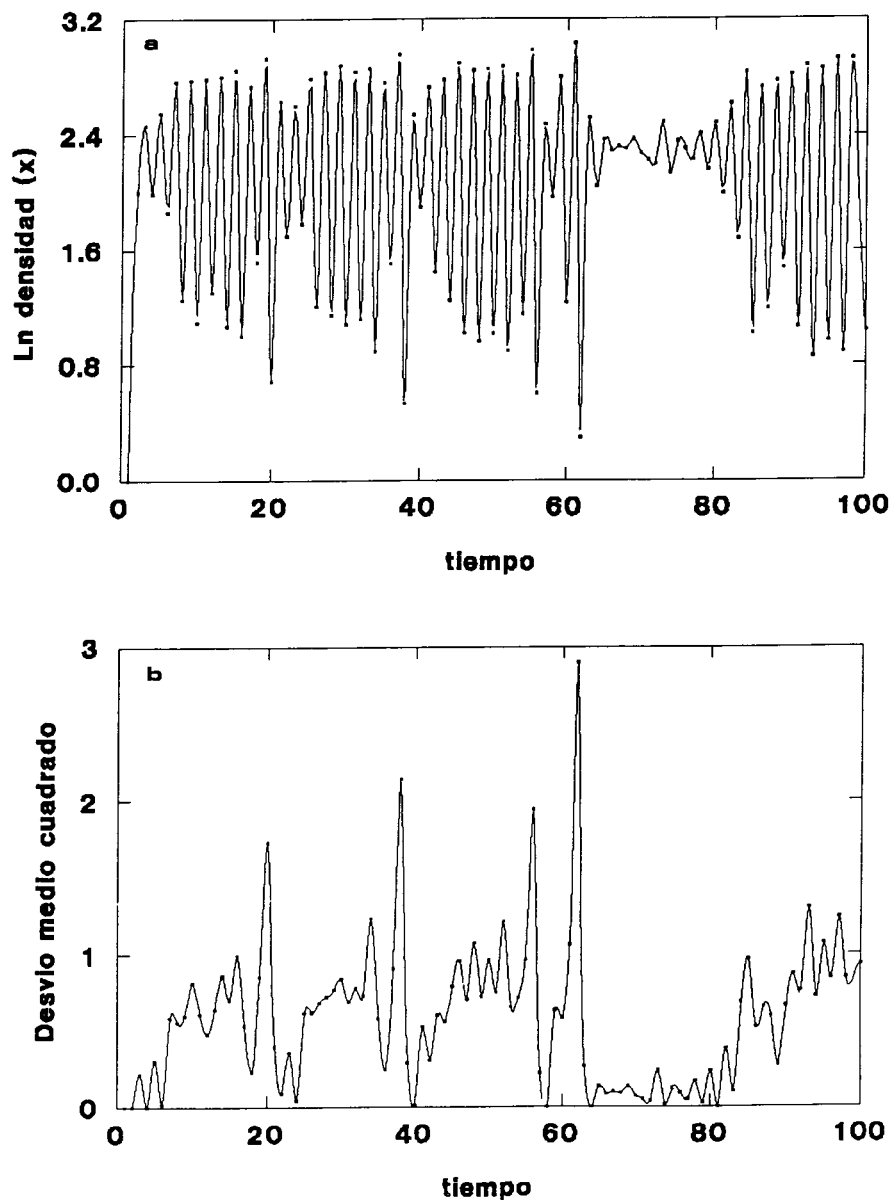


Fig. 3: Ejemplo simulado de un proceso poblacional caótico mediante el modelo logístico exponencial ($x_{t+1} = x_t + a + b \cdot \exp(x_t) + z_t$). Valores de los parámetros: $a = 2,5$, $b = -0,25$ y $z =$ variable aleatoria normal $(0,0,1)$. a. Serie de tiempo de los logaritmos de la densidad poblacional (x_t). b. Serie de tiempo de la desviación media cuadrada (DMC) respecto al valor inicial x_0 .

A simulation example of a persistent population process generated by the exponential logistic model ($x_{t+1} = x_t + a + b \cdot \exp(x_t) + z_t$). Parameter values: $a = 2,5$, $b = -0,25$, and z is a normal random variable $(0,0,1)$. a. A time series of log population density (x_t). b. Time plot of mean square deviation of x_t from x_0 .

en términos generales y no estrictos. En primer término, se derivarán las condiciones formales que requiere un proceso poblacional para ser persistente en el tiempo. Para mayor simpleza en el análisis, usaré una forma lineal de la ecuación 1, de manera que

$$N_{t+1} = R_t + N_t, \tag{2}$$

en donde N_{t+1} , N_t , y R_t son los logaritmos de n_{t+1} , n_t , y r_t , representan a la densidad en tiempo t , $t + 1$ y la tasa neta reproductiva respectivamente, dado que

$$R_t = N_{t+1} - N_t. \tag{3}$$

De acuerdo a estas ecuaciones se puede representar al logaritmo de la densidad en el tiempo t como:

$$N_t = \sum_{i=1}^{t-1} R_i + N_0. \tag{4}$$

Donde N_0 es el logaritmo de la densidad inicial ($t = 0$). La ecuación 4 representa una relación observada en una serie de fluctuaciones poblacionales. Los patrones de fluctuación poblacional pueden descomponerse en dos elementos básicos: la media y las variaciones en torno a la media. En términos de la persistencia de un proceso poblacional, las tendencias en la media deben permanecer controladas y las fluctuaciones alrededor de la misma deben estar reguladas. Este requerimiento se traduce en tener varianza limitada. Para que dicha población sea persistente, la media del logaritmo de la tasa de cambio a través de la serie de tiempo debe ser 0, lo cual satisface la primera condición de persistencia (Royama 1977). De acuerdo con la ecuación 4, se puede obtener el promedio del logaritmo de la tasa reproductiva como,

$$\frac{\sum_{i=0}^{t-1} R_i}{t} = \bar{R}. \tag{5}$$

Pasando al tiempo t como multiplicador del promedio de la tasa reproductiva según la ecuación 5, y sustituyendo en la ecuación 4 por la sumatoria de los R_t , se puede reescribir esta última como

$$N_t = t \bar{R} + N_0. \tag{6}$$

Pasando el término N_0 a la izquierda de la ecuación, se observa que la diferencia entre los logaritmos de las densidades poblacionales tienden a incrementarse sin límite cuando el tiempo tiende a infinito. De este modo se puede deducir que

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (N_t - N_0) = \infty. \tag{7}$$

Sin embargo para que este proceso sea persistente en el tiempo se requiere que el producto del tiempo t con el promedio de R_i sea menor o igual que alguna constante A ,

$$t \bar{R} \leq A. \tag{8}$$

De esta manera, si se pasa el tiempo hacia el lado derecho de la ecuación 8, el promedio del logaritmo de la tasa reproductiva neta es menor o igual al cociente de una constante y el tiempo, lo que implica que cuando el tiempo tiende a infinito su valor debe tender a 0, con lo cual se deduce

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \bar{R} = 0, \tag{9}$$

y esta es la primera condición de persistencia poblacional de acuerdo con Royama (1977, 1992).

Sin embargo, antes de entrar en la derivación de la segunda condición de persistencia es necesario definir y aclarar una serie de términos y conceptos utilizados en los análisis de series de tiempo. En especial, se definirá el concepto de ensamble de realizaciones de un proceso estocástico. Por otra parte, se definirá el concepto de estacionariedad de una serie de tiempo, y qué representan los momentos de primer y segundo orden de un proceso, como también las definiciones de varianza, autocovarianza y autocorrelación de una serie de tiempo.

Matemáticamente, un proceso estocástico se define como una colección de variables aleatorias, las cuales están ordenadas en el tiempo y definidas en un conjunto de puntos de tiempo discretos o continuos (Chatfield 1984). Si bien la mayoría de los problemas estadísticos se refieren a la estimación de ciertas propiedades estadísticas a partir de una muestra de una población, en el análisis de series de tiempo sólo es posible contar con una única observación a un tiempo deter-

minado. Esto implica que si bien el largo de la serie puede variar, sólo tenemos un único resultado del proceso y una sola observación de la variable aleatoria (en este caso la densidad de una población) en el tiempo t . Sin embargo, se puede considerar a la serie de tiempo observada como una realización de un conjunto infinito de series de tiempo que pudieran registrarse como resultado del mismo proceso estocástico. Este conjunto infinito ideal es denominado el ensamble del proceso, y cada miembro de dicho ensamble es una de las posibles realizaciones de dicho proceso. Por lo tanto, la serie de tiempo observada es tomada como una realización particular del proceso y puede ser descrita a través de los denominados momentos estadísticos, particularmente el primer y segundo momento (ver Box & Jenkins 1976, Chatfield 1984, Royama 1992). El primer momento está representado por el promedio de la serie (en este caso la media de las densidades poblacionales), mientras que el segundo momento está definido por la varianza y la autocovarianza. Esta última no es más que la covarianza entre dos valores de la serie (densidades poblacionales) que están separados un intervalo de tiempo determinado, y se denomina la autocovarianza en el intervalo de tiempo j . Dado que se trata de la covariación de la misma variable (densidad poblacional) se le denomina autocovarianza. Otro parámetro estadístico muy utilizado es la autocorrelación, la cual es el cociente entre la autocovarianza y la varianza.

Un aspecto fundamental en el estudio de procesos estocásticos es el de estacionariedad de una serie de tiempo. Una forma intuitiva de dicho concepto es que no existen cambios sistemáticos en la media (no hay tendencias poblacionales) y la varianza de una serie temporal, lo que implica que las variaciones permanecen constantes alrededor de la media de la serie (Box & Jenkins 1976, Chatfield 1984). En términos más formales, este hecho implica no sólo que la media y la varianza del proceso son constantes, sino también que la autocovarianza no es función del tiempo t , sino del intervalo de tiempo considerado. Por lo tanto, se la denomina función de autocova-

rianza (Royama 1992, Tong 1993). Por ejemplo, esto significa que si comparamos la autocovarianza para un intervalo de 5 años en una serie de tiempo que corresponda a las abundancias poblacionales de una especie en el período 1900-1990, el valor de la función de autocovarianza será el mismo para todos los intervalos de 5 años, independiente de si se considera el intervalo 1925-1930 o el de 1985-1990. La característica fundamental de esta condición de estacionariedad en una serie temporal es que permite el uso de propiedades estadísticas como la función de autocovarianza o autocorrelación para describir a la serie de tiempo y realizar comparaciones. Este aspecto está fundamentado en relación a que los valores esperados de dichas propiedades (media, varianza, autocovarianza y autocorrelación), los cuales debieran ser derivados a partir del ensamble ideal de realizaciones, pueden ser aproximados a partir de los parámetros estadísticos (media, varianza, autocovarianza y autocorrelación) calculados a partir de una sola realización del ensamble. Un tratamiento más formal y profundo de este aspecto, pero desde un punto de vista biológico, es presentado por Royama (1992).

La segunda condición para la persistencia poblacional está relacionada con la regulación de las fluctuaciones alrededor de la media. Por lo tanto, esta segunda condición está determinada por el segundo momento de un proceso estocástico (Chatfield 1984, Royama 1992), el cual, para que el proceso sea persistente, debe ser finito temporalmente. Como hemos mencionado, dicho momento es función de la varianza del proceso, sus covarianzas a los diferentes intervalos de tiempo y las tendencias en la media del proceso. Tomando en cuenta el ensamble ideal de posibles realizaciones, se definirán los valores esperados (E) de dichos parámetros estadísticos del ensamble de las series de tiempo del logaritmo de la tasa reproductiva neta $\{R_t\}$. La derivación de la segunda condición para la persistencia poblacional ha sido extensamente desarrollada por Royama (1977, 1992), por lo tanto, me referiré a dicho análisis.

El segundo momento de la variable aleatoria $\{R_t\}$ se puede expresar como:

$$E(N_t - N_0)^2 = E \left\{ \sum_{i=0}^{t-1} [R_i - E(\bar{R})]^2 + 2 \sum_{i=0}^{t-1} \sum_{j=i+1}^{t-1} [R_i - E(\bar{R})] [R_j - E(\bar{R})] + [t E(\bar{R})]^2 \right\} \quad (10)$$

La ecuación 10 describe al valor esperado del segundo momento de un ensamble de procesos estocásticos, donde el primer término del lado derecho de la ecuación representa el valor esperado de la varianza del ensamble, y R_i representa al logaritmo de la tasa reproductiva neta en cada intervalo de tiempo. Como está precedido de una sumatoria desde tiempo cero a tiempo $t-1$, se puede reescribir como el valor esperado de la suma de cuadrados de las desviaciones multiplicado por un término en $t-1$. El segundo término representa a las autocovarianzas de las variables aleatorias $\{R_t\}$ para los diferentes intervalos de tiempo (i, \dots, j) y el tercero las tendencias en la media de $\{R_t\}$. Teniendo en cuenta la primera condición de persistencia, o sea que la media de R_t debe ser 0, se puede eliminar el último término de la ecuación, por lo tanto queda:

$$E(N_t - N_0)^2 = (t-1) E[R_i - E(\bar{R})]^2 + 2 \sum_{i=0}^{t-1} \sum_{j=0}^{i-1} [R_i - E(\bar{R})][R_j - E(\bar{R})] \quad (11)$$

El primer término del lado derecho de la ecuación, el cual representa la varianza en el tiempo, está multiplicado por $(t-1)$, y tiende a incrementarse sin límite cuando el tiempo tiende a infinito, por lo tanto el segundo término debe contrarrestar dicho incremento para que el segundo momento de este proceso sea finito y se cumpla con la segunda condición de persistencia poblacional. Para que esto suceda, R_i y R_j deben estar correlacionadas negativamente. Es importante destacar que si la serie en $\{R_t\}$ representa un proceso aleatorio puro (DI) la correlación entre R_i y R_j es 0 (Chatfield 1984) y las fluctuaciones en N_t tenderían a incrementarse sin límite. En este caso consideraremos que la serie en $\{R_t\}$ es un proceso estacionario, y por lo tanto su media es constante y la autocovarianza depende sólo del intervalo de tiempo. De esta manera, se puede definir los términos de la ecuación 11 en relación a los parámetros estadísticos de una serie de tiempo observada en vez de los valores esperados del ensamble. Por lo tanto, el primer término sería la varianza de $\{R_t\}$ y el segundo su autocovarianza, la cual depende del intervalo j y no del tiempo t (condición de estacionariedad de la serie). A su vez, la varianza de un proceso

en el tiempo representa la autocovarianza al intervalo 0 (Chatfield 1984, Tong 1993). Por lo tanto, redefiniendo los términos queda que:

$$E(N_t - N_0)^2 = t \mu_R(0) + 2 \sum_{j=1}^T (t-j) \mu_R(j) \leq A, \quad (12)$$

donde $\mu_R(0)$ representa la autocovarianza en R en el intervalo de tiempo 0 (varianza del proceso) y $\mu_R(j)$ es la autocovarianza en el intervalo de tiempo j , y A es una constante. Si dividimos el lado derecho de la ecuación por $t\mu_R(0)$:

$$1 + \frac{2 \sum_{j=1}^T (t-j) \mu_R(j)}{t \mu_R(0)} \leq \frac{A}{t \mu_R(0)} \quad (13)$$

Teniendo en cuenta que $\mu_R(j)/\mu_R(0)$ representa la función de aurocorrelación en dicho intervalo j de tiempo, se puede reescribir la ecuación como:

$$1 + 2 \sum_{j=1}^T \frac{(1-j)^{\rho_R(j)}}{t} \leq \frac{A}{t \mu_R(0)} \quad (14)$$

De acuerdo a esta ecuación, el último término del lado derecho tiende a 0 cuando t tiende a infinito debido a que t está dividiendo y por lo tanto la desigualdad se torna una igualdad en cero. Si se reordenan los términos y se define el límite cuando t tiende a infinito, queda que:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \sum_{j=1}^T \frac{(1-j)^{\rho_R(j)}}{t} = - \frac{1}{2} \quad (15)$$

Esta es la segunda condición de persistencia poblacional. Las interpretaciones de estas dos condiciones son relativamente sencillas. La primera condición está asociada con la determinación de la tendencia media del proceso poblacional $\{R_t\}$. Por ejemplo, si el promedio de la tasa reproductiva neta es positivo o negativo, la fluctuación de la población tendrá una tendencia a aumentar o disminuir sin límite, y por lo tanto el proceso no puede

ser persistente. Sin embargo, lo contrario no se cumple necesariamente, ya que un promedio 0 de la tasa reproductiva neta no asegura por sí solo la persistencia de la población (Royama 1977), ya que R_t puede ser una variable aleatoria distribuida en forma independiente con media 0 y no tener varianza finita. En este contexto, la serie generada en $\{N_t\}$ que representa a la serie de tiempo de las densidades poblacionales, genera un proceso que se conoce como "paseo aleatorio", sin tendencia pero con una probabilidad nula de estar limitado (Chatfield 1984, Royama 1992). Este tipo de procesos se caracterizan por incrementar en el tiempo la distancia respecto a una línea situada en el origen, por lo tanto dos trayectorias que parten en el mismo punto y realizan un "paseo aleatorio" tendrán a separarse cada vez más a medida que pasa el tiempo, y por ello su varianza se incrementa sin límite. La segunda condición restringe las magnitudes de las fluctuaciones de $\{N_t\}$ alrededor de la tendencia media, y dentro de un contexto donde se producen perturbaciones de origen estocástico, el mismo puede ser asociado al concepto de regulación poblacional. Por lo tanto, para que un proceso poblacional sea persistente debe cumplir con las dos condiciones y debe estar regulado en sus variaciones alrededor del promedio. Sin embargo, lo contrario no se cumple necesariamente, ya que un proceso regulado puede no ser persistente, por ejemplo si la tendencia en el logaritmo de la tasa reproductiva neta es negativa. Entonces se trataría de una población decreciente, pero regulada. Si bien estas definiciones permiten formalizar los conceptos que se manejan, es necesario cierto cuidado, especialmente en casos en que se supone que las series en $\{R_t\}$ y $\{N_t\}$ son procesos estadísticamente estacionarios (Royama 1977, Chatfield 1984). La conclusión importante de esta derivación es que, para que el proceso sea persistente, debe existir una estructura de autocorrelación negativa de la tasa reproductiva neta de la población en el tiempo. Esta estructura de autocorrelación negativa implica que si la tasa reproductiva neta de una población es positiva durante cierto intervalo de tiempo, entonces durante otro intervalo dicha tasa necesariamente tendrá valores negativos, produciendo los retornos en las densidades

poblacionales N_t , e impidiendo que la varianza de la serie de tiempo se incremente sin límite. Sin embargo, la pregunta que subyace al problema permanece, ¿qué mecanismos son capaces de producir procesos poblacionales en el tiempo que cumplan con las condiciones de persistencia? La noción clásica de regulación a través de mecanismos densodependientes es esencialmente determinística, y está expresada formalmente sólo en términos de la primera condición de persistencia, por lo tanto es inadecuada para aquellos procesos influidos por factores estocásticos (Royama 1977, Murdoch 1994), ambientes variables (Wolda 1989) y dinámicas determinísticas complejas (Berryman 1991, Turchin & Taylor 1992). Cuando se supone que una determinada serie de tiempo de las densidades de una población posee un sistema dinámico determinístico que subyace al movimiento observado, entonces la posibilidad que las observaciones surjan a partir de fluctuaciones aleatorias puras queda excluida (Berryman 1991a).

En este punto es necesario separar la formalización del concepto de persistencia y su relación a la regulación poblacional mediada por factores DD. Este tema ha dado lugar a diferentes posiciones. Por un lado están quienes aceptan la noción de persistencia relacionada a la regulación DD como una derivación lógica y dentro de un terreno netamente teórico (Royama 1977, Berryman 1991a, Hanski et al. 1993), y por otro quienes sostienen que es necesario poner a prueba la hipótesis de que un proceso poblacional persistente esté asociado a factores DD (den Boer 1991, Reddingius & den Boer 1989).

Sin embargo, este problema requiere considerar aspectos tanto empíricos como metodológicos, específicamente los relacionados con la forma de evaluar el rol de la DD en las poblaciones naturales, problema que hasta hoy día permanece en amplio debate.

MECANISMOS ECOLOGICOS QUE SUBYACEN A LA REGULACION POBLACIONAL

Los conceptos de persistencia y regulación poblacional definidos en la sección anterior son formalizaciones de ciertas propiedades estadísticas que debe presentar un proceso poblacional en el tiempo para persistir, sin

embargo los mecanismos ecológicos subyacentes no son explicitados. De acuerdo a la definición de la tasa reproductiva neta de una población $\{R_t\}$, ésta es una variable que agrega todos los agentes responsables del cambio poblacional en el tiempo (e.g. natalidad, mortalidad, inmigración y migración). Estos, a su vez, están determinados por una serie de factores, que pueden ser definidos como influidos y no influidos por la densidad de la población. Esto puede ser representado como $R_t = f(N, Z)$, donde f representa una relación funcional que traslada los efectos de factores influenciados (N) y no influidos (Z) por la densidad de la población sobre la tasa reproductiva neta. La pregunta a formularse es qué tipos de factores producen procesos poblacionales que tengan las propiedades estadísticas mencionadas en la sección anterior, y por lo tanto la existencia de una autocorrelación negativa en $\{R_t\}$. Si factores del tipo Z son capaces de generar dichas propiedades, entonces estaríamos en presencia de un proceso persistente y regulado en forma DI. Por su parte, Royama (1992; pp. 23-24) demuestra de forma analítica que dichos procesos son frágiles ante la presencia de perturbaciones externas, de modo que desde un punto de vista biológico es poco esperable el encontrar poblaciones persistentes a través de factores DI.

A modo de ejemplo, un proceso regulado DI estaría representado como:

$$R_t = z_t - z_{t-1}, \quad (16)$$

donde z_t y z_{t-1} son variables aleatorias independientes e idénticamente distribuidas. Este proceso cumple con las dos condiciones de persistencia mencionadas (Royama 1992). Sin embargo, si a este sistema se le agrega un término de error e_t con media 0, varianza constante y autocovarianza 0, entonces se obtiene

$$R_t = z_t - z_{t-1} + e_t \quad (17)$$

Esta ecuación representa a un proceso denominado promedio móvil (Box & Jenkins 1976, Chatfield 1984), en el cual la función de autocovarianza, $\mu_R(j)$ es igual al negativo de la varianza de z para todo intervalo de tiempo $j = 1$, mientras que para $j > 1$, $\mu_R(j)$

es igual a 0. En consecuencia, este proceso no cumple con la segunda condición de persistencia dado que su autocovarianza, y por lo tanto su autocorrelación, se desvanecen para intervalos de tiempo mayores a 1. Por otra parte, de acuerdo con la ecuación 4 para deducir N_t , se puede reescribir dicha ecuación de acuerdo a 17 como:

$$N_t = \sum_{i=0}^{t-1} (z_t - z_{t-1}) + \sum_{i=0}^{t-1} e_i + N_0 \quad (18)$$

donde al resolver la sumatoria de las diferencias entre z_t y z_{t-1} ,

$$N_t = z_{t-1} + \sum_{i=1}^{t-1} e_i + N_0. \quad (19)$$

De esta manera la serie de las densidades poblacionales se convierte en una del tipo "paseo aleatorio" debido al segundo término de la ecuación (Royama 1977). Por el contrario, aquellos procesos en donde R_t es función de factores DD (N) son robustos ante la adición de errores externos, y por lo tanto siguen siendo persistentes y regulados. Este hecho resulta sumamente importante, especialmente en referencia a dos aspectos a tener en cuenta. Primero, factores ecológicos totalmente diferentes como lo son (N) y (Z) pueden generar procesos poblacionales que tienen las mismas propiedades estadísticas (autocorrelación). Dichas propiedades están determinadas por una sola de las características de la función de autocorrelación, que es la ausencia de singularidad. Esto significa que un mismo patrón de autocorrelación puede ser generado por procesos totalmente diferentes (Chatfield 1984). El segundo aspecto implica lo poco probable de la existencia de factores DI que regulen a las poblaciones naturales. Dado que una gran cantidad de factores externos de naturaleza estocástica pueden afectar a las poblaciones naturales, es difícil suponer la existencia de una regulación DI en base a la inestabilidad de dichos procesos. Este hecho tiene implicancias en el desarrollo de conceptos como el de estabilización, en oposición al de regulación DD (ver den Boer 1991, Reddingius & den Boer 1989, Wolda 1989) y en relación al desarrollo e

interpretación de los procedimientos estadísticos para probar denso-dependencia que han aparecido en los últimos años en la literatura. En consecuencia, dichas propiedades estadísticas deberían estar asociadas a elementos de retroalimentación negativa, propios de las poblaciones, los que están representados por los factores de tipo N (DD). Sin embargo, en este punto se ha ignorado la importancia del papel de la estructura espacial en la dinámica de las poblaciones naturales. La persistencia de una población local puede estar asociada a factores de tipo (DI), especialmente cuando existe una estructura metapoblacional y poblaciones locales son rescatadas de la extinción mediante procesos de inmigración. Por otro lado, sería posible la existencia de una serie de poblaciones locales experimentando dinámicas del tipo "paseo aleatorio", con extinciones locales frecuentes, sin que ello afecte la persistencia del sistema metapoblacional. Estas ideas desarrolladas por los ecólogos australianos Andrewartha & Birch (1954) no fueron consideradas dentro del marco teórico de la ecología hasta principios de la década del setenta.

Los conceptos de persistencia y regulación poblacional definidos en esta sección son derivados a partir de ciertas propiedades estadísticas de una serie de densidades poblacionales en el tiempo. Sin embargo, la detección de dichas propiedades no es una prueba de la existencia o no de factores DD de naturaleza ecológica. Dicha problemática será abordada en la siguiente sección.

CONCEPTO DE DENSO-DEPENDENCIA
Y METODOS PARA DETECTARLA

El concepto de denso-dependencia tiene implicaciones tanto estadísticas como causales. Desde un punto de vista estadístico, todo proceso que cumpla con las dos condiciones de persistencia probablemente presentará una correlación negativa entre la tasa reproductiva neta R_t y la densidad poblacional N_t , independientemente del mecanismo ecológico que lo genere (Royama 1992). Por otra parte, las correlaciones entre la densidad de una población y el efecto de un factor dado pueden deberse a diferentes causas. Por ejemplo, una causa posible puede ser atribuida a mecanismos de retroalimentación nega-

tiva (Berryman 1989), que representan los factores causales del tipo DD. Otra posibilidad es que un factor DI presente un patrón de autocorrelación en el tiempo, lo que genera una correlación negativa con la densidad poblacional. Por último, series de tiempo poblacionales de pocas generaciones también pueden provocar correlaciones espurias. Este aspecto es de fundamental importancia en relación a la forma de detectar DD a partir de correlaciones y regresiones que son los métodos más comúnmente usados, como también en referencia a las pruebas de regulación de series de tiempo poblacionales. La detección de factores DD a través de regresiones entre dichos factores y la densidad presenta varios problemas. Por un lado, existen sesgos asociados con series de tiempo cortas (Maelzer 1970, Itô 1972), mientras que por otro las correlaciones negativas entre la tasa reproductiva neta y la densidad pueden deberse a factores no asociados causalmente con la densidad. Como ha sido demostrado analíticamente, todo proceso poblacional persistente estadísticamente presenta una autocovarianza negativa en R_t y por ende un coeficiente de regresión negativo entre R_t y N_t (véase Royama 1992: 34). Sin embargo, los procesos no persistentes y no regulados pueden ser capaces de generar coeficientes de regresión negativos. Según Royama (1992), el coeficiente de regresión entre R y N para el proceso descrito en la ecuación 17 está dado por la ecuación:

$$\frac{\text{Cov}(R_t, N_t)}{\text{Var}(N_t)} = \frac{-\sigma_z^2}{[\sigma_z^2 + (t-1)\sigma_e^2]} \quad (20)$$

La covarianza entre la tasa reproductiva neta y la densidad poblacional está representada por la varianza de la variable aleatoria z_t , mientras que la varianza de la serie de tiempo de la densidad poblacional está expresada en el denominador como la suma de la varianza de z_t y el producto en $t-1$ de la varianza de e_t . El coeficiente de regresión es negativo, a pesar de que la estructura generadora del proceso es un "paseo aleatorio". Sin embargo, a medida que t incrementa debido al término $(t-1)$ en el divisor, el coeficiente de regresión tiende a cero. Otro problema en el valor estimado de dicho coefi-

ciente puede surgir si los valores de la varianza de e_t son muy pequeños. Estos argumentos muestran que una correlación negativa entre la tasa reproductiva y la densidad de la población no representa evidencia inequívoca de DD, ni de regulación. Para tal fin se necesitan análisis más detallados que una simple regresión. Como consecuencia directa de este problema, en los últimos años ha aparecido en la literatura una gran diversidad de pruebas estadísticas tendientes a detectar DD en series de tiempo poblacionales (Bulmer 1975, Pollard et al. 1987, Reddingius & den Boer 1989, Turchin 1990, Vickery & Nudds 1991, Crawley 1992, Dennis & Taper 1994). Un aspecto importante a analizar es el significado biológico y estadístico de dichas pruebas. Como ha sido mostrado anteriormente, la noción de regulación poblacional está definida por determinadas propiedades estadísticas de una serie de tiempo de la densidad de una población, y especialmente formalizadas a través de la segunda condición de persistencia (ecuación 15), la cual determina que todo proceso poblacional persistente debe presentar una estructura de autocorrelación negativa en la serie temporal de la tasa reproductiva neta. Por lo tanto, las pruebas estadísticas desarrolladas para detectar DD dependen básicamente de dicha propiedad para poder contrastar al proceso poblacional generador de la serie temporal con la hipótesis nula que la serie en $\{N_t\}$ representa un "paseo aleatorio". Sin embargo, existe una serie de problemas lógicos y estadísticos para la utilización de este tipo de pruebas (Royama 1977, Solow 1990, Holyoak 1993), los cuales están relacionados a las propiedades derivadas de la segunda condición de persistencia, y a la diferencia fundamental que se debe tener en cuenta entre hipótesis estadísticas e hipótesis biológicas.

En términos generales, las pruebas desarrolladas intentan cuantificar a través de algún parámetro estadístico particular (el coeficiente de correlación, el coeficiente de regresión de R_t o el rango de variación de densidades $N_{\max} - N_{\min}$) y los valores de N_t , la estructura de autocorrelación esperada de algún tipo de modelo denso-dependiente, y contrastarla con un modelo nulo tipo "paseo aleatorio" ($X_{t+1} = X_t + e_t$) donde la autocorrelación de R_t es 0 (Chatfield 1984). Por lo

tanto, este tipo de pruebas no detectan la existencia de factores DD ecológicos o causales, sino lo que algunos autores denominan DD estadística (Wolda & Dennis 1993), y que está asociada a las condiciones de persistencia poblacional ya mencionadas. La existencia de regulación mediada por factores DD debería ser detectada a través de una prueba estadística a realizar a la serie de tiempo, acoplada con la evidencia de la existencia de mecanismos ecológicos DD que afecten las tasas de mortalidad o natalidad. A modo de ejemplo se detallarán algunas de las pruebas más utilizadas, así como algunas de sus propiedades particulares y generales.

Prueba de Bulmer (1975)

Esta prueba utiliza la fórmula $R = V/U$, donde V es la suma de los cuadrados de la desviación con respecto a la media:

$$V = \sum_{t=1}^n (N_t - \bar{N})^2, \quad (21)$$

$$U = \sum_{t=1}^{n-1} (N_{t+1} - \bar{N}_t)^2. \quad (22)$$

Donde U es la suma del cuadrado de las desviaciones del valor de densidad en intervalos de tiempo sucesivos. De acuerdo con las dos condiciones de persistencia poblacional, un proceso persistente y regulado debe tener una varianza finita en el tiempo. Por ello, la ecuación 21 debe tender a presentar valores fijos y constantes, mientras que para un proceso no regulado la varianza se incrementa sin límite. Por lo tanto, valores bajos de R estarían asociados con mayor probabilidad a procesos poblacionales regulados. Los valores críticos de R son calculados como $R_{0,05} = 0,25 + (n - 2) 0,036$; donde n representa al número de observaciones de la serie temporal, la hipótesis nula de DI es rechazada para valores de $R < R_{0,05}$. Esta prueba básicamente utiliza la correlación negativa que debe existir en todo proceso regulado entre la tasa reproductiva y la densidad, y su problema principal es que es muy sensible a la presencia de tendencias en las series poblacionales, por lo que su poder se reduce sensible-

mente y se hace más conservadora (Holyoak 1993). Por otro lado, esta prueba es poco general, dado que depende en gran parte del tipo de modelo utilizado para describir la serie de tiempo observada.

Prueba de Pollard et al. (1987)

Dada una serie de observaciones de densidades poblacionales (x_1, x_2, \dots, x_n) en el tiempo, si las observaciones provienen de una población DI, entonces los cambios observados (x_2-x_1), (x_3-x_2),... (x_n-x_{n-1}) representan fluctuaciones aleatorias que han desplazado a la población desde un valor inicial x_0 hasta un valor final x_n . Para una población denso-independiente el orden de ocurrencia de dichos desplazamientos no debiera alterar mayormente el patrón de variación en los valores de x_i , manteniendo los valores iniciales y finales fijos. La lógica de esta prueba es considerar cómo, utilizando un parámetro estadístico apropiado, el conjunto de x_i valores observados debiera ser juzgado como un arreglo extremo al ser comparado con lo esperado por desplazamientos al azar. Por lo tanto, para poner a prueba la hipótesis nula que la serie $\{x\}$ proviene de una población denso-independiente, se realiza el siguiente análisis: a) A partir de la serie observada $\{x\}$ se calcula el valor del estadístico (coeficiente de correlación entre la tasa reproductiva neta y la densidad). b) Se calcula el valor de $d_i = (x_{i+1} - x_i)$, luego de lo cual se realizan permutaciones aleatorias de dicho valor que se utilizan para generar n nuevas series poblacionales a partir del valor inicial x_1 . c) Para cada nueva serie en $\{x\}$ se calcula el valor del estadígrafo. d) Si menos del 5% de los coeficientes de correlación calculados por intermedio del paso c) son menores o iguales que el valor calculado en a), se rechaza la hipótesis nula de DI al 5% de significancia. De acuerdo con Pollard et al. (1987) el parámetro estadístico utilizado para docimar la hipótesis nula es el coeficiente de correlación entre d_i (los cambios poblacionales) y x_i (la densidad poblacional). Esta prueba tiene diversas ventajas: por ejemplo, es poderosa y además presenta una baja tasa de detección de DD en series de tiempo del tipo "paseo aleatorio". Por otro lado, es bastante robusta ya que funciona bien para diferentes tipos de

modelos DD y para diferentes grados de estocasticidad (Holyoak 1993).

Prueba de limitación de Reddingius & den Boer (1989)

Esta prueba, denominada de limitación, básicamente implica las mismas propiedades estadísticas que el resto de las pruebas descritas. En particular, es estadísticamente similar a la prueba de Pollard et al. (1987) y la diferencia radica en que se utiliza el rango de las diferencias de los logaritmos de las densidades poblacionales ($X_{\max} - X_{\min}$) como parámetro estadístico, en lugar del coeficiente de correlación entre la tasa de cambio poblacional y la densidad. Sin embargo, a diferencia de la de Pollard et al. (1987), esta prueba es sensible a la presencia de tendencias poblacionales. Por otra parte, si tomamos en cuenta las condiciones de persistencia poblacional, la diferencia entre los conceptos de limitación y regulación propuesta por Reddingius & den Boer (1989) no tiene sentido. En conclusión, es preferible el uso de la prueba de Pollard et al. (1987) en relación a la prueba de Reddingius & den Boer (1989).

Prueba de atracción de Crowley (1992)

El procedimiento básico es tratar de determinar estadísticamente la presencia de una banda de densidades hacia la cual la población se encuentra atraída. La lógica subyacente en esta prueba se deriva de la segunda condición de persistencia poblacional. Si la varianza del proceso es finita y constante, entonces las fluctuaciones poblacionales tenderán a fluctuar entre ciertos límites y por lo tanto existe una banda o rango de densidades hacia la cual la población es atraída. Para tal fin: a) Se ordenan las n observaciones de la densidad x_i en el tiempo por orden de magnitud, independientemente de su secuencia temporal. b) Se definen $n + 1$ intervalos de densidades, los $n-1$ adyacentes en magnitud, más dos intervalos adicionales, uno menor que el intervalo más pequeño y otro mayor que el más grande. c) Los $n + 1$ intervalos son los atractores probables de la población. Se registran el número de violaciones para cada intervalo dado de densidad, el cual se define como cualquier cambio en la densidad entre

generaciones que cae fuera del atractor y que en la generación subsiguiente ($t + 2$) no retorna a la banda de atracción. d) Se designa al intervalo de densidades con el número mínimo de violaciones como el atractor aparente, y al número mínimo de violaciones como el número de violación observado. Para interpretar estadísticamente el número de violaciones se utiliza principalmente un método de reasignación al azar. Dada la secuencia de densidades, x_i se reasigna al azar los $n-1$ cambios poblacionales ($\log x_{i+1} - \log x_i$), los que luego se adicionan al valor inicial de x para genera una nueva serie poblacional (similar a Pollard et al. 1987). Se generan 25.000 series, de las cuales se obtiene una distribución de números de violaciones y se calcula el número crítico (5%), el cual se utiliza para comparar con el valor observado. Esta prueba presenta una serie de ventajas que la hace interesante de utilizar, especialmente porque es poderosa y además presenta una tasa baja de detecciones de DD en procesos del tipo "paseo aleatorio". Es poco influida por la forma de la autocorrelación de la serie y por lo tanto del tipo del modelo utilizado en la descripción del proceso poblacional.

Prueba de Dennis & Taper (1994)

Estos autores han propuesto un nuevo procedimiento para el estudio de la DD, que básicamente intenta corregir algunos problemas relacionados con el tamaño y el poder de algunas de las pruebas ya mencionadas. Principalmente Dennis & Taper (1994) (establecen que los métodos de Pollard et al. (1987) y Crowley (1992) resultan ser poco poderosos (probabilidad alta de cometer errores del tipo II). Esta prueba está basada en una versión estocástica de la ecuación logística en tiempo discreto:

$$N_t = N_{t-1} \exp [a + bN_{t-1} + E_t], \quad (23)$$

donde N_t es el tamaño de la población en el tiempo t ($t = 0, 1, 2, \dots$), E_t es una variable aleatoria que tiene una distribución normal y los E_1, E_2, \dots se supone que no están correlacionados. Por su parte, a y b son parámetros desconocidos. En una escala logarítmica este modelo se convierte en no lineal y autorregresivo (Tong 1993):

$$X_t = X_{t-1} + a + b \exp (X_{t-1}) + E_t, \quad (24)$$

donde $X_t = \log N_t$. Si el parámetro b es igual a cero, este modelo representa una versión estocástica de un crecimiento o decrecimiento exponencial. La prueba trata de decidir, a través de una prueba generalizada de la razón de verosimilitud, entre un modelo que representa la hipótesis nula $H_0: a = 0$ y $b = 0$ ("paseo aleatorio") y la hipótesis alternativa $H_1: a > 0$ y $b < 0$ (crecimiento logístico), ya que en el caso $b > 0$ tendríamos denso-dependencia inversa (retroalimentación positiva). Esta prueba representa una relación de verosimilitud entre los modelos propuestos, y en ella la distribución del estadígrafo para docimar la hipótesis nula es estimada a partir de la serie observada por medio de un procedimiento de remuestreo ("bootstrap"). Esta prueba es poderosa (baja probabilidad de cometer error tipo II) y es bastante flexible en términos que puede ser utilizada en casos en que existen tendencias en la serie de tiempo. Sin embargo, ha sido calificada como una prueba específica en cuanto al modelo que se utiliza para describir la DD y en este aspecto sería menos general que las pruebas de Pollard et al. (1987) y Crowley (1992). Si bien el modelo que se utiliza es lineal en su estructura, es capaz de genera las dinámicas que se observan en sistemas dinámicos no-lineales (ciclos, cuasiciclos y caos) y por lo tanto se le puede calificar como no-lineal en términos dinámicos (Tong 1993).

PROBLEMAS ESTADISTICOS EN LA DETECCION DE DENSO-DEPENDENCIA

Dadas estas descripciones de las pruebas para detectar DD a partir de una serie de observaciones de densidades poblacionales en el tiempo, es importante detallar cuáles son los principales problemas generales. En primer lugar, como ya he mencionado, existe una estrecha relación entre estas pruebas de denso-dependencia y la segunda condición de persistencia (ecuación 15). Este hecho se relaciona con la propiedad estadística de presentar varianzas finitas alrededor de la media, que se traduce en una tendencia de la serie a retornar a dicho promedio y que está relacionada con la función de autocorrelación de la tasa reproductiva (R_t). Por lo tanto,

dichas pruebas tratan de determinar a través de un estadístico estimado a partir de las observaciones si se satisface dicha condición. Para tal fin, es necesario estimar el valor muestral de la autocorrelación de R_t ($r_{RR}(j)$), para compararlo con el valor teórico esperado si se cumpliera con dicha condición. Este procedimiento, que subyace a todas las pruebas de DD, presenta algunas dificultades. En primer lugar un proceso no-regulado puede presentar valores cercanos a $-1/2$, especialmente si las varianzas no son muy importantes, por lo cual se dificulta el distinguirlo de un proceso regulado (Royama 1992). Un problema más grave está relacionado al tamaño de la serie de tiempo. Solow & Steele (1990) y Woiwood & Hanski (1992) han señalado que la potencia de las pruebas, y por lo tanto la frecuencia con que se rechaza la hipótesis nula (DI), aumenta para series de tiempo mayores de 20 generaciones. Este hecho está relacionado al problema de la convergencia del valor estimado de la ecuación 15 para una determinada longitud de la serie de tiempo. Dicho estimado converge lentamente al valor teórico, y depende de la estructura de autocorrelación del proceso en R_t , la cual es difícil de estimar con el largo usual de las series de tiempo en biología (10-20 años). Debido a este problema, se argumenta en la literatura que la evidencia de regulación DD es escasa y que la mayoría de las series poblacionales no presentan signos de tal efecto (den Boer 1991) o que la variabilidad de las poblaciones aumenta con la longitud de la serie de tiempo (Pimm & Redfearn 1988). Sin embargo, para detectar en forma inequívoca los síntomas de regulación poblacional son necesarias un número de generaciones que sobrepasa ampliamente las obtenidas en la literatura ecológica. Otro de los problemas metodológicos importantes se asocia al tipo de modelos DD que se proponen como hipótesis alternativas, y tiene que ver con la especificidad de las pruebas (Holyoak 1993, 1994). La mayoría de dichas pruebas están representadas por procesos de primer orden (N_t depende sólo de N_{t-1}) y lineales, los que son inadecuados para detectar no linealidad y retraso en la denso-dependencia (Turchin 1990, Hanski et al. 1993, Holyoak 1994). En consecuencia, existen diversos reparos estadísticos en los métodos para detectar DD, ya

que la regulación de un proceso poblacional depende de la estructura de autocorrelación de R_t , la cual no puede ser descrita detalladamente por un solo parámetro estadístico (Royama 1992). Sobre este aspecto, Wolda & Dennis (1993) han argumentado que la característica estadística fundamental que se detecta es una tendencia a retornar a ciertos valores, asociado a un "estado de equilibrio estadístico" manifestado por una distribución de probabilidad estacionaria de las densidades poblacionales. Esta última puede generarse por intermedio de una serie de variables aleatorias, independientes, e idénticamente distribuidas (VAIID) (Dennis & Taper 1994), y por lo tanto no sería necesaria la presencia de autocorrelación para la regulación del proceso. Sin embargo, si bien la serie de densidades poblacionales $\{N_t\}$ puede representar a una secuencia de VAIID, la serie de la tasa reproductiva neta $\{R_t\}$ respectiva cumple con la segunda condición de persistencia y por lo tanto presenta una estructura de autocorrelación negativa en el tiempo, la cual es responsable de los retornos en N_t .

CONCLUSIONES

Es importante considerar las diferencias entre DD ecológica y DD estadística cuando se proponga la existencia de factores reguladores de los procesos poblacionales (Royama 1977, Wolda & Dennis 1993, Dennis & Taper 1994). Por lo tanto, la existencia de pruebas para detectar regulación DD representa un aspecto netamente estadístico y debe ser distinguido de la presencia de factores DD ecológicos. Sin embargo, la persistencia de una población en una localidad dada debiera estar asociada con mecanismos de regulación DD ecológicos, dada la inestabilidad de la regulación DI (regulación frágil). Por otro lado, la existencia de mecanismos de retroalimentación negativa en las poblaciones naturales es en gran parte una derivación lógica de las interrelaciones tróficas existentes a nivel de los organismos (Berryman 1989, 1991a). En tal caso, el comportamiento dinámico de una población, representado por los patrones observados en su serie temporal, tiene un componente determinístico, el cual está representado por un

sistema dinámico. Este aspecto, poco tratado en la controversia sobre DI y DD, implica que es muy poco probable que la dinámica poblacional surja solamente a partir de perturbaciones aleatorias puras. No obstante, es importante señalar que la existencia de estructuras metapoblacionales puede ser capaz de generar procesos persistentes en poblaciones locales que no presenten dinámicas DD, mediante la llegada de inmigrantes. Por otro lado, la existencia de extinciones locales sugiere que dinámicas no persistentes pueden ser comunes en la naturaleza.

Es importante, entonces, tener en cuenta que las fluctuaciones poblacionales son el producto de una serie de factores ya sea DD como DI, y por lo tanto resulta de poco valor contrastar la existencia de ambos factores de forma excluyente. Una de las motivaciones más fuertes para detectar DD ha sido poner a prueba la teoría de que las poblaciones se encuentran controladas por factores climáticos (Bodenheimer 1938, Andrewartha & Birch 1954), basada principalmente en que muchas de las fluctuaciones poblacionales muestran un signo importante de dichos factores. Sin embargo, el grado de correlación entre el logaritmo de la densidad poblacional X_{t+1} y el efecto z_t de un factor denso-independiente (e.g., clima, precipitaciones, temperatura, salinidad), depende de la estructura DD del proceso (Royama 1992). Esto significa que un alto grado de correlación entre el patrón de fluctuaciones en la densidad poblacional y las variaciones climáticas sólo es posible si el componente DD del proceso regula a la población en su punto de equilibrio, de forma tal que el efecto de las perturbaciones externas se pueda expresar en el patrón de las fluctuaciones. Por lo tanto, en casos donde las poblaciones presentan patrones dinámicos más complejos debido a la estructura DD, es imposible determinar los efectos de las perturbaciones externas mediante análisis de correlación. Por otro lado, sería adecuado suponer que si los factores climáticos controlan a las poblaciones, entonces debiera existir una fuerte influencia de los mismos sobre el logaritmo de la tasa reproductiva R_t . En tal caso, la serie $\{R_t\}$ estaría controlada por la serie de factores $\{z_t\}$ que representan a la influencia del clima, sin embargo, en esa situación la serie de densidades pobla-

cionales es del tipo "paseo aleatorio" y por lo tanto es imposible que muestre síntomas de regulación (Royama 1981, 1992).

La gran diversidad de conductas dinámicas que muestran las poblaciones naturales es si duda consecuencia de la influencia de una serie de factores, tanto dependientes como independientes de la densidad. Sin embargo, el problema central no es poner a prueba la teoría de la regulación DD, sino principalmente tratar de entender el porqué las poblaciones se comportan de determinada manera en el tiempo. Por qué ciertas poblaciones permanecen estables en su densidad, mientras otras presentan fluctuaciones extremas o poseen ciclos de diferente regularidad y magnitud. Lograr el entendimiento de dichos problemas no pasa por tratar de detectar la existencia de regulación DD en las series de tiempo ecológicas. El objetivo fundamental en el estudio de la dinámica de las poblaciones es identificar y conocer las estructuras generadoras de los procesos poblacionales. Para dicho fin, la detección de regulación DD sólo representa uno de los tantos aspectos metodológicos a tener en cuenta en el estudio de los patrones dinámicos de las poblaciones naturales (Berryman 1992, Wolda & Dennis 1993). Por lo tanto, es necesario la utilización de diferentes aproximaciones, por ejemplo, una descripción adecuada de los patrones dinámicos observados a través del análisis de sus propiedades estadísticas (Tong 1993), o el uso de técnicas sencillas de diagnóstico (véase Berryman 1991b, 1992, Royama 1992). De esta manera se pueden detectar diferentes aspectos importantes a tener en cuenta (e.g., la forma de la DD, lineal o no-lineal, la existencia de retrasos y la importancia de los factores estocásticos en las fluctuaciones poblacionales). La diferencia entre factores DD y DI es de fundamental importancia a la hora de establecer cuál es la estructura generadora de un proceso poblacional, sin embargo no representan hipótesis alternativas sujetas a ponerse a prueba empíricamente. Sino, por el contrario, constituyen elementos a considerar en el establecimiento de bases que permitan investigar y entender los procesos poblacionales observados en la naturaleza. Como Turchin & Taylor (1992) han sugerido, la dinámica de las poblaciones naturales no debiera ser cla-

sificada en un espectro unidimensional, con dinámicas clasificadas en un gradiente desde no reguladas del tipo "paseo aleatorio" hasta dinámicas perfectamente reguladas en sus densidades de equilibrio. Por el contrario, lo que se necesita es un esquema bidimensional con un eje que indique la importancia de los factores exógenos (DI) y otro eje que indique el tipo de dinámica endógena (DD), la que está caracterizada por un sistema dinámico y sus ecuaciones de movimiento. Es de esperar que esta aproximación permita un mejor entendimiento de los patrones dinámicos que exhiben las poblaciones naturales.

AGRADECIMIENTOS

P. Camus, P. Marquet, R. Medel y F. Jaksic mejoraron significativamente el manuscrito original con sus revisiones críticas del contenido de este trabajo. Esta revisión fue parte del curso Bio-469, realizado en el Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas, mención Ecología, de la P. Universidad Católica de Chile. Deseo agradecer a la Organización de los Estados Americanos (OEA) por financiar mis estudios en el mencionado Programa durante la preparación de este manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ANDREWARTHA AG & LC BIRCH (1954) The distribution and abundance of animals. The Chicago University Press, Chicago. xv + 782 pp.
- BERRYMAN AA (1989) The conceptual foundations of ecological dynamics. *Bulletin of the Ecological Society of America* 70: 230-236.
- BERRYMAN AA (1991a) Stabilization or regulation: what it all means! *Oecologia* 86: 140-143.
- BERRYMAN AA (1991b) Population theory: an essential ingredient in pest prediction, management, and policy-making. *American Entomologist* 37: 138-142.
- BERRYMAN AA (1992) On choosing models for describing and analyzing ecological time series. *Ecology* 73: 694-698.
- BODENHEIMER FA (1938) *Problems of animal ecology*. Oxford, Clarendon Press, 434 pp.
- BOX GEP & GM JENKINS (1976) *Time series analysis, forecasting and control*. Holden Day, San Francisco. xxi + 575 pp.
- BULMER MG (1975) The statistical analysis of density dependence. *Biometrics* 31: 901-911.
- CASWELL H (1982) Life history theory and the equilibrium status of populations. *American Naturalist* 120: 317-339.
- CHATFIELD C (1984) *The Analysis of time series*. Chapman & Hall, London. vii + 241 pp.
- CROWLEY PH (1992) Density dependence, boundedness, and attraction: detecting stability in stochastic systems. *Oecologia* 90: 246-254.
- DEN BOER PJ (1991) Seeing the trees for the wood: random walks or bounded fluctuations of population size? *Oecologia* 86: 484-491.
- DENNIS B & ML TAPER (1994) Density dependence in time series observations of natural populations: estimation and testing. *Ecological Monographs* 64: 205-224.
- ELTON C (1924) Fluctuations in the number of animals: their causes and effects. *British Journal of Experimental Biology* 2: 119-163.
- ELTON C & M NICHOLSON (1942) The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *Journal of Animal Ecology* 11: 215-244.
- HANSKI I (1990) Density dependence, regulation and variability in animal populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 330: 141-150.
- HANSKI I, I WOIWOOD & J PERRY (1993) Density dependence, population persistence, and largely futile arguments. *Oecologia* 95: 595-598.
- HOLYOAK M (1993) New insights into testing for density dependence. *Oecologia* 93: 435-444.
- HOLYOAK M (1994) Identifying delayed density dependence in time series. *Oikos* 70: 296-304.
- HOWARD LO & WF FISKE (1911) The importation into the United States of the parasites of the gypsy moth and the brown tail moth. *Bulletin of the United States of Bureau of Entomology* 91: 1-16.
- ITO Y (1972) On the methods for determining density-dependence by mean of regression. *Oecologia* 10: 347-372.
- MAELZER DA (1970) The regression of $\log N_{n+1}$ on $\log N_n$ as a test of density dependence: an exercise with computer-constructed density independent populations. *Ecology* 51: 810-822.
- MURDOCH WW (1994) Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75: 271-287.
- NICHOLSON AJ (1933) The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 2: 132-178.
- PEARL R & LJ READ (1920) On the rate of growth of the populations of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 6: 275-288.
- PIMM SL & A REDFEARN (1988) The variability of population densities. *Nature* 334: 613-614.
- POLLARD E, KH LAKHANI & P ROTHERY (1987) The detection of density dependence from a series of animal censuses. *Ecology* 68: 2046-2055.
- REDDINGIUS J & PJ DEN BOER (1989) On the stabilization of animal numbers. *Problems of testing*. 1. Power estimates and estimation errors. *Oecologia (Berl.)* 78: 1-8.
- ROYAMA T (1977) Population persistence and density dependence. *Ecological Monographs* 47: 1-35.
- ROYAMA T (1981) *Fundamental concepts and methodology for the analysis of animal population dynamics*. With particular reference to univoltine species. *Ecological Monographs* 51: 473-493.
- ROYAMA T (1992) *Analytical population dynamics*. Chapman & Hall, London. xii + 371 pp.
- SMITHS HS (1935) The role of biotic factors in the determination of population densities. *Journal of Economy and Entomology* 28: 873-897.
- SOLOMON ME (1958) Meaning of density-dependence and related terms in population dynamics. *Nature* 181: 1778-1781.
- SOLOW AR (1990) Testing for density dependence. *Oecologia* 83: 47-49.
- SOLOW AR & JS STEELE (1990) On sample size, statistical power and the detection of density dependence. *Journal of Animal Ecology* 59: 1073-1076.

- TONG H (1993) Non-linear time series: A dynamical system approach. Oxford University Press, New York. xvi + 564 pp.
- TURCHIN P (1990) Rarity of density dependence or population regulation with lags? *Nature* 344: 660-663.
- TURCHIN P & AD TAYLOR (1992) Complex dynamics in ecological time series. *Ecology* 73: 289-305.
- VARLEY GC & GR GRADWELL (1960) Key factors in population studies. *Journal of Animal Ecology* 29: 399-401.
- VERHULST P-F (1838) Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondence Mathématique et Physique* 10: 113-121.
- VICKERY WL & TD NUDDS (1991) Testing for density-dependent effects in sequential censuses. *Oecologia* 85: 419-423.
- WOIWOOD IP & I HANSKI (1992) Patterns of density dependence in moths and aphids. *Journal of Animal Ecology* 61: 619-629.
- WOLDA H (1989) The equilibrium concept and density dependence tests. What does it all mean? *Oecologia* 81: 430-432.
- WOLDA H & B DENNIS (1993) Density dependence tests, are they? *Oecologia* 95: 581-591.