

Inferencia estadística bayesiana en ecología: un ejemplo del uso en una reserva marina chilena

Bayesian statistical inference in ecology:
an example of its use in a Chilean marine preserve

NELSON A. LAGOS¹ y JUAN CARLOS CASTILLA²

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

¹E-mail: nlagos@genes.bio.puc.cl

²E-mail: jcastill@genes.bio.puc.cl

RESUMEN

La inferencia bayesiana permite plantear hipótesis bajo condiciones de incertidumbre. Para ello se requiere la asignación explícita de probabilidades a priori para un parámetro, cantidad o situación. Esta probabilidad, junto a los datos observados descritos por la función de verosimilitud y con el uso del teorema de Bayes, permiten obtener una distribución a posteriori, la cual actualiza la incertidumbre inicial dada la nueva evidencia. En este estudio se ilustra con un ejemplo la potencialidad de la inferencia bayesiana en ecología usando información disponible acerca del efecto de la heterogeneidad espacial y la exclusión humana sobre dos poblaciones de "lapas" intermareales del género *Fissurella* en una reserva marina no replicada y un sitio intervenido de Chile central. La inferencia bayesiana tiene una interpretación directa acerca de la probabilidad del parámetro o valor incierto; es operativa en estudios no-replicados y su estructura formal entrega al ecólogo una herramienta que puede permitir un desarrollo rápido y refinado de la teoría ecológica. Esta tiene la potencialidad de ser directamente aplicable en el proceso de toma de decisiones y manejo de los sistemas naturales.

Palabras clave: Inferencia, teorema de Bayes, "lapas", intermareal, ecología aplicada.

ABSTRACT

Bayesian inference allows setting hypotheses under uncertainty, for which requires explicit assignment of prior probabilities for a parameter, quantities or situation. This a priori probabilities, together with observed data described by a likelihood function and using Bayes' theorem, allows to obtain an a posteriori distribution which updates the initial uncertainty given the new evidence. In this study, the potential of bayesian inference in ecology is illustrated using available information about the effect of spatial heterogeneity and human exclusion upon two intertidal key-hole limpet populations of a single non replicated Marine Preserve and a harvested site at central Chile. Bayesian inference has a direct interpretation about the parameter or uncertain value, is operative in non replicated studies; and furthermore, its formal structure provides a potential tool allowing the improvement of ecological theory. This can then be applied to decision-making processes and the management of natural systems.

Key words: inference, Bayes theorem, "key-hole limpets", intertidal, applied ecology.

INTRODUCCION

Es de uso común describir las relaciones entre organismos y el ambiente físico y biológico usando el lenguaje de la estadística. Sin embargo, el aumento de problemas ambientales locales, regionales y globales, derivados de la intervención antrópica, requieren de una reflexión sobre

los métodos que son utilizados para realizar estas descripciones. Lo anterior ha derivado en cuestionamientos acerca de las bases teóricas, utilidad, capacidad predictiva y fundamentos epistemológicos de la ecología (Ellison 1996). Debido a la necesidad de contar con conclusiones útiles sobre datos obtenidos en sistemas naturales (variables y con elevada incertidumbre,

Walter & Holling 1990) es precisamente en la ecología donde se ha revitalizado el desacuerdo sobre el proceso de inferencia estadística (véase Matson & Carpenter 1990, Reckhow 1990, Dixon & Ellison 1996, Ellison 1996; véase además Stewart-Oaten et al. 1992, Kass & Raftery 1995, Pascual & Kareiva 1996).

Sir Thomas Bayes desarrolló el teorema que lleva su nombre en 1763 y su enfoque para estimar probabilidades ha cobrado importancia en el contexto de la matemática aplicada. Así, su ensayo fue reeditado en *Biometrika* (véase Bayes 1958). La inferencia bayesiana se diferencia de la estadística clásica tanto en sus bases filosóficas como metodológicas (Berger & Berry 1988, Howson & Urban 1990, Ellison 1996). Un análisis, discusión y crítica de la importancia de la inferencia bayesiana en el contexto ecológico se puede encontrar en Reckhow (1990), Stow et al. (1995), Ellison (1996) y Dennis (1996).

La definición del concepto de probabilidad es un problema no resuelto. El enfoque frecuentista interpreta una probabilidad como el resultado de una serie infinita de ensayos realizados bajo idénticas condiciones (Lindgren 1976, Ellison 1996). Por otro lado, la inferencia bayesiana interpreta a las probabilidades como grados de certidumbre acerca de una situación particular. En términos generales este enfoque se considera subjetivo, dado que la certidumbre varía entre diferentes observadores debido a sus experiencias personales (Rice 1988). Sin embargo, diferentes observadores pueden llegar a un consenso sobre el valor de un determinado parámetro o una situación hipotética debido a la evidencia categórica de los datos observados (Savage 1962, Ellison 1996, Dennis 1996). De esta forma, la estadística bayesiana, como proceso inductivo, permite la actualización de la incertidumbre de las condiciones iniciales a la luz de los datos o evidencia observada, usando el teorema de Bayes como herramienta de inferencia (Dixon & Ellison 1996). El Teorema de Bayes (1763) es expresado en forma condicional como la probabilidad de una hipótesis (H_i) particular dada la evidencia observada (x):

$$P(H_i|x) = \frac{P(x|H_i) \cdot P(H_i)}{P(x)} \quad (1)$$

donde $P(x)$ (el teorema de la probabilidad total) es

$$P(x) = \sum P(x|H_j) \cdot P(H_j) \quad \text{si } H \text{ es discreta}$$

$$P(x) = \int P(x|H_j) \cdot P(H_j) dH \quad \text{si } H \text{ es continua}$$

El teorema de Bayes es consecuencia directa de los axiomas de probabilidades condicionales (Rice 1988). La interpretación del teorema es la siguiente: dado un evento x , y una partición del espacio muestral $\{H_i\}$, y suponiendo que x puede observarse como consecuencia de cualquier H_i , y además sabiendo que x se ha producido, $P(H_i|x)$ nos permite estimar la probabilidad de que x ocurra debido a la causa H_i . La incertidumbre inicial sobre una cantidad o parámetro desconocido es representada por la distribución de probabilidad inicial $P(H_i)$, distribución que es asignada antes de la toma de datos. Por otro lado, la información obtenida una vez que se toman los datos es descrita por la función de verosimilitud $P(x|H_i)$, esto es, la probabilidad de la evidencia dado que ocurrió H_i . Así, la inferencia bayesiana permite combinar la probabilidad inicial y la función de verosimilitud para obtener la distribución de probabilidad posterior $P(H_i|x)$, la cual actualiza la incertidumbre inicial en función de los datos observados. Para la aplicación del teorema de Bayes es requisito indispensable que el conjunto de las hipótesis H_i debe ser una partición del universo de probabilidades.

En este trabajo nos limitamos a enfocar cuatro tópicos principales: (a) el uso de la evidencia, su función de verosimilitud, y probabilidades iniciales para estimar la distribución de probabilidad posterior de una proporción incierta; (b) la interpretación directa de la probabilidad posterior para actualizar la incertidumbre sobre dicha proporción; (c) la aplicación de la inferencia bayesiana en estudios ecológicos y su operatividad formal en experimentos no replicados; (d) discusión sobre algunas características de la inferencia bayesiana y ventajas

comparativas para disciplinas como la conservación y el manejo de recursos naturales. Para esto, mediante inferencia bayesiana, se reanalizan datos publicados por Oliva & Castilla (1986), correspondientes a la distribución vertical y horizontal de las "lapas" *Fissurella crassa* y *Fissurella limbata* (Gastropoda, Fissurellidae) en mesohabitats intermareales (Castilla 1981) de Chile central. Además, se acoplan antecedentes sobre un experimento a gran escala, no replicado, para estimar el efecto de la exclusión humana sobre dichas poblaciones intermareales. El estudio de Oliva & Castilla (1986) fue realizado en la Reserva de la Estación Costera de Investigaciones Marinas (ECIM) de la Pontificia Universidad Católica en Las Cruces (Chile central; para detalles del diseño de muestreo ver Castilla & Durán 1985, Oliva & Castilla 1986, Durán & Castilla 1989). El análisis estadístico usado por Oliva y Castilla (1986) para describir los resultados consideró la aplicación de pruebas no paramétricas. Libros de estadística básica (eg. Sokal & Rohlf 1981, 2ª Ed. pág. 449) muestran las diferencias entre los enfoques estadísticos usados por los mencionados autores y los tratados aquí.

MATERIALES Y METODOS

El modelo de inferencia bayesiana desarrollado en este estudio se basa en datos de presencia/ausencia de dos "lapas" intermareales del género *Fissurella* (Oliva y Castilla 1986) en mesohabitats intermareales (Castilla 1981) para estimar sus distribuciones vertical y horizontal. Por otro lado analizamos el efecto de la exclusión humana sobre las estructuras de tallas de estas "lapas" usando como referencia la Longitud Media de Extracción (LME) por mariscadores de orilla. Esta información está disponible en Oliva & Castilla (1986) y Durán et al. (1987). Así, el proceso de toma de datos puede ser dicotomizado en dos resultados: "lapas" con tamaño mayor a la LME y "lapas" con tamaño menor a la LME. Esta simplificación permite analizar, en términos proporcionales, tanto la distribución espacial de las "lapas" en el intermareal como el efecto de exclusión humana.

El primer requisito necesario para un análisis estadístico basado en la inferencia bayesiana, considera la asignación de una probabilidad inicial a la hipótesis H_i (Berger & Berry 1988, Howson & Urbach 1991). Esta probabilidad inicial, $P(H_i)$, tiene diferentes interpretaciones (Ellison 1996). En este trabajo consideramos a $P(H_i)$ como una probabilidad "objetiva". Esto nos permite denotar una "total ignorancia" sobre la situación de interés. Así, no es necesario inclinarse a priori por algún posible valor o proporción, y de ese modo se puede dejar que los datos observados decidan el resultado por sí mismos. Lo anterior puede ser descrito mediante una distribución uniforme o no-informativa, donde todos los valores de H_i son igualmente verosímiles. En términos del análisis realizado aquí, la probabilidad inicial uniforme supone que todos los valores de una proporción p (i.e., de un intervalo 1 a 100) son igualmente probables. Es decir, sobre un determinado mesohabitat intermareal podría registrarse un 10, 20, 40, 65 o 100% de los individuos de "lapas" muestreados (ver Solow 1994, Ludwig 1996, Ellison 1996). Aunque, la elección de una correcta distribución para $P(H_i)$ es un aspecto crítico del análisis bayesiano, se ha optado por una distribución uniforme, pues así $P(H_i) = P(H_j) = k$, para todo i, j , y entonces el Teorema de Bayes se transforma a una probabilidad relativa, esto queda evidenciado por:

$$P(H_i|x) = \frac{P(x|H_i) \cdot K}{\sum P(x|H_j) \cdot K} = \frac{P(x|H_i)}{\sum P(x|H_j)} \quad (2)$$

Howson & Urbach (1991) describen esta interpretación como una regla explícita para el cálculo de probabilidades iniciales, dado que H_i es un subconjunto del universo de probabilidades elementales. Por ejemplo, si el universo de posibles resultados es finito y está formado por m valores de H_i , y H_i es verdadera en n de éstos, entonces $P(H_i) = n/m$. La objetividad de esta regla queda demostrada al compararla con el enfoque propuesto por Jeffreys (1961) en la formulación del factor de Bayes (Jeffreys 1961, Reckhow 1990, Kass & Raftery 1995, Ludwig 1996), el cual es útil para evaluar la evidencia a favor de una hipótesis.

El método de muestreo fue mediante cuadrantes seleccionados al azar, dentro de los cuales se contaron y midieron todas las "lapas" presentes (Oliva & Castilla 1986). Posteriormente, en este estudio optamos por agrupar los individuos muestreados, considerando la presencia o ausencia de "lapas" en mesohábitats intermareales y de "lapas" mayores y menores a la LME en la reserva marina y sitio explotado por mariscadores. Luego, mediante la función de verosimilitud se describe la probabilidad de los datos dada una hipotética proporción de "lapas" o $P(x|H_i)$, donde x corresponde al número de lapas en términos proporcionales. En este trabajo la función de verosimilitud bayesiana es descrita mediante la distribución binomial (Winkler 1972, Rice 1988), ya que esta función es útil cuando el proceso de toma de datos puede ser dicotomizado en dos posibles resultados. Como la función de verosimilitud usada es binomial y discreta, la distribución posterior también lo es (Winkler 1972). Esta probabilidad posterior es expresada en términos condicionales (Rice 1988) y contiene toda la información relevante que se puede extraer de los datos. Esto es, la localización dentro del universo de resultado, todas las proporciones p verosímiles y lo más importante el valor de p más verosímil para un conjunto de proporciones hipotéticas. En nuestro análisis la distribución de la probabilidad posterior debe ser interpretada como la proporción p (o porcentaje) del total de "lapas" en un determinado mesohábitat y como la proporción p de "lapas" con tamaño mayor a LME. El modelo general de análisis puede ser descrito analíticamente como:

$$P(H_i|N^o \text{ de lapas}) = \frac{\binom{n}{r} p^r \cdot (1-p)^{n-r} \cdot P(H_i)}{P(e)} \quad (3)$$

donde p es la proporción de "lapas", n es el tamaño de la muestra, y r el número de "lapas" presentes en un determinado mesohábitat en el caso del análisis de la distribución espacial, o alternativamente el número de "lapas" con tamaño mayor a la LME en el caso del análisis del efecto de exclusión (ver Tablas 1 y 2). La probabilidad inicial

TABLA 1

Frecuencia absoluta (r) de lapas intermareales *F. crassa* ($n = 170$) y *F. limbata* ($n = 92$) registrada en tres mesohábitats intermareales y en dos alturas mareales (mesohábitats) dentro de la Reserva Marina de Las Cruces. Datos extraídos de Oliva & Castilla (1986).

Absolute frequency (r) of intertidal key-hole limpets *F. crassa* ($n = 170$) and *F. limbata* ($n = 92$) recorded at three intertidal mesohabitats and two tidal levels within a Marine Preserve at Las Cruces. Data taken from Oliva & Castilla (1986).

	<i>F. crassa</i> (r)	<i>F. limbata</i> (r)
Nivel intermareal		
Medio-bajo	138	26
Franja de <i>Lessonia</i>	32	66
Mesohábitat		
Plataformas protegidas	58	19
Plataformas expuestas	48	49
Paredones verticales	64	24

TABLA 2

Frecuencia absoluta de lapas intermareales (r) *F. crassa* y *F. limbata* con tamaño mayor que la Longitud Media de Extracción (LME) por mariscadores y recolectores de orilla registrada en la Reserva Marina (ECIM*) y en un sitio intervenido** en Las Cruces, Chile central. Datos extraídos de Oliva & Castilla (1986).

Absolute frequency of intertidal key-hole limpets *F. crassa* and *F. limbata* showing size greater than Mean Length Extraction (LME) by fishermen and coastal food-gatherers recorded in the ECIM Marine Preserve* and harvested site** at Las Cruces, central Chile. Data taken from Oliva & Castilla (1986).

Sitio	<i>F. crassa</i> (r)	<i>F. limbata</i> (r)
Reserva Marina ECIM	57	46
Sitio intervenido	18	6

* revisar Tabla 1 para tamaño de la muestra.

** *F. crassa*, $n = 91$, *F. limbata* $n = 48$.

$P(H_i) = 0.01$ para toda p , y $P(e)$ es la sumatoria de todos los posibles numeradores desde una proporción $p = 0,01$ hasta $p = 1$ a intervalos de $0,01$.

Las figuras que ilustran los resultados han sido graficadas con trazos continuos para obtener una curva suave, donde sea fácil reconocer la localización de la distribución posterior, pero dichas figuras siempre deben interpretarse como modelos de distribuciones para probabilidades discretas.

RESULTADOS

En la Fig. 1 se muestran los resultados del modelo de análisis. En relación con la distribución intermareal vertical se observa que para *Fissurella crassa* la distribución posterior se localiza en proporciones del 70-90% de individuos, con una proporción p más verosímil de aproximadamente 80% en el nivel intermareal medio-bajo (Castilla, 1981) y sólo entre un 10-30% es probable registrar esta especie de "lapa" en el intermareal inferior o franja de *Lessonia nigrescens* (Castilla 1981).

Fissurella limbata se distribuye principalmente en el nivel intermareal inferior, con una distribución posterior localizada entre el 55-85% y con una proporción p más verosímil de aproximadamente el 73%. Estos resultados muestran la segregación vertical de ambas especies de lapas intermareales; además, ponen de manifiesto el grado de variación que puede presentar dicho patrón de distribución vertical. Es probable registrar poblaciones de las dos especies en ambas franjas intermareales, pero en diferentes proporciones.

Con relación a la distribución horizontal de las dos especies de "lapas" en mesohábitats intermareales (Fig. 2), *F. crassa* se distribuye prácticamente en todos los mesohábitats considerados, pero con una proporción de individuos levemente mayor en paredones verticales (ca., 40%). Por otro lado, la mayor proporción de individuos de *F. limbata* se distribuyen principalmente en plataformas expuestas, lo que se diferencia noto-

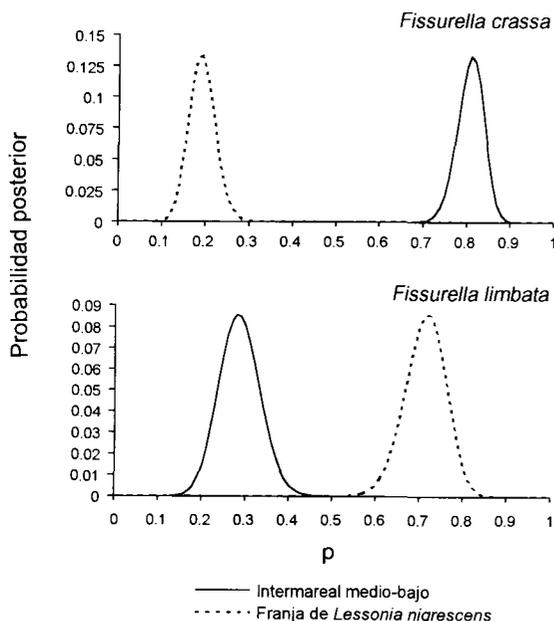


Fig. 1: Distribución de probabilidad posterior para la proporción p de lapas presentes en dos niveles mareales del intermareal rocoso dentro de la Reserva Marina de Las Cruces (ECIM).

Posterior probability distribution for the proportion p of key-hole limpets present in two intertidal levels within the ECIM Marine Preserve at Las Cruces.

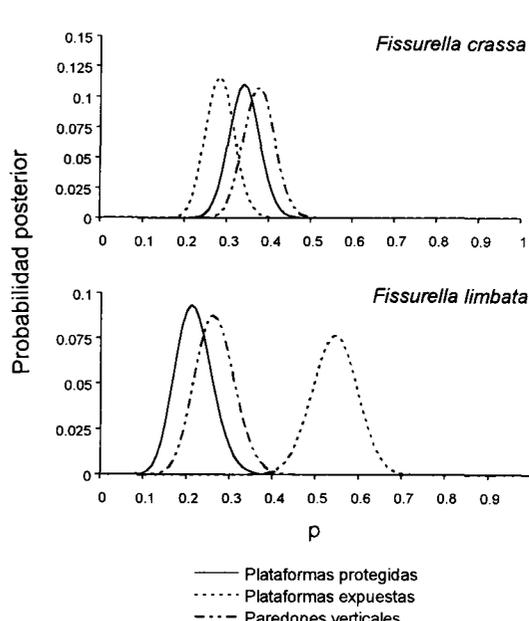


Fig. 2: Distribución de la probabilidad posterior para la proporción p de lapas presentes en tres mesohábitats del intermareal rocoso de la Reserva Marina de Las Cruces (ECIM).

Posterior probability distribution for the proportion p of key-hole limpets present in three intertidal mesohabitats within the ECIM Marine Preserve at Las Cruces.

riamente respecto a las proporciones observadas en los demás mesohábitats.

Finalmente, para estimar el efecto de exclusión humana sobre las poblaciones de "lapas" el modelo de análisis para probabilidades discretas entrega antecedentes acerca del incremento del tamaño de "lapas" cuando la presión de extracción por parte de los mariscadores y recolectores de orilla es suprimida y permite conocer sobre qué población el efecto de intervención es más marcado. En la Fig. 3 se observa que para ambas poblaciones de "lapas" es probable registrar una alta proporción de estos gastrópodos con tamaño mayor a la LME dentro de la Reserva de ECIM. Además, en dicha reserva el incremento en el número de individuos con tamaño mayor a LME es más notorio en *F. limbata* (ca., 50%) que para *F. crassa* (ca., 38%). Así, se puede concluir que el efecto de la exclusión de los mariscadores dentro de la Reserva Marina

se refleja en el aumento en la proporción de lapas con tamaño mayor a la LME, y que este incremento es de mayor magnitud para *F. limbata* que para *F. crassa*. Por otro lado, en el sitio explotado el efecto de la intervención antrópica refleja una menor proporción de individuos mayores a la LME para *F. limbata*.

Este patrón probabilístico que muestran los resultados sugiere la importancia a la interacción entre los requerimientos de hábitat o distribución espacial de las "lapas" y la accesibilidad que tienen los mariscadores de orilla a los mesohábitats intermareales (ver Oliva & Castilla 1986, Adessi 1994, Varas 1996). Oliva & Castilla (1986) postularon que el diferente grado de accesibilidad a mesohábitats intermareales por parte de los mariscadores sería un factor que modifica el grado de intervención y por lo tanto la presión de extracción de las "lapas" que habitan dichos mesohábitats. De acuerdo a nuestro análisis se desprende que en el sitio intervenido la presencia de *F. limbata* (= que se distribuye en plataformas horizontales expuestas y en la franja intermareal inferior) es afectada por la recolección en mayor proporción que *F. crassa* (= que se distribuye en paredones verticales de más difícil acceso y en la franja intermareal medio-baja).

En la reserva marina el efecto antrópico ha sido excluido sistemáticamente. Así, el patrón probabilístico de los resultados no puede considerar la accesibilidad a los mesohábitat para explicar la distribución espacial. Por otro lado, considerando la asociación de *F. limbata* a plantas de *L. nigrescens* y de *F. crassa* al manto del mitílido *Perumytilus purpuratus*, el patrón observado podría explicarse por las modificaciones ecológicas ocurridas dentro de ECIM. En efecto, luego del cierre de la reserva marina, el dosel de *L. nigrescens* se ha mantenido de manera relativamente constante al interior de ECIM; sin embargo, el manto de *P. purpuratus* ha disminuido drásticamente debido a su consumo por parte del gastrópodo clave *Concholepas concholepas* (Castilla & Durán 1985, Durán & Castilla 1989, Power et al. 1996). Estos cambios en la estructura de la comunidad intermareal podrían explicar las variaciones en las proporciones de

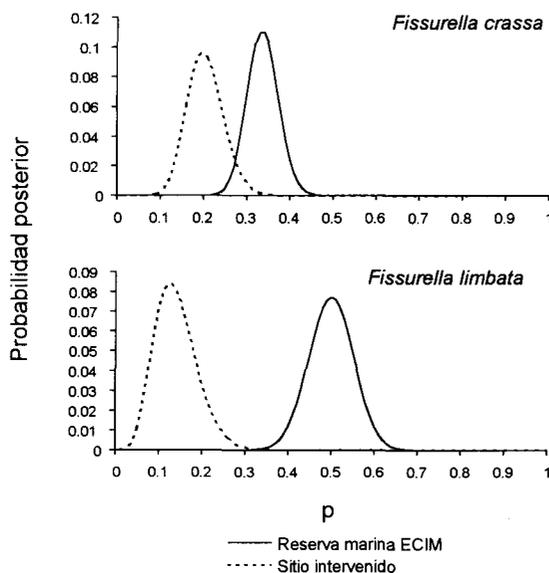


Fig. 3: Distribución de probabilidad posterior para la proporción p de lapas con tamaño mayor al Tamaño Medio de Extracción presentes en el intermareal de la Reserva Marina ECIM y en un sitio intervenido por mariscadores y recolectores de orilla en Las Cruces.

Posterior probability distribution for the proportion p of key-hole limpets with size greater than the Mean Length Extraction present in the intertidal of the ECIM Marine Reserve and at one site impacted by fishermen and coastal food-gatherers at Las Cruces.

individuos observada en ECIM. Este tipo de modificaciones del paisaje intermareal debido a efectos en cascada al interior de la reserva Marina producido por depredadores claves (Durán & Castilla 1989) puede ser una importante variable a considerar dentro de los programas de seguimientos y conservación en ecosistemas intermareales de fondos duros.

La disminución del tamaño medio de organismos marinos de importancia económica por efecto de extracción por recolectores ha sido descrita por varios autores (Moreno et al. 1984, Castilla & Durán 1985, Bonhsack 1993, Castilla 1993, Castilla et al. 1994, Branch & Moreno 1994, Varas 1996). En términos generales, estos estudios resaltan el rol ecológico de la intervención antrópica en ecosistemas intermareales.

Este análisis y su enunciado de probabilidad posterior para las proporciones hipotéticas p de individuos de "lapas" presentes a través de un gradiente vertical (i.e., niveles intermareales) y un gradiente horizontal de heterogeneidad espacial (i.e., mesohabitats intermareal), entrega toda la información relevante. La significancia ecológica se puede extraer directamente de los datos observados. Esto es, las preferencias de hábitat de cada especie de "lapa" y las variaciones que es probable observar. En el caso de la exclusión humana las interpretaciones de los resultados también son bastante claras: en qué situación y sobre qué especie el efecto de exclusión se manifiesta con mayor magnitud.

DISCUSION

Nuestras conclusiones son bastante similares a las de Oliva & Castilla (1986). Pero, la interpretación directa de la probabilidad posterior del análisis bayesiano pone de manifiesto la importancia de los datos observados, al contrastarla con aquella más indirecta a través del enfoque estadístico frecuentista no paramétrico utilizado en dicho estudio. La opción seguida por Oliva & Castilla (1986) corresponde a lo que se denomina un "refraseo" (Reckhow 1990) de las preguntas originales: ¿cuál es la distribución espacial de las "lapas" *F. crassa* y

F. limbata en el intermareal rocoso? y ¿cuál es el efecto de la exclusión de mariscadores sobre los parámetros poblacionales de estos recursos? No obstante, dado que los sitios de estudio no son réplicas estadísticas válidas (lo que es más claro en el caso de la reserva no replicada), los autores optaron por plantear las siguientes preguntas: ¿es la distribución de la muestra (densidad) del mesohabitat A igual a la distribución de la muestra del mesohabitat B? y ¿La distribución de las diferencias positivas y negativas de la densidad de ambas muestras (e.i., la reserva marina y el sitio intervenido) pertenecen a una población para la cual la distribución de ambas diferencias son iguales? (Sokal & Rohlf 1981 pag. 449). Como se puede notar, el refraseo utilizado conecta de manera débil el análisis con las preguntas originales. Uno de los avances del uso de la inferencia bayesiana en estudios como este es evitar tal refraseo para obtener inferencia directa y relevante dada una situación no replicable (e.g., la heterogeneidad espacial de mesohabitats).

Además, debe notarse que las proporciones p más verosímiles (Figs. 1 y 2) se corresponden con las proporciones observadas (Tablas 1 y 2). Esto resalta lo categórico de la evidencia ya que, aunque la inferencia bayesiana es básica para entender cómo acumulamos el conocimiento científico, cuando analizamos los datos generados por un buen diseño experimental el resultado que entrega el teorema es casi trivial. Supóngase que sólo existen dos hipótesis H_1 y H_2 bajo consideración y que existe un experimento en el cual el evento A, bajo tales hipótesis, tiene las probabilidades $P(A|H_1) = 1$ y $P(A|H_2) = 0$; y siendo A' la negación de A, tenemos que $P(A'|H_1) = 0$ y $P(A'|H_2) = 1$, entonces siendo las probabilidades iniciales $P(H_1)$ y $P(H_2)$ diferentes de cero, cuando ocurra A o A' , una probabilidad posterior será cero y la otra diferentes de cero. Así el experimento es concluyente en favor de H_1 o H_2 (si ocurre A, H_1 es verdadera, si ocurre A' , H_2 es verdadera). Este es un excelente experimento para discriminar entre hipótesis, y el resultado es obvio sin la aplicación del teorema de Bayes (Lindley 1965). Tales experimentos inequívocos son difíciles de diseñar, pero

siempre existe el mejor experimento disponible (Lindley 1965, Lindley 1972, Chaloner & Verdinelli 1995).

La selección y uso de las probabilidades iniciales a priori han sido consideradas como un proceso subjetivo de la inferencia bayesiana, lo que se sugiere ajeno a la investigación científica (Underwood 1990). Sin embargo, una situación donde el investigador esté totalmente ajeno a su objeto de estudio es prácticamente imposible (Savage 1962, Camus & Lima 1995, Dixon & Ellison 1996, Ellison 1996). Por otro lado, Dennis (1996) ha sugerido que el uso de probabilidades a priori puede caer en manos de corrientes de opinión, de tal manera que el conocimiento científico estaría socialmente garantizado. Lo anterior es una manera bastante ingenua de ver la inferencia bayesiana (i.e., el experimentador elige una probabilidad inicial y entrega su personal conclusión dejando a futuros usuarios en la duda). El real objetivo del análisis bayesiano es asistir a los usuarios en desarrollar sus propios análisis y obtener sus propias conclusiones (Berger 1985, Howson & Urbach 1991). Además, el uso explícito de probabilidades a priori pone a la subjetividad bajo control, no así en el enfoque frecuentista donde la subjetividad se puede introducir de manera inconsciente (Berger & Berry 1988).

La distribución uniforme usada aquí para describir a las probabilidades a priori, refleja una situación que supone una distribución arbitraria y equi-probable de probabilidades iniciales (Howson & Urbach 1991) y no incorpora el conocimiento experto en el modelo de análisis (Solow 1994), dado que no se tienen antecedentes de la estructura poblacional antes del cierre de la reserva marina. Sin embargo, aunque el uso de una correcta probabilidad a priori es requisito indispensable (Berger 1985), el uso de la opinión experta no lo es. Esto se flexibiliza más aún cuando la evidencia es abundante (S. Carpenter comunicación personal). Finalmente, se considera que el uso de una distribución no-informativa es uno de los métodos más robustos del análisis estadístico, en el sentido de ser un tipo de método ad hoc capaz de entregar una respuesta sensible para un determinado caso (Berger 1985).

Otra característica importante del análisis bayesiano es que debido a su formulación el método de muestreo resulta irrelevante para realizar inferencia, ya que esta sólo está condicionada por la evidencia observada (Lindley 1972, Berger & Berry 1988, Ellison 1996). Esto no debe confundirse con el tamaño de la muestra, la que sí debe ser válida y relevante, ya que cualquier análisis bayesiano depende de una adecuada elección, tanto de las probabilidades iniciales como de la función de verosimilitud, y estas dependen del conocimiento de la situación basado en adecuados tamaños muestrales (ver la revisión de Chaloner & Verdinelli 1995 sobre diseños experimentales bayesianos). Este estudio no considera el método de muestreo original y los resultados son referidos a la escala espacial en que se manifiestan (i.e., mesohábitats, sitio intervenido, reserva marina), ya que definitivamente las "lapas" no viven dentro de cuadrantes, ni los mariscadores los usan para extraerlas. La independencia del método de muestreo en el análisis bayesiano es radicalmente diferente al enfoque frecuentista para pruebas de hipótesis y estimación de parámetros, donde la inferencia se basa en una supuesta alta frecuencia de realizar una prueba y cuyo resultado o valor de P es dependiente del tamaño de la muestra (Berger 1985, Reckhow 1990, Berger & Berry 1988, Ellison 1996). Así, la inferencia estadística frecuentista entra en conflicto con el Principio de Verosimilitud ("likelihood principle", ver Edwards et al. 1963, Lindley 1972, Berger & Berry 1988, Dennis 1996, Ellison 1996) que sugiere que en el análisis sólo se debe incluir la evidencia observada y excluir cualquier otra posibilidad del espacio muestral. Por lo tanto, conceptos como: regla de corte ("stopping rule"), nivel de significancia, potencia de la prueba y aleatorización de los datos serían irrelevantes y no juegan ningún rol en la inferencia bayesiana.

Debe notarse que en este trabajo los análisis han sido realizados considerando una situación única o no replicada: (a) para cada mesohábitat intermareal; (b) la reserva marina de ECIM; (c) el sitio intervenido por explotación. Para una situación única como la anterior se puede inducir cuál es el

efecto postulado más verosímil (Lindley 1972); mientras que para un diseño experimental replicado se puede deducir cuál es el efecto postulado. En este sentido, la inferencia bayesiana en estudios como el de la exclusión humana en la reserva marina de ECIM (un experimento a gran escala y sin replicación) se relaciona en mayor medida con la estimación de la significancia ecológica de la magnitud del efecto postulado, más que con la realización de pruebas de hipótesis (Carpenter et al. 1995). Lo anterior significa que mediante el uso de la inferencia bayesiana es posible conocer la magnitud de la modificación de algún parámetro como respuesta a alguna manipulación (e.g. cambios poblacionales como resultado del cierre de la reserva marina) o característica propia de un sistema natural (e.g., heterogeneidad espacial), en lugar de tratar de estimar si el parámetro de interés es diferente de cero (Ellison 1996). Este es el contexto sobre el cual se ha desarrollado el análisis de este trabajo. Esto es: conocer la significación ecológica de las variaciones en proporción de "lapas" intermareales causada por la heterogeneidad espacial y la exclusión humana.

La aplicación formal de la inferencia bayesiana en estudios no replicados es particularmente útil en experimentos a gran escala (e.g., a nivel de ecosistemas). Carpenter (1990) sugiere que es posible obtener mayor información por la repetición de un experimento clave que por la replicación del experimento original. Tanto la replicación (Hurlbert 1984) como la repetición tienen la ventaja de probar hipótesis en un amplio rango de sistemas, pero la repetición de un experimento clave por otro equipo de científicos y en otras latitudes permite dilucidar la generalidad de los resultados, revelando qué conclusiones son generales y cuáles dependen de las condiciones locales (Carpenter et al. 1995). Las características anteriores hacen de la inferencia bayesiana una herramienta estadística útil para análisis bajo condiciones de incertidumbre. El caso analizado aquí refleja una condición general de numerosos programas de reservas marinas. En muchos de estos casos se desconoce la situación ecológica o poblacional "antes" del cierre de la reserva y con ello se imposibilita la

aplicación de diseños de Análisis de Varianza del tipo Before-After-Control-Impact (BACI; Green 1979, Stewart-Oaten et al. 1986, Underwood 1994), para estimar la magnitud o importancia del efecto de la intervención antrópica (Rowley 1994, Jones et al. 1993). Este trabajo y otros citados más arriba (e.g., Carpenter et al. 1995, Carpenter 1990) son un ejemplo de que la replicación como parte de los diseños experimentales no debe ser un requisito *sensu stricto*. Lo anterior resulta particularmente útil para disciplinas como la ecología del paisaje, macroecología y el estudio de las perturbaciones naturales (e.g., efectos de terremotos y sollevamientos de la costa, Castilla 1988; fenómenos de amplia escala como el Fenómeno del Niño, Castilla & Camus 1992).

Otro aspecto relevante en relación con el uso de la inferencia bayesiana se relaciona con las problemáticas de manejo de los recursos naturales. La estructura formal de los modelos de inferencia bayesiana reúnen las características para llevar a cabo un proceso de toma de decisiones dentro del esquema del manejo adaptativo; esto se ha denominado "el aprendizaje bayesiano" (Walters & Holling 1990). El esquema consiste en tomar decisiones bajo condiciones de incertidumbre y modificarlas una vez que se tiene nueva información disponible. El manejo adaptativo (Holling 1978) considera a las decisiones como hipótesis a evaluar y requiere que el usuario (e.g., un manejador) aprenda de las consecuencias de sus decisiones y pueda modificarlas. El manejo adaptativo es análogo a un proceso iterativo de aprendizaje bayesiano y de toma de decisiones (Ellison 1996), en el cual se especifica información a priori, se implementan las decisiones y se observan las consecuencias. Estas no son consideradas como resultados finales, sino que como una nueva fuente de información (i.e., nueva distribución de probabilidades iniciales). Así por ejemplo, en el contexto del manejo de las poblaciones de "lapas" aquí estudiadas, el manejador podría modelar su distribución de probabilidad inicial basándose en la probabilidad posterior obtenida en este estudio y estimar la magnitud del efecto de la exclusión humana en otra reserva marina no replicada (teniendo siempre en cuenta que la probabilidad poste-

rior es diferente a la inicial, y que la primera se cumple sólo para la evidencia de este estudio). Lo anterior, considerado aquí como una repetición de un experimento clave, resalta la flexibilidad de la inferencia bayesiana.

El lenguaje de la incertidumbre son las probabilidades, y sólo el enfoque de probabilidad condicional, es decir bayesiano, utiliza de manera consistente la axiomática de probabilidades para abordar la incertidumbre (Berger 1985). Ante el inherente componente de incerteza sobre sistemas naturales variables e impactados por actividades humanas, la inferencia bayesiana es una forma directa de formalizar, analizar e interpretar dicha incertidumbre. En ecología, la información generada a través de estudios de historia natural y experimentales puede ser usada para plantear hipótesis bajo tal condicionalidad. La evaluación crítica de estas hipótesis con herramientas como la inferencia bayesiana puede entregar una estructura cuantitativa ecológicamente interpretable, que permita explorar un proceso de toma de decisiones (Ellison 1996, Castilla 1996). Pocas veces el ecólogo es un actor comprometido con en el manejo de recursos. La inferencia bayesiana permite que ambas disciplinas interactúen estrechamente, se desarrollen y refinen el conocimiento en ecología tanto teórica como aplicada.

AGRADECIMIENTOS

J.C. Castilla agradece sinceramente a Steve Carpenter y Rubén Roa, quienes llamaron la atención sobre la potencialidad de la inferencia bayesiana para enfrentar problemas estadísticos generados por experimentos no replicados relacionados con reservas marinas. Los comentarios y sugerencias de dos revisores anónimos contribuyeron a mejorar ostensiblemente este manuscrito. NL & JCC agradecen el apoyo financiero del Proyecto de la Unión Europea contrato CI1*-CT93-0338. El trabajo se finalizó con ayuda del grant de la Fundación PEW otorgado a J.C. Castilla para desarrollar estudios sobre Conservación Marina en Chile (J.C. Castilla, PEW Fellow, 1996). Se agradece a The Center for Marine Preservation, USA. N. L. es becario de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Pontificia Universidad Católica de Chile.

LITERATURA CITADA

- ADDESSI L (1994) Human disturbance and long-term changes on a rocky intertidal community. *Ecological Applications* 4:786-797.
- BAYES T (1763) Essay towards solving a problem in the doctrine of chances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 53: 370-418 (reimpreso en *Biometrika* 45: 293-315, 1958).
- BERGER JO (1985) *Statistical decision theory and bayesian analysis*. Springer series in statistics. Second edition. Springer-Verlag, N.Y. Inc, USA, 617 pp.
- BERGER JO & DA BERRY (1988) Statistical analysis and the illusion of objectivity. *American Scientist* 76: 159-165.
- BONHSACK JA (1993) Marine reserves. They enhance fisheries, reduce conflicts, and protect resources. *Oceanus* 36: 63-71
- BRANCH GM & CA MORENO (1994) Intertidal an subtidal grazers. En: Siegfried WR (ed) *Rocky shores: exploitation in Chile and South Africa*: 75-100. Springer-Verlag, NY. USA.
- CAMUS PA & M LIMA (1995) El uso de la experimentación en ecología: supuestos, limitaciones, fuentes de error, y su status como herramienta explicativa. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 19-42.
- CARPENTER SR (1990) Large-scale perturbations: opportunities for innovations. *Ecology* 71: 2038-2043.
- CARPENTER SR, SW CHISHOLM, CHJ KREBS, DW SCHINDLER & RF WRIGHT (1995) Ecosystem experiments. *Science* 269: 324-327.
- CASTILLA JC (1981) Perspectivas de investigación en estructura y dinámica de comunidades intermareales rocosas de Chile central. II. Depredadores de alto nivel trófico. *Medio Ambiente (Chile)* 5: 190-215.
- CASTILLA JC (1988) Earthquake-caused coastal uplift and its effects on rocky intertidal kelp communities. *Science* 242: 440-443.
- CASTILLA JC (1993) Humans: capstone strong actors in the past and present coastal ecological play. En: McDonnell MJ & Pickett STA (eds) *Humans as components of ecosystems: the ecology of subtle human effects and populated areas*: 158-162. Springer-Verlag, NY, USA.
- CASTILLA JC (1996) La futura Red Chilena de Parques y Reservas Marinas y los conceptos de Conservación, Preservación y Manejo en la legislación nacional. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 253-270.
- CASTILLA JC & LR DURAN (1985) Human exclusion from the rocky intertidal zone of central Chile: the effects on *Concholepas concholepas* (Gastropoda). *Oikos* 45:391-399.
- CASTILLA JC & PA CAMUS (1992) The Humboldt-El Niño scenario: coastal benthic resources and anthropogenic influences, with particular reference to the 1983/83 ENSO. En Payne AIL, KH Brink, KH Mann & R Hilborn (eds) *Benguela trophic functioning*. *South African Journal of Marine Science* 12: 703-712.
- CASTILLA JC, GM BRANCH & A BARKAI (1994) Exploitation of two critical predators: the gastropod *Concholepas concholepas* and the rock lobster *Jasus lalandii*. En: Siegfried WR (ed) *Rocky shores: exploitation in Chile and South Africa*: 101-130. Springer-Verlag, NY, USA.
- CHALONER K. & I VERDINELLI (1995) Bayesian experimental design: a review. *Statistical Science* 10: 273-304.
- DENNIS B (1996) Discussion: should ecologist become bayesians? *Ecological applications* 6: 1095-1103.

- DIXON P & AM ELLISON (1996) Ecological applications of bayesian inference. *Ecological Applications* 6: 1036-1035.
- DURAN LR, JC CASTILLA & D OLIVA (1987) Intensity of human predation on rocky shores at Las Cruces in central Chile. *Environmental conservation* 14: 143-149.
- DURAN LR & JC CASTILLA (1989) Variation and persistence of the middle rocky intertidal community of central Chile, with and without human harvesting. *Marine Biology* 103: 555-562.
- EDWARDS W, H LINDMAN & LJ SAVAGE (1963) Bayesian statistical inference for psychological research. *Psychological Review* 70: 193-242.
- ELLISON AM (1996) An introduction to bayesian inference for ecological research and environmental decision-making. *Ecological Applications* 6: 1036-1046.
- GREEN RH (1979) Sampling design and statistical methods for environmental biologist. John Wiley & Sons, NY, USA, 227 pp.
- HOLLING CS (1978) Adaptive environmental assessment and management. John Wiley and Sons, Chichester, England, 160 pp.
- HOWSON C & P URBACH (1991) Bayesian reasoning in science. *Nature* 350: 371-374.
- HURLBERT SH (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- JEFFREYS H (1961) Theory of probability. Third edition. Oxford University Press, Oxford, UK. viii + 447.
- JONES GP, RC COLE & CN BATTERSHILL (1993) Marine reserves: do they work? En Battershill CN et al. (eds) Proceedings of the Second International Temperate Reef Symposium: pp 29-45. Auckland, New Zealand.
- KASS RE & AE RAFTERY (1995) Bayes factors. *Journal of American Statistical Association* 90: 773-795.
- LINDGREN (1976) Statistical theory. Third edition. MacMillan publishing Co., Inc. NY. USA. 614 pp.
- LINDLEY DV (1965) Introduction to probability and statistics from a bayesian viewpoint. Part I: Probability, part II: inference. Cambridge University Press, UK. 370 pp.
- LINDLEY DV (1972) Bayesian statistics, a review. Regional Conference series in applied mathematics. N° 2. Society for industrial and applied mathematics. Philadelphia, USA. 65 pp.
- LUDWIG D (1996) Uncertainty and the assessment of extinction possibilities. *Ecological Applications* 6: 1067-1076.
- MATSON PA & SR CARPENTER (1990) Statistical analysis of ecological response to large-scale perturbations. *Ecology* 6: 2037.
- MORENO CA, JP SUTHERLAND & HF JARA (1984) Man as predator in the intertidal zone of southern Chile. *Oikos* 42:155-160.
- OLIVA D & JC CASTILLA (1986) The effect of human exclusion on the population structure of key-hole limpets *Fissurella crassa* and *F. limbata* on the coastal of central Chile. *Marine Ecology* 7: 201-217.
- POWER ME, D TILMAN, JA ESTES, BA MENGE, WJ BOND, LS MILLS, G DAILY, JC CASTILLA, J LUBCHENCO & RT PAINE (1996) Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46: 609-620.
- RECKHOW KH (1990) Bayesian inference in non-replicated ecological studies. *Ecology* 70: 2053-2059.
- RICE JA (1988) Mathematical statistics and data analysis. Wadsworth & Brooks, Pacific Grove, Cal. USA, 595 pp.
- SAVAGE LJ (1962) Subjective probability and statistical practice. En: Bartlett MS (ed) The foundations of statistical inference: 9-35. Methuen & Co. Redwood Press Limited, London.
- STEWART-OATEN A, WW MURDOCH & KR PARKER (1986) Environmental impact assessment: "pseudoreplication" in time? *Ecology* 67: 929-940.
- STEWART-OATEN A, JR BENICE & CW OSENBURG (1992) Assessing effects of unreplicated perturbations. no simple solutions. *Ecology* 73: 1396-1404.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) Biometry. Segunda edición, Freeman Press, San Francisco, 859 pp.
- SOLOW AR (1994) On the bayesian estimation of the number of species in a community. *Ecology* 75: 2139-2142.
- UNDERWOOD AJ (1990) Experiments in ecology and management: their logics, functions and interpretations. *Australian Journal of Ecology* 15: 365-389.
- UNDERWOOD AJ (1994) On beyond BACI: sampling designs that might reliably detect environmental disturbances. *Ecological Applications* 4: 3-15
- VARAS M (1996) Pesca de subsistencia en el sector rocoso costero al sur de la ciudad de Antofagasta, con énfasis en el recurso "loco" *Concholepas concholepas* (Bruguiera 1789) y en la concesión costera de Minería Escondida en Punta Coloso. Tesis de grado. Depto. de Ciencias del Mar, Universidad Arturo Prat, Iquique. 80 pp.
- WALTERS CJ & CS HOLLING (1990) Large-scale management experiments and learning by doing. *Ecology* 7: 2060-2068.
- WINKLER RL (1972) Introduction to bayesian inference and decision. Holt, Rinehart and Winston Inc., New York. vii + 563 pp.