



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO.

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

00376
2-

DESARROLLO DE UN MODELO
MATEMÁTICO DE DINÁMICA ESPACIO-
TEMPORAL, PARA UNA POBLACIÓN
BIOLÓGICA ESTRUCTURADA Y
DENSODEPENDIENTE.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS
(ECOLOGÍA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

P R E S E N T A
Alberto D. ^{Al}Alonzo Álvarez.

282383

DIRECTOR DE TESIS: DR. PEDRO MIRAMONTES VIDAL



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO I	5
MARCO TEÓRICO	
1 Densoddependencia y regulación poblacional	5
1.1 Densidad	5
1.2 Efectos de la densidad	6
1.3 Modelos de dinámica poblacional densodpendiente	7
2 Espacio y dinámica de poblaciones	8
2.1 La variable espacial	9
2.2 Dispersión y estabilidad	9
2.3 Función estabilizadora de la dispersión en presencia del caos	10
2.4 Otros efectos	11
3 Series temporales y ruido de color	13
3.1 Series de tiempo	13
3.2 Análisis espectral	14
3.3 El ruido y su color	16
3.4 La dinámica de poblaciones y el ruido de colores	21
3.5 Ruido $1/f$	22
3.6 El ruido $1/f$ en series de tiempo ecológicas	24
3.7 La importancia del ruido $1/f$ en ecología	25
3.8 Espacio y color	28
CAPÍTULO II	
ANTECEDENTES	30
1 Biología de <i>Sandia xami</i>	30
1.1 Demografía	30
1.1.1 Mortalidad	30
1.1.2 Proporción sexual	30
1.1.3 Patrones de ovoposición	31
1.1.4 Territorialidad	32
1.2 Interacciones con otras especies	32
1.2.1 Parasitismo y depredación	32
1.3 Dinámica poblacional de <i>Sandia xami</i> en el Pedregal de San Ángel	33
2 Modelo de Altesor	34
3 Contraste del modelo de Altesor	38
CAPÍTULO III	
EL MODELO CON ESTRUCTURA ESPACIAL	41
CONCLUSIONES	49
BIBLIOGRAFÍA	51

INTRODUCCIÓN

El enfoque descriptivo ha dominado la Ecología a través de casi toda su historia (Moffat, 1994; Gutiérrez, 1996) y aunque la descripción es necesaria, ya que la ciencia procede, en parte, describiendo de manera amplia, precisa y cuidadosa, lo que se observa es que ésta no es suficiente para entender el funcionamiento de los sistemas ecológicos.

Una estrategia alterna o complementaria a la descripción, es la búsqueda de patrones mediante el escrutinio de datos, utilizando, en ocasiones, métodos estadísticos. Esta clase de análisis es, por supuesto, una parte importante de la ciencia, pero tampoco es suficiente. ¿Cómo saber qué tipo de patrones buscar? Podría ser que algunos estén tan disimulados que sea difícil detectarlos. Descubriendo el patrón, podemos preguntar cuáles son las causas del mismo. ¿Cómo explicarlo, en términos de algunos principios o procesos subyacentes? La consideración de las causas subyacentes nos puede sugerir nuevas clases de patrones a buscar en los datos - y nuevas clases de datos a recoger. Esta es la actividad científica que denominamos teorización.

Una teoría hace supuestos, o formula hipótesis, de cómo funcionan las cosas; supuestos que simplifican la vasta complejidad de la naturaleza, abstrayendo ciertas características que el teórico mira como esenciales, deduciendo las consecuencias de estos supuestos. La comparación de estas consecuencias con los datos observados es una forma de buscar patrones en los datos. En dicho esfuerzo teórico, el modelaje matemático y la simulación numérica desempeñan un papel importante (Bascompte y Solé, 1995; May, 1981). La teorización en Ecología resulta indispensable en la conceptualización, planteamiento de hipótesis y análisis de datos (Soberón, 1990).

La teoría ecológica ha hecho, en las últimas décadas, un uso extenso de los modelos. La definición de modelo como “una representación hipotética o estilizada” es una buena caracterización del sentido en el cual el concepto se usa en la ciencia. El propósito de un modelo no es proporcionar una descripción total y fiel de algún sistema, sino proporcionar una caracterización del mismo y de su funcionamiento. Todo modelo será inevitablemente incompleto, y aún falso en algunos aspectos, pero en el descubrimiento de estos defectos, a menudo, aprendemos nuevas cosas acerca del sistema y encontramos nuevos y mejores modelos. Los modelos se pueden expresar de diferentes maneras: verbalmente, con gráficas, con diagramas o matemáticamente.

Una falsa concepción, sobre los modelos matemáticos, es pensar que es característico de los mismos la sobresimplificación de la realidad. Es cierto que los modelos matemáticos simplifican mucho; pero esto no es una característica de los modelos matemáticos, es una característica de todo intento por comprender el mundo. En todo caso la cuestión es: qué tanta simplificación, y de qué clase, debemos hacer. En ecología, se está aún lejos de estar en posibilidades de decidir esta situación de manera concluyente.

Los modelos, en particular los matemáticos, pueden ser de enorme utilidad en la ecología, esto se debe a que la misma es sumamente compleja y las matemáticas nos ayudan a expresar argumentos complejos de manera simplificada (Gutiérrez, 1996)

Existen dos razones para esta presencia importante de los modelos matemáticos en la ecología, sobre todo, en la ecología de poblaciones.

Primera, los sistemas estudiados en ecología tienden a ser muy complejos y las matemáticas están idealmente ajustadas para la expresión de relaciones complejas en una forma que las hace relativamente fáciles de trabajar. En principio, podría uno intentar hacer los mismos razonamientos verbalmente o en un diagrama extraordinariamente complicado, pero en la práctica esto termina siendo difícil y confuso.

Segunda, las matemáticas son muy precisas. Esto obliga a uno, a tratar de decir exactamente cuáles son nuestras ideas y permite encontrar, exactamente, cuáles son sus consecuencias. La matemática no es sólo una forma de pensamiento claro, sino que es poderosa e impone una cierta disciplina.

Con la construcción de modelos matemáticos sobre el comportamiento de poblaciones de plantas y animales se pretende comprender la forma en la que, diferentes tipos de interacciones físicas y biológicas, afectan la dinámica de las poblaciones. Se está interesado en cuestiones como: qué factores determinan el tamaño de la población, qué parámetros determinan la escala de tiempo sobre la cual aquélla responderá a perturbaciones naturales o antropogénicas, ¿la dinámica de las poblaciones se encuentra acoplada con las variaciones ambientales? Por lo tanto, la atención se dirige a la importancia biológica de las diversas cantidades en las ecuaciones, más que a los detalles matemáticos.

En el modelado es conveniente empezar con los modelos más simples; en el caso de la dinámica de una población, se pretende determinar el comportamiento de la población $N(t)$, como función del tiempo, t . Muchas poblaciones aisladas pueden ser modeladas por una sola ecuación, si se controla el ambiente.

En el mundo real no existen poblaciones aisladas. Las poblaciones interactúan con su fuente alimenticia, con sus competidores por los recursos y con sus depredadores. Además, las poblaciones estarán influenciadas por diversos factores de su ambiente físico. Aún así, es útil contemplar algunas de estas interacciones físicas y biológicas como parámetros incluidos en otros, tales como "la tasa intrínseca de crecimiento", "la capacidad de carga" o variables semejantes.

Rabinovich (1969) señala que uno de los métodos usados por los ecólogos es el análisis de sistemas, que recurre a la construcción de modelos matemático-analíticos y de simulación computacional. Entre los primeros considera a los de crecimiento poblacional, competencia, depredación y redes tróficas. La justificación que aduce para el empleo de modelos es, entre otras, la complejidad de los ecosistemas; caracterizada no sólo por la cantidad de variables o elementos del sistema, sino por las interacciones que generan la no-linealidad de los sistemas dinámicos.

En esta tesis se desarrolla un modelo matemático no-lineal que incluye, además de la variable temporal, la estructuración por estadios y la densodependencia de la fecundidad, la componente espacial a través de procesos de migración. Se analiza el papel estabilizador de la misma.

Para tener un referente empírico, se contrasta el modelo con la variación de la densidad poblacional de la mariposa *Danae xami* (Lepidoptera: Lycaenidae), que al igual que la

de otros insectos como *Lucilia cuprina*, muestra un patrón de comportamiento temporal aparentemente aleatorio a través del tiempo.

El contraste tradicional de los modelos con los datos de campo, se efectúa a través de la coincidencia de las gráficas, esto es, a través del ajuste puntual de las mismas. En este trabajo el contraste entre la dinámica del modelo y de *S. xami* se realiza empleando, entre otras, técnicas de análisis espectral.

La explicación del comportamiento dinámico de una población puede encontrarse en los valores de los parámetros demográficos de la misma, como las tasas de natalidad y mortalidad, que a su vez están relacionadas con la densidad poblacional. Es posible plantear que los efectos dependientes de la densidad se den en una sola clase de edad, o estadio de desarrollo, o en más de una consecutivas.

Tomando en cuenta estas consideraciones, se parte del modelo estructurado por edades y en el que se incorpora un parámetro poblacional que varía en función de la densidad, desarrollado por Altesor (1989), que se reduce al siguiente modelo de segundo orden:

$$x(t+1) = ax(t) + b \exp(-x(t)) x(t-1)$$

Donde a representa la tasa de supervivencia de los individuos de la primera clase y b representa el aporte de la segunda clase a la primera.

De manera tradicional se hace un análisis de los puntos de equilibrio y de las condiciones que los permiten. Se omite el factor espacial. Este modelo muestra comportamiento caótico por la vía de cascada de bifurcaciones, siendo b el parámetro de mayor importancia en la dinámica.

Los resultados del análisis espectral del modelo temporal de Altesor y de los datos empíricos de la mariposa *Sandía xami* difieren substancialmente, lo que sugiere que aquel no es adecuado para la modelación de la dinámica poblacional de *S. xami*.

Se introduce la variable espacial para obtener un modelo más congruente con el comportamiento de poblaciones naturales, en términos de los espectros de potencias (Rohani & Miramontes, 1998).

El modelo pretende reproducir la dinámica cualitativa subyacente a *Sandía xami*. Es un modelo matemático con valor explicativo y no predictivo, estratégico en el sentido de Nisbet y Gurney (1982).

Para establecer un marco de referencia respecto a los conceptos centrales de densodependencia, así como de la influencia que la variable espacial tiene en la dinámica y equilibrio de una población, se discute en el capítulo I el concepto de densodependencia como un mecanismo de regulación poblacional y las diversas causas que lo determinan; se presentan, además, algunos modelos matemáticos de dinámica de poblaciones densodependientes. En el mismo capítulo se revisa el efecto que tiene la variable espacial en la dinámica de las poblaciones. En la sección 3 se desarrolla el concepto de ruido de color y el análisis espectral de series temporales, por ser éstos elementos centrales para el análisis del modelo.

El segundo capítulo presenta resultados empíricos sobre la mariposa *Sandía xami*; éstos derivan del trabajo del Dr. Jorge Soberón y su equipo de colaboradores, realizado en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, de la ciudad de México. El elemento importante de este capítulo, respecto al tema objeto del trabajo, es el conjunto de datos

cuantitativos sobre la evolución de la densidad poblacional de *S. xami*, a través del tiempo.

La parte final del trabajo está conformado por la construcción del modelo matemático, así como de su análisis a través de las simulaciones que del mismo se hicieron. En esa parte se contrasta el modelo con los datos empíricos de *S. xami*; utilizando el análisis espectral como herramienta básica.

Se concluye con la discusión de los resultados, entre los que se destaca el papel estabilizador de la variable espacial sobre la dinámica caótica del modelo de Altesor y la presencia del ruido de color en un fenómeno biológico de campo.

CAPÍTULO I MARCO TEÓRICO

En el presente capítulo se describirán las bases conceptuales en las que se fundamenta la tesis; se confrontan distintas aportaciones que hay en el campo sobre la densodependencia de los parámetros demográficos y su efecto regulador en el tamaño de las poblaciones, se discute la importancia de la variable espacial en la dinámica poblacional y se desarrollan los conceptos de ruido de color y series temporales.

1 Densodependencia y regulación poblacional

El estudio de la densodependencia en las interacciones ecológicas tiene una historia larga y polémica. Kunin (1997) dice que el término densodependencia es, a menudo, aplicado de manera muy vaga o indefinida a una gran diversidad de aspectos de la abundancia local.

1.1 Densidad

La densidad es, en estricto sentido, el *número de individuos por unidad de área o volumen*.

Este concepto resulta claro solamente cuando es aplicado a poblaciones distribuidas de manera uniforme a través del espacio. Pero en la naturaleza, donde las poblaciones generalmente están distribuidas en parches sobre un amplio rango de escalas espaciales, el número de individuos por unidad de área o volumen depende, en gran medida, de la escala aplicada en la medición (Blackburn & Gaston, 1996).

Por ello, densidad es un vocablo destinado, frecuentemente, a expresar los conceptos de: *'medida del tamaño de una población local,'* y el de *'espaciamiento promedio entre los individuos de una población.'* Ambos conceptos están interrelacionados en la descripción de la mayoría de las poblaciones naturales. Podemos decir, además, que ambos son aspectos de la abundancia.

Así pues, los dos enfoques más usados para la medición de la abundancia local implican diferentes escalas de referencia: de ahí que el concepto de densidad puede ser usado, tanto para expresar una función del espaciamiento entre individuos vecinos, como para referirse al número de individuos en una población local (el tamaño de la población o del parche). Por lo tanto, hay allí dos nociones diferentes de abundancia que están, a menudo, altamente interrelacionadas (Gaston, 1994) y, en algunos sistemas, puede ser difícil diferenciarlas.

En la mayoría de las poblaciones animales los individuos tienen movilidad y, en consecuencia, el espaciamiento entre los mismos es variable. Además, el arreglo espacial preciso de los individuos es generalmente desconocido y la densidad poblacional puede ser medida solamente por métodos indirectos. Sin embargo, en la mayoría de las plantas, los diversos aspectos de la abundancia local pueden separarse, al menos en principio, y pueden ser medidos con precisión.

1.2 Efectos de la densidad

Tradicionalmente se ha sugerido que en una población, las tasas de supervivencia o de reproducción de la misma están inversamente correlacionadas con su densidad, debido a los efectos del hacinamiento, la competencia por los recursos o el incremento de la depredación (Smith, 1935; Nicholson, 1933, 1957; Lack, 1954). Tal dinámica crea un ciclo de retroalimentación negativa para el crecimiento poblacional, incrementando la estabilidad de la misma. Si las poblaciones se hacen demasiado grandes o pequeñas, sus condiciones de supervivencia o reproducción se deterioran (o mejoran) y se dirigen hacia el equilibrio.

Por otro lado, Allee *et al* (1949, 1951) notaron por primera vez una forma diferente de efecto densodependiente. Según sus observaciones, las tasas reproductivas de algunos organismos se comportan de manera opuesta a aquélla generalmente asociada con procesos densodependientes. Estos investigadores notaron que, en poblaciones con una densidad muy baja, la reproducción puede verse entorpecida por una escasez de compañeros potenciales y las dificultades asociadas con la localización y cortejo de los mismos. Tales dinámicas crean una retroalimentación positiva para el crecimiento de la población e incrementan la inestabilidad de la misma. Las poblaciones que disminuyen más allá de algún umbral pueden iniciar un proceso hacia la extinción, con densidades más bajas cada vez, que se traducen en sucesivos cortes del éxito reproductivo.

Un número creciente de estudios han sido dedicados a examinar la densodependencia, tanto en poblaciones naturales como experimentales.

Dixon (1974) determina el efecto de la abundancia del áfido *Drepanosiphum platanoides*, durante la primavera y verano, y de la calidad de su alimento sobre su actividad reproductora en el otoño. Este autor concluye que las diferencias interanuales de la actividad reproductora durante el otoño pueden ser el resultado de diferencias en la calidad de los áfidos. Cuando la especie es abundante en primavera, los áfidos del verano tienen una baja tasa reproductora en el otoño.

Un número creciente de estudios han sido dedicados a examinar el fenómeno de la densodependencia en el caso de la polinización, tanto en poblaciones naturales como experimentales. El resultado, casi universal, es que la polinización y por lo tanto el éxito reproductivo de muchas plantas decrecen conforme sus poblaciones se distribuyen de manera más esparcida. Thomson (1981) señala que las tasas de visitas de insectos por flor están correlacionadas positivamente con la densidad local de flores, ya que los insectos concentran su forrajeo en parches de flores densos. En este contexto Kunin (1992) dice que una posible consecuencia de la baja densidad poblacional, en este tipo de plantas, es una reproducción fallida. Silander (1978) estudió el éxito reproductor del arbusto tropical *Cassia biflora* y encontró que la densidad poblacional está correlacionada con el éxito reproductor. Resultados similares han sido reportados por Platt *et al* (1974) y Heithaus *et al* (1982). Los trabajos de Feisinger (1986, 1991) sugieren que la densidad floral local influye en el éxito reproductivo de plantas autoincompatibles, pero tiene poca influencia demográfica en especies autocompatibles. Allison (1990) señala que, en especies polinizadas por el viento, el éxito de la polinización y el porcentaje de semillas establecidas están fuertemente correlacionadas con la densidad poblacional.

Kunin (1979) reporta otro estudio del efecto de la densidad de flores sobre la reproducción de *Diplotaxis sp.* El valor de este trabajo estriba en la documentación que

hace de la existencia de efectos de la densidad, sobre el éxito reproductor en poblaciones naturales, encontrando que estos pueden ser importantes. Los resultados de este estudio sugieren que el éxito reproductivo en *Diploaxis sp.* depende de la densidad poblacional local. El trabajo reportado proporciona indicios de que los efectos de la densidad en la reproducción actúan dentro de un rango de condiciones que ocurren naturalmente.

Por otro lado, Ackerly y Jasienski (1990) comentan: "En parches de alta densidad de *Ambrosia trifida*, Abul-Fatih *et al.* (1979) encontraron que las plantas pequeñas produjeron, especialmente, flores femeninas, mientras que las plantas altas tenían flores femeninas y masculinas." Los resultados del trabajo citado, muestran que las interacciones competitivas pueden conducir a la variación en la expresión del género y, en consecuencia, a una variabilidad de la fecundidad.

La densidad local de las poblaciones de las plantas (medida por el espaciamiento entre individuos) tiene un impacto sobre la conducta del polinizador y el establecimiento subsecuente de la semilla.

En las interacciones entre plantas y sus polinizadores, el espaciamiento local entre plantas vecinas parece tener la mayor importancia. Otros procesos pueden responder a diferentes aspectos de la abundancia; los herbívoros pueden estar más influidos por el tamaño de la población y la homogeneidad, que por la densidad *per se* (Kareiva, 1983; Andow, 1991; Kunin, 1997).

Los resultados de los trabajos reportados sugieren que la abundancia puede tener efectos diversos sobre los parámetros de la población y, por lo tanto, en su dinámica. En consecuencia, podemos afirmar que la densidad de una población, interpretada ésta como número de individuos por unidad de espacio o por el número de individuos en un espacio y tiempo dados, es un factor que está correlacionado, positiva o negativamente, con los parámetros demográficos y, por lo tanto, los efectos de la densidad son particularmente importantes en la regulación de la dinámica de las poblaciones.

1.3 Modelos de dinámica poblacional densodependiente

El modelo que nos resulta más familiar es el modelo logístico de Verhulst (1838) y de Pearl y Reed (1920). Las relaciones densodependientes aparecen como resultado de la competencia intraespecífica por una cantidad fija de recursos, como el alimento.

Las características sobresalientes del análisis, en ese modelo, son las siguientes:

- a) Existe una pronunciada densodependencia a densidades poblacionales altas.
- b) La función está caracterizada por una pendiente fija o una pendiente que crece rápidamente con el incremento de la densidad.

Por otra parte, el modelo de Morris (1959) y de Varley (1970) que también involucra densodependencia puede ser expresado mediante la siguiente fórmula:

$$N(t+1) = (1/a) N(t)^{(1-b)}$$

Donde a y b son constantes que definen la relación entre mortalidad o natalidad y densidad.

La estabilidad está gobernada por el parámetro b . La población es estable si $0 < b < 2$

Hassell (1975) examina las relaciones densodependientes, especialmente en poblaciones de insectos, presenta un modelo discreto y describe sus propiedades de estabilidad. Según este autor, los modelos de crecimiento poblacional en ambientes con recursos limitados están basados en dos premisas fundamentales:

- a) Las poblaciones tienen el potencial para incrementarse exponencialmente.
- b) Existe una retroalimentación densodependiente que reduce progresivamente la tasa de incremento.

El modelo propuesto por Hassell es: $N(t+1) = \{c (1+aN(t))^{-b}\}N(t)$

Aquí, c es una tasa neta y finita de incremento, a es una constante que define el umbral de densidad, b es una constante que define la relación entre los parámetros demográficos (mortalidad, natalidad) y densidad.

Hassell señala que para que un modelo general de densodependencia sea útil más allá del campo teórico, debe describir adecuadamente el rango completo de las relaciones conocidas a partir de los datos empíricos. Pero los datos de campo son generalmente compilados sobre un rango más pequeño de densidades que los obtenidos en el laboratorio y, por lo tanto, sólo una parte de sus relaciones es observable.

Concluye, este autor, que la tasa de incremento c , puede tener un gran efecto sobre la estabilidad. Solamente cuando el valor del parámetro b sea menor que la unidad, su efecto será pequeño. Sin embargo, si b es mayor que la unidad, las propiedades de estabilidad dependen críticamente de c . En poblaciones estructuradas, donde la densodependencia actúa en una etapa dada, es poco probable que el valor de c sea el mismo que la fecundidad por adulto. La estimación de c debería, entonces, ser la tasa de incremento de la población, habiéndose considerado todos los demás procesos de mortalidad que actúan durante el ciclo de vida.

La respuesta de una población a las perturbaciones puede depender de su movimiento hacia arriba o hacia abajo del punto de equilibrio. Esto es importante si el valor de b es mayor que la unidad y el de c es pequeño.

2 Espacio y dinámica de poblaciones

En esta sección se revisa el efecto de la variable espacial en la dinámica de las poblaciones.

Morris (1990) señala que existe una gran cantidad de problemas cuando se caracteriza la dinámica de una población a través de un modelo simple, especialmente cuando solamente se considera la variable temporal. Sin embargo, con la aparición de los artículos de May (1974, 1976) y May y Oster (1976), en donde se demuestra que modelos discretos no lineales simples pueden exhibir un amplio espectro de conductas complejas, los ecólogos han tenido nuevas alternativas para modelar y comprender la naturaleza de la complejidad en los sistemas naturales. Tales modelos, de ecuaciones en diferencias, son capaces de generar un movimiento aparentemente aleatorio, aperiódico y complejo, conocido como *caos determinístico*.

A partir de esa situación, surge el cuestionamiento siguiente: ¿Las fluctuaciones erráticas observadas en las poblaciones se deben a factores aleatorios -ruido- o existe un mecanismo determinista densodependiente que condiciona y conduce a la dinámica de la población a un estado caótico?

Un intento de responder a esa pregunta fue el artículo de Hassell y sus colegas (1976). Estos autores seleccionaron 28 conjuntos de datos de poblaciones de insectos y los ajustaron a modelos discretos de una especie. Concluyeron que la mayoría de los conjuntos de datos estudiados mostraban un estado de equilibrio y sólo uno de ellos, las moscas de Nicholson, correspondía a una dinámica caótica. Por lo tanto, según este estudio, la dinámica caótica parece ser la excepción, más que la regla, en la dinámica de las poblaciones naturales de insectos.

2.1 La variable espacial

El papel de la estructura espacial en la dinámica de poblaciones ha sido enfatizado recientemente y de manera creciente en la investigación ecológica, tanto teórica como experimentalmente, a partir de los trabajos de Skellam (1951), Levin (1974) y Okubo (1980).

Así pues, los investigadores han reconocido que la estructura espacial es importante para comprender la dinámica de las poblaciones y han centrado sus estudios de manera explícita en las escalas, temporales y espaciales, adecuadas para los estudios ecológicos (Wiens, 1989; Levin, 1992).

Sin embargo, no ha sido sino hasta hace relativamente poco tiempo que se ha generalizado el interés por el estudio de la dinámica espacial (Murray, 1988; Satoh, 1989; Hassell *et al*, 1991; Hanski, 1991; Hastings, 1991; Rohani & Miramontes, 1995; Valverde & Silvertown, 1997).

La introducción de la variable espacial en mapeos temporales discretos puede hacerse mediante redes de mapeos acoplados, que son sistemas dinámicos con tiempo y espacio discretos (Kaneko, 1989, 1990, 1992; Bascompte & Solé, 1995), con autómatas celulares o con modelos de parches.

2.2 Dispersión y estabilidad

Bascompte y Solé (1994) coinciden con diversos investigadores en el señalamiento de que el espacio tiene un efecto importante en la dinámica de las poblaciones que se desarrollan en el mismo. Consideran que el espacio es fundamental para obtener información sobre la forma como están organizados los ecosistemas. Encontraron que el efecto de la introducción de la migración entre poblaciones era importante, cada una de ellas representada por el mapeo simple de un paso y concluyeron que ese acoplamiento, generalmente, desestabiliza a las poblaciones individuales, incrementando su propensión a exhibir fluctuaciones caóticas, pero tendiendo a reducir la varianza del ensamble.

Ruxton (1994) señala que esos resultados no concuerdan con sus observaciones de diez mapeos acoplados, en donde observa que la dinámica global común aparece como un solo ciclo. Aunque hace la observación de que la reconciliación de esos dos resultados,

aparentemente contradictorios, puede encontrarse en el trabajo de Roos y colaboradores (1991), que consideran la interacción depredador-presa sobre una malla. Cuando el movimiento se efectuaba sólo entre sitios adyacentes, observaron una señal ruidosa alrededor de una población más o menos constante. Sin embargo, cuando todos los sitios de la red o malla eran igualmente accesibles a la migración, obtuvieron ciclos de gran amplitud.

Ruxton (1994) concluye que si bien Bascompte y Solé están en lo correcto cuando dicen que el número de subpoblaciones tiene un efecto importante en el comportamiento del ensamble, también es cierto que el grado de acoplamiento entre poblaciones individuales debería considerarse como un parámetro ecológico igualmente importante.

En su réplica a Ruxton, Bascompte y Solé están de acuerdo en que el efecto del espacio, sobre la dinámica poblacional, puede ser complejo y que se requieren mayores estudios para obtener una visión más completa y mejor.

Se ha dicho que la difusión tiene sólo un papel desestabilizador en los modelos deterministas (Kareiva, 1986; Bascompte y Solé, 1994). Pero también se ha señalado que en los modelos de parches, la dispersión puede ser fuertemente estabilizadora (Hanski, 1991; Hastings, 1991). La explicación que se da sobre el papel estabilizador de la dispersión en los modelos de parches es que surge de la naturaleza estocástica de la dinámica.

Hastings (1993) examina la dinámica de un par de ecuaciones en diferencias; éste es el modelo más simple donde se puede estudiar la interacción entre la dispersión y la dinámica poblacional local. Centra su estudio en el caso donde la dinámica poblacional local puede exhibir oscilaciones o comportamiento caótico. Ilustra cómo la dinámica depende tanto de las tasas de crecimiento locales, como de la tasa de movimiento poblacional.

Hastings concluye que el examen del modelo discreto acoplado, y con difusión, ilustra varios principios importantes respecto al papel de la escala espacial y de la complejidad de la interacción entre dinámica caótica y dispersión. En su modelo, los resultados, aparentemente estocásticos, son el producto de procesos deterministas simples.

Por otro lado, diversos estudios recientes sobre densodependencia, en poblaciones de insectos, han mostrado que la densodependencia está en función de la escala espacial. Los estudios típicos en este sentido son el de Hassell y colegas (1987) y el de Southwood y colaboradores (1989), que demostraron que la densodependencia es detectada solamente a una escala espacial suficientemente pequeña.

2.3 Función estabilizadora de la dispersión en presencia del caos

La dispersión puede jugar un papel estabilizador importante. Eso contrasta con algunas concepciones que surgieron del análisis de los primeros modelos que centraron su atención en la interacción entre dispersión y dinámica, cuando la población está cercana al equilibrio (Levin, 1974). La razón de esta situación es el hecho de que la dinámica al interior de los parches, puede actuar como dinámica local irregular, y se ha demostrado que, a nivel de parches, la dispersión puede tener una fuerte influencia estabilizadora. Así, la dinámica caótica puede ser menos predominante de lo que el estudio de modelos sin estructura espacial podría indicar.

Hassell y sus colegas (1991) señalan que estudios teóricos y empíricos sobre sistemas depredador-presa han contribuido al surgimiento del consenso respecto a la importancia de la variable espacial, para comprender la regulación y persistencia de muchas poblaciones naturales. Dicen que la mayoría de los ambientes presentan un arreglo espacial en mosaico, y que se ha despertado mucho interés en la relación entre la dinámica de poblaciones a escalas locales y regionales (metapoblaciones). Apuntan que los resultados parecen indicar que la variable espacial acoplada con movimientos locales entre parches, puede estabilizar las asociaciones hiesped-parásito. Por lo tanto, el efecto de la dispersión sobre la estabilidad de las poblaciones parece depender de la clase específica de acoplamiento entre los parches (Vance, 1984).

2.4 Otros efectos

Diversos estudios se han centrado en la dinámica espacial que se observa cuando poblaciones localmente inestables se acoplan vía movimientos migratorios. Eso tiene implicaciones importantes para la persistencia del ensamblaje de poblaciones en una metapoblación: dado que las poblaciones locales tienen una probabilidad grande de extinción, las tasas suficientemente altas de migración pueden hacer que las metapoblaciones persistan (Hassell *et al.*, 1991; Hanski & Zhang, 1993). Además, se ha demostrado cómo algunos sistemas pueden exhibir fluctuaciones caóticas con la introducción de la dimensión espacial (Crutchfield & Kaneko, 1987; Vastano *et al.*, 1990; Pascual, 1993). En este sentido, Bascompte y Solé (1994) describen un resultado interesante. Explorando la dinámica de la versión metapoblacional del modelo de crecimiento poblacional de Hassell (1975), demuestran cómo el incremento de la dispersión puede conducir a una reducción en la estabilidad local, comparada ésta con el modelo homogéneo subyacente. Normalmente se espera que el incremento de la dispersión entre poblaciones locales conduzca a una dinámica más cercana a la del sistema homogéneo.

Hassell *et al.* (1994) señalan que los resultados de Bascompte y Solé no sólo son contrarios a la intuición, sino que resultan sorprendentes, dado que uno esperaría que el incremento de la fuerza de acoplamiento entre poblaciones, podría mover al modelo espacialmente estructurado más cerca de su equivalente homogéneo mediante el incremento de la sincronía entre poblaciones locales.

La fuente de la inconsistencia está en los supuestos biológicos inherentes al modelo. Específicamente, los procesos de supervivencia y dispersión no han sido separados en el modelo y, por lo tanto y paradójicamente, los individuos pueden morir y aún dispersarse.

Hassell y coautores (1994) proponen un modelo alternativo donde los juveniles compiten por recursos dentro de los parches y los adultos se dispersan y reproducen.

Ruxton (1996) demostró, también, que las propiedades de estabilidad de ese modelo permanecen inalteradas por el acoplamiento espacial, para modelos de una especie en tiempo discreto, y la introducción de la dimensión espacial no tiene consecuencias para la estabilidad de las poblaciones locales.

Rohani *et al.* (1996) se plantean si esta conclusión se restringe a modelos de una especie o es más general. Para responder esta interrogante, investigan los efectos de la estructura espacial en modelos generales de hiesped-parásito y de competencia entre

dos especies, encontrando que, en la mayoría de los casos, las propiedades de estabilidad de esos sistemas no son afectadas.

Este último resultado tiene sentido intuitivamente, siempre y cuando el ambiente sea completamente uniforme (es decir, en el equilibrio, todas las poblaciones locales tienen la misma densidad). Así, en el equilibrio, la dispersión de y hacia las poblaciones locales está en balance, y generalmente no altera sus propiedades de equilibrio. Sin embargo, tal uniformidad no necesariamente se presenta, aún si los parámetros demográficos son los mismos. Los resultados de Rohani *et al.* (1996) demuestran que en las interacciones del tipo depredador-presa, una dispersión altamente asimétrica puede ser desestabilizadora, aún si las poblaciones locales son estables por sí mismas. Esos resultados concuerdan con algunos estudios metapoblacionales anteriores, como los de Allen (1975) y Reeve (1988, 1990) que muestran cómo la dispersión puede desestabilizar las interacciones huésped-parásito.

Neubert y sus colegas (1995) y Hastings (1992) llegan a conclusiones similares. Sin embargo, se debe enfatizar que la naturaleza de la inestabilidad, en estos casos, se debe a las consecuencias de la dispersión sobre la dinámica poblacional. Eso contrasta con los resultados presentados por Vance (1980, 1984), Solé *et al.* (1992) y Bascompte y Solé (1994), donde la inestabilidad surge, únicamente, como resultado de la formulación poco razonable del modelo.

Hassell y colaboradores (1991) demostraron que el acoplamiento de muchas poblaciones no persistentes, puede conducir a la persistencia de la metapoblación como un todo. Tal persistencia surge como resultado de la asincronía entre poblaciones (Adler, 1993). Aquí yace una diferencia importante entre los modelos de dispersión local (Allen, 1995; Hassell *et al.* 1991) y los modelos de dispersión global (Reeve, 1988; Allen *et al.* 1993; Ruxton, 1994). Reeve (1988) descubrió que en sus modelos la persistencia era improbable, en ausencia de acoplamiento densodependiente, entre el huésped y el parásito, a pesar de la presencia de variabilidad ambiental y de migración. Mientras que la estabilidad del equilibrio generalmente no es afectada por los mecanismos de dispersión, la persistencia de la interacción sí es muy influida. Una consecuencia importante de la estructura espacial es que para las especies en competencia, la dispersión promueve la coexistencia. Eso ocurre por la emergencia de segregaciones espaciales estables que pueden confinar a una especie a pequeñas islas dentro del hábitat (Hassell *et al.*, 1994; Tilman, 1994).

Todos los resultados anteriores se refieren a una dispersión uniforme de los individuos hacia parches vecinos. Los resultados preliminares donde la dispersión depende de la densidad de las poblaciones locales (éste es el caso del modelo de esta tesis), tanto del origen como del destino, no son concluyentes. En algunos casos, las fronteras de estabilidad no son afectadas por dicha dispersión (Reeve, 1988), mientras que en otros casos se ha demostrado que la dispersión densodependiente es potencialmente desestabilizadora (Ruxton, 1996).

En todo caso podemos concluir que la variable espacial es un elemento fundamental en la dinámica de las poblaciones ya que, dependiendo de las condiciones específicas, ésta actúa como elemento estabilizador o desestabilizador.

3 Series temporales y ruido de color

En este apartado se presenta el desarrollo de un concepto denominado ruido de color, por tratarse de un elemento importante para el análisis espectral del modelo desarrollado en esta tesis.

Desde hace tiempo se ha pretendido describir, interpretar, explicar o pronosticar la dinámica de poblaciones mediante modelos matemáticos (Hutchinson, 1980; Begon *et al.*, 1996; May, 1974, 1975, 1976; Malthus, 1798; Gompertz, 1825; Verhulst, 1825). Sin embargo, los esfuerzos encaminados en esa dirección se han enfrentado a la dificultad de representar todas las características de dicho fenómeno natural. Se ha optado, entonces, por abarcar únicamente las más importantes y validar los modelos con los datos de campo.

El registro de la variación temporal del tamaño de una población genera un conjunto de datos que se recogen con la intención de obtener los aspectos relevantes del fenómeno. Cuando se analiza una serie temporal se pretende, en primer lugar, describir el comportamiento dinámico del fenómeno que se representa. Y, luego, hacer la interpretación y predicción del comportamiento del fenómeno.

Se han desarrollado diversas técnicas estadísticas para el análisis de los datos en el tiempo, desde las que únicamente determinan la tendencia y sus fluctuaciones regulares a largo plazo, hasta las más recientes y complejas, como la metodología de Box-Jenkins (1976) y al análisis espectral.

3.1 Series de tiempo

Cualquier conjunto que conste de datos reunidos, registrados u observados sobre incrementos sucesivos de tiempo, es denominado *serie de tiempo*.

El análisis de datos temporales busca identificar los factores que ejercen influencia sobre los valores de una serie. El análisis clásico de una serie de tiempo se basa en este supuesto: es posible descomponer la serie en cuatro elementos (*tendencia, ciclos, estacionalidad e irregularidades*). Cada componente es identificado individualmente; así, la serie 'histórica' puede ser proyectada al futuro.

Otro enfoque es el denominado *análisis de autocorrelación*. Esta técnica emplea la correlación de la misma variable, desfasada uno o más periodos. Emplea el *correlograma* como herramienta gráfica para exhibir las correlaciones para varios desfasamientos o retardos. Permite la identificación de características de la serie como: *aleatoriedad, tendencia y estacionariedad*, entre otras.

Esas técnicas tienen como objetivo fundamental el pronóstico puntual de los valores de la serie.

Otro enfoque, radicalmente diferente, del análisis de una serie de tiempo, consiste en la determinación de las características dinámicas globales generadas por los datos temporales del fenómeno. Para ello se emplean ciertas técnicas, como el *análisis del espectro de potencias*. A continuación se describe dicha técnica.

3.2 Análisis espectral

Tanto la luz como el sonido son fenómenos ondulatorios. Un color puro es una oscilación luminosa de una sola frecuencia. La luz blanca es la mezcla de todos los colores del espectro visible. La dispersión o descomposición de la luz blanca, en sus diferentes colores, es efectuada en el laboratorio, haciéndola pasar por un prisma. En forma natural ocurre cuando pasa por las gotas de agua de la lluvia; eso ocurre porque cada una de las ondas o frecuencias, generadoras de los colores, viaja a diferentes velocidades en su paso por dichos medios. De manera análoga, un tono acústico puro es una oscilación sonora de una sola frecuencia.

El análisis espectral de la luz es la identificación de las frecuencias (de los colores) presentes y la medición de su intensidad (o brillantez). El análisis espectral del sonido es la identificación de todas las frecuencias presentes y la medición de la intensidad de los tonos asociados.

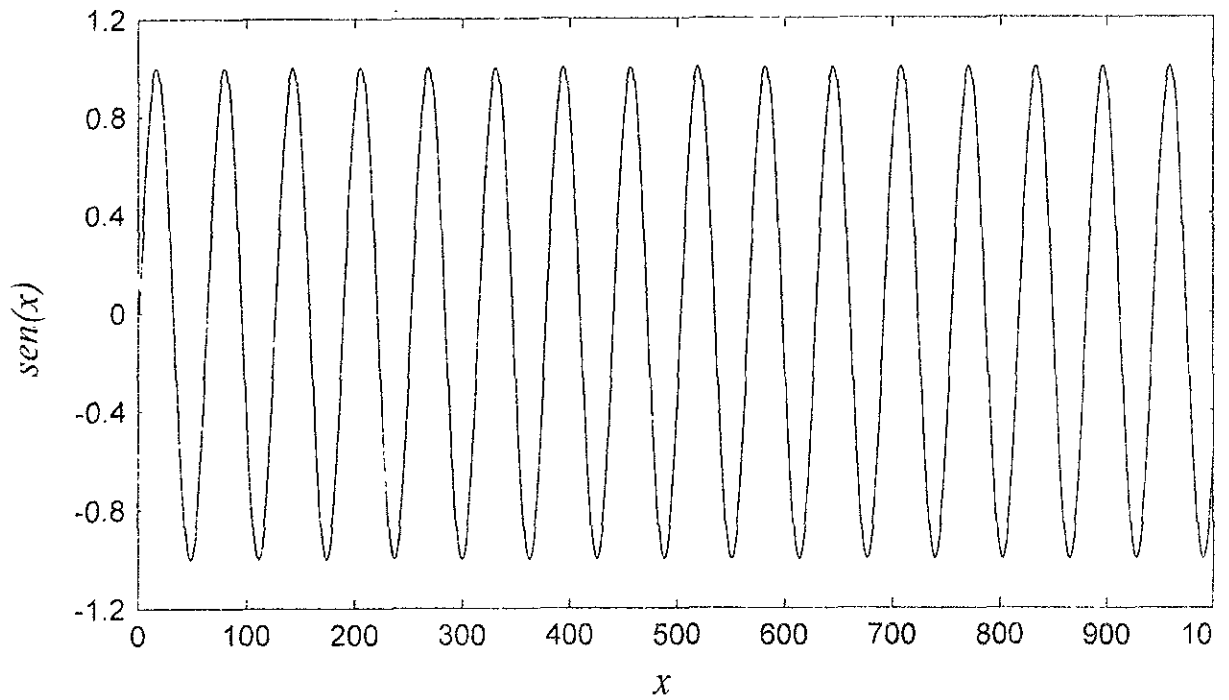
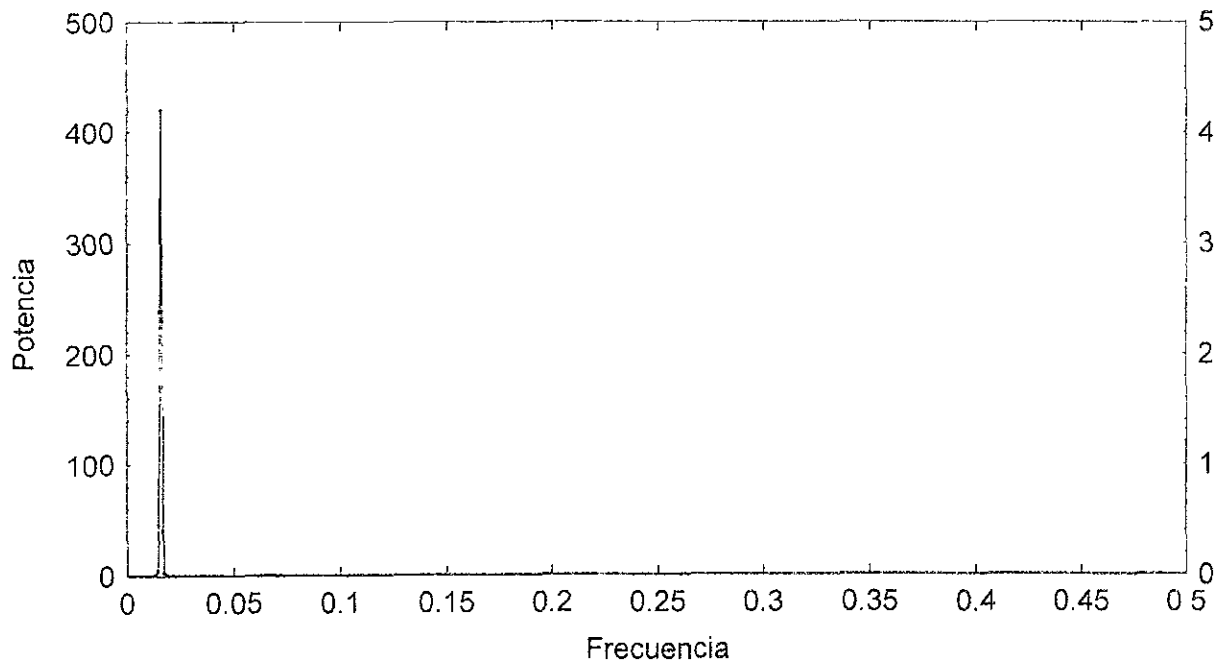
Entonces, la amplitud y frecuencia de las oscilaciones son características físicas definitorias de la luz y el sonido. La energía es proporcional al cuadrado de sus amplitudes, de ahí el nombre de espectro de potencias.

La descomposición de una función en sus componentes sinusoidales es denominada *análisis de Fourier*. Esto es el equivalente del prisma que descompone, o filtra, la luz blanca en sus componentes (o frecuencias) de colores. El análisis espectral es el análisis de Fourier.



Gráfica 1: Descomposición de una función en sus componentes sinusoidales.

Independientemente de la naturaleza de los datos – continuos o discretos- el resultado del análisis espectral es resumido en una gráfica. A lo largo del eje de las abscisas de la misma se representa a la frecuencia y , a lo largo del eje vertical, la correspondiente energía (cuadrado de la amplitud de onda). De esa manera, el espectro de potencias de una función seno es un solo “pico” localizado en la frecuencia de la función y con la altura determinada por el cuadrado de la amplitud de la función.

Gráfica 2: Gráfica de la función $y = \text{sen}(x)$.Gráfica 3: Espectro de potencias de la función $y = \text{sen}(x)$.

La intensidad registrada en el eje de las ordenadas es una medida de la concentración de energía y de la tasa a la cual ésta es liberada. Debido a que únicamente estamos interesados en las intensidades relativas de las distintas frecuencias, las unidades de intensidad son intrascendentes.

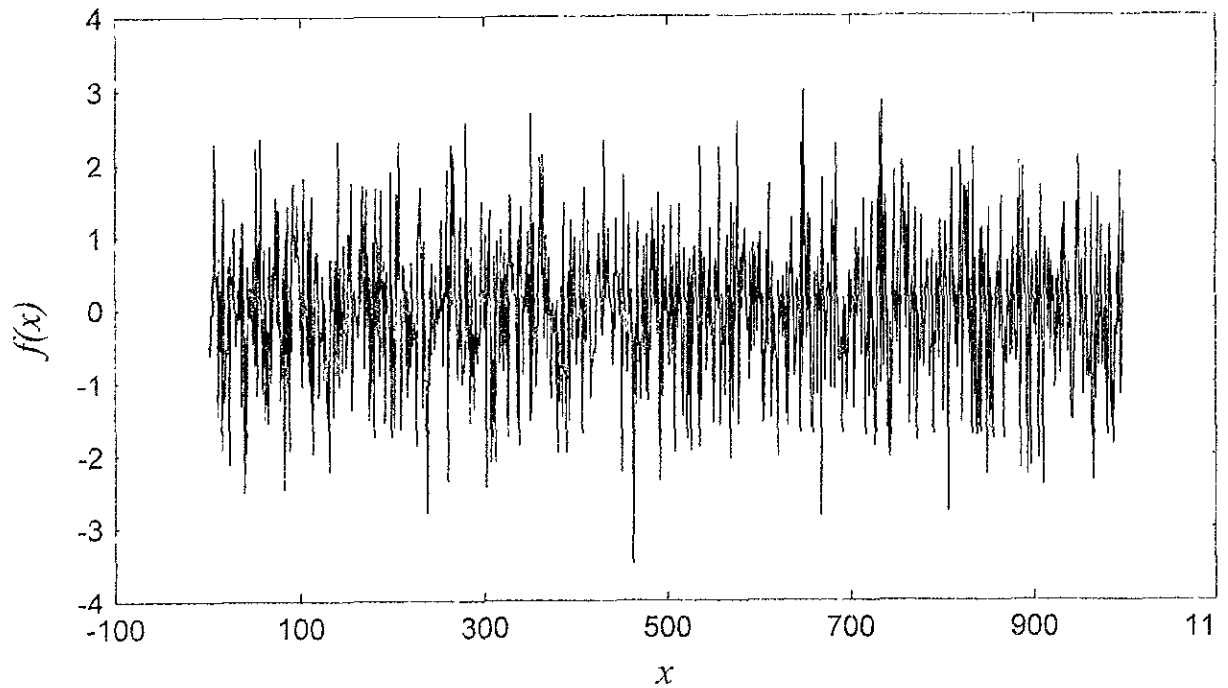
Una lista de valores idénticos tiene frecuencia cero porque no tiene variaciones. La serie que se repite cada dos unidades de tiempo, como 5,7,5,7,5,7,5,7,5,7,5,7..., tiene una frecuencia de $\frac{1}{2}$ (o sea de 0.5). Ésa es la frecuencia más alta que puede ser asociada con una lista de datos discretos. La frecuencia más baja posible que podemos asignar a una serie de tiempo finita es $1/(n-1)$.

3.3 El ruido y su color

El espectro de potencias es utilizado para determinar si las series de tiempo son dominadas por alguna frecuencia en particular y -por analogía con lo que sucede con fenómenos físicos, como el del sonido y la luz- se emplea una metáfora doble al referirse a los *espectros de potencias de colores* o *color del ruido*.

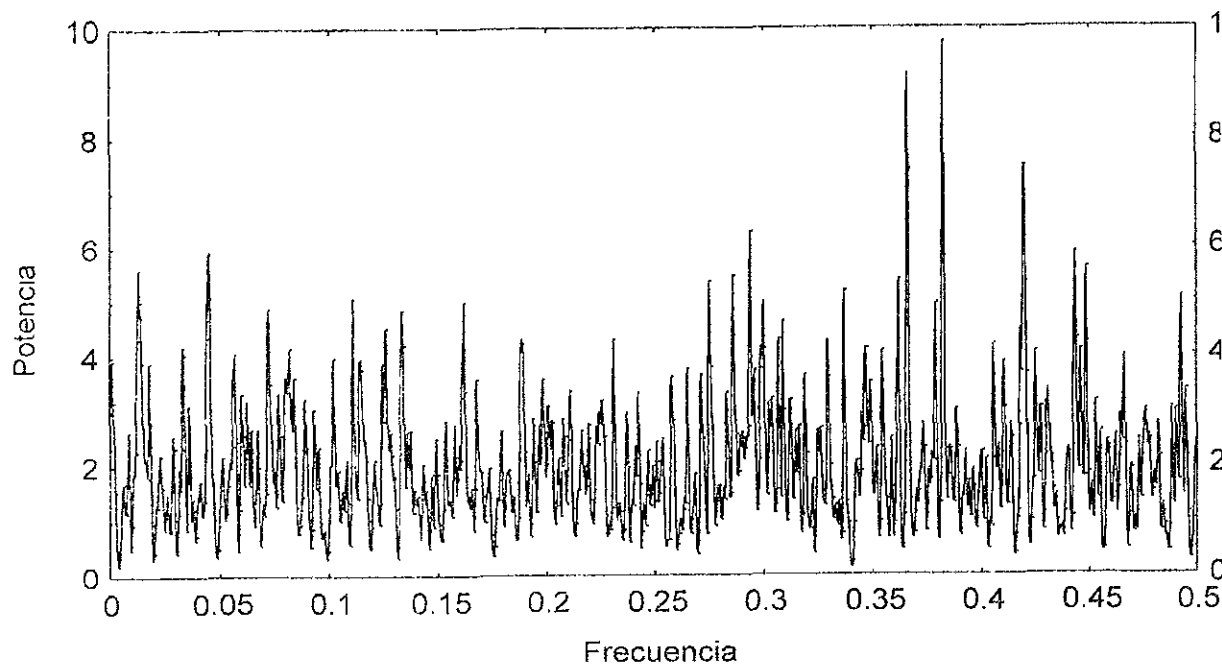
Cuando una señal es desordenada, es decir, no se repite nunca del mismo modo, decimos que es "una señal ruidosa". Sin embargo, las señales ruidosas poseen características que permiten clasificarlas, pues pueden separarse sus componentes espectrales de distinta frecuencia. Éstas reciben el nombre de *componentes de Fourier*, como ya hemos explicado.

La gráfica 4 muestra una serie aleatoria; la gráfica de su espectro de potencias (gráfica 5) no contiene picos bien definidos. Se observa una amplia distribución de intensidades y de frecuencias. El espectro es consistente con una línea horizontal, ésta indica una intensidad constante de todas las frecuencias.



Gráfica 4: Ruido blanco.

A la serie de tiempo que contiene todas las frecuencias con aproximadamente la misma intensidad, se denomina “*ruido blanco*”. Por lo tanto, el *ruido blanco*, o *gaussiano*, es aquél donde se hallan presentes todos los componentes de las diversas frecuencias. Su densidad espectral, o espectro de potencias (la potencia total de la señal), se distribuye entre los distintos componentes de diversa frecuencia. El espectro del ruido blanco es constante. Otra vez la metáfora: en la luz blanca se mezclan todos los colores.

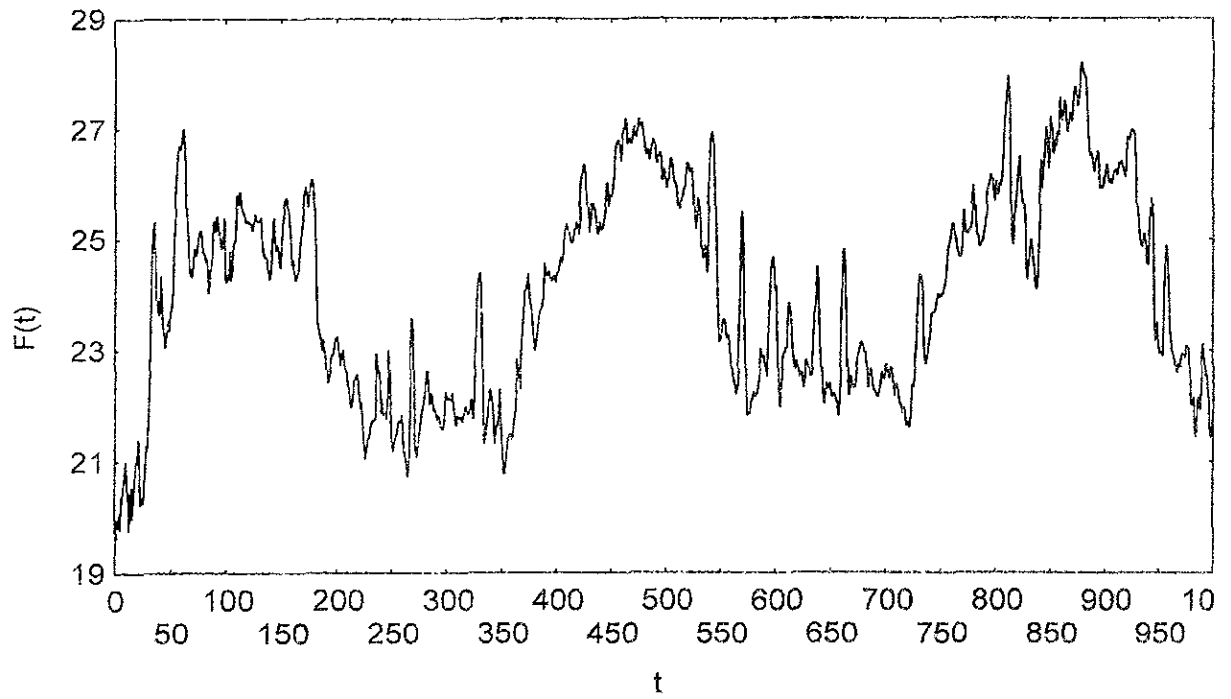


Gráfica 5: Espectro de potencias del ruido blanco.

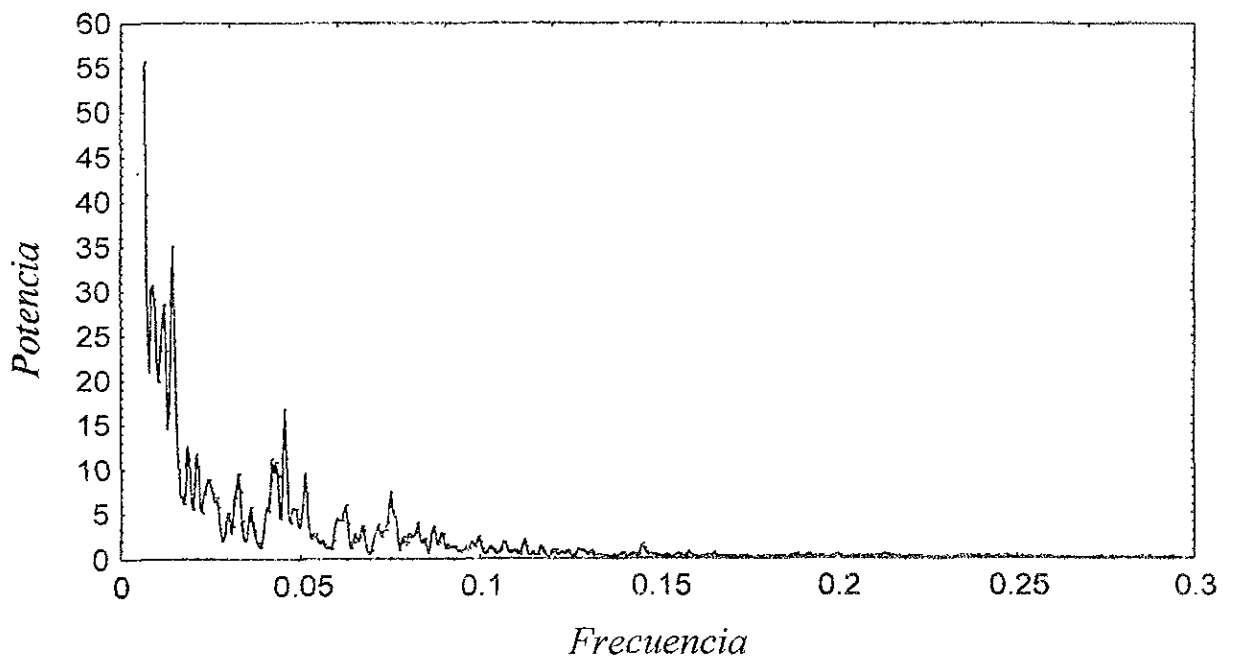
Cuando se “filtra” el ruido blanco se obtiene un ruido de color. Si los datos están positivamente autocorrelacionados, los valores adyacentes en el tiempo tienden a ser similares. Como resultado, la serie de tiempo estará dominada por variaciones de frecuencias bajas. Eso da pie, otra vez, para la metáfora del color, dada su analogía con las propiedades de la luz roja, ese ruido ha sido denominado “rojo”. Y, viceversa, si los valores están negativamente autocorrelacionados, las frecuencias dominantes son las altas y se denomina ‘ruido azul.’

Vayamos a lo específico de nuestro trabajo: la aplicación de todo lo explicado al estudio de las variaciones en densidad de las poblaciones. Especifiquemos los términos: ‘espectro azul’ y “espectro rojo”. El espectro azul registra potencias altas a frecuencias elevadas. Indica que la dinámica poblacional está dominada por fluctuaciones de corta duración. En contraste, el espectro rojo indica que la dinámica poblacional está dominada por fluctuaciones de largo plazo (es decir, de baja frecuencia).

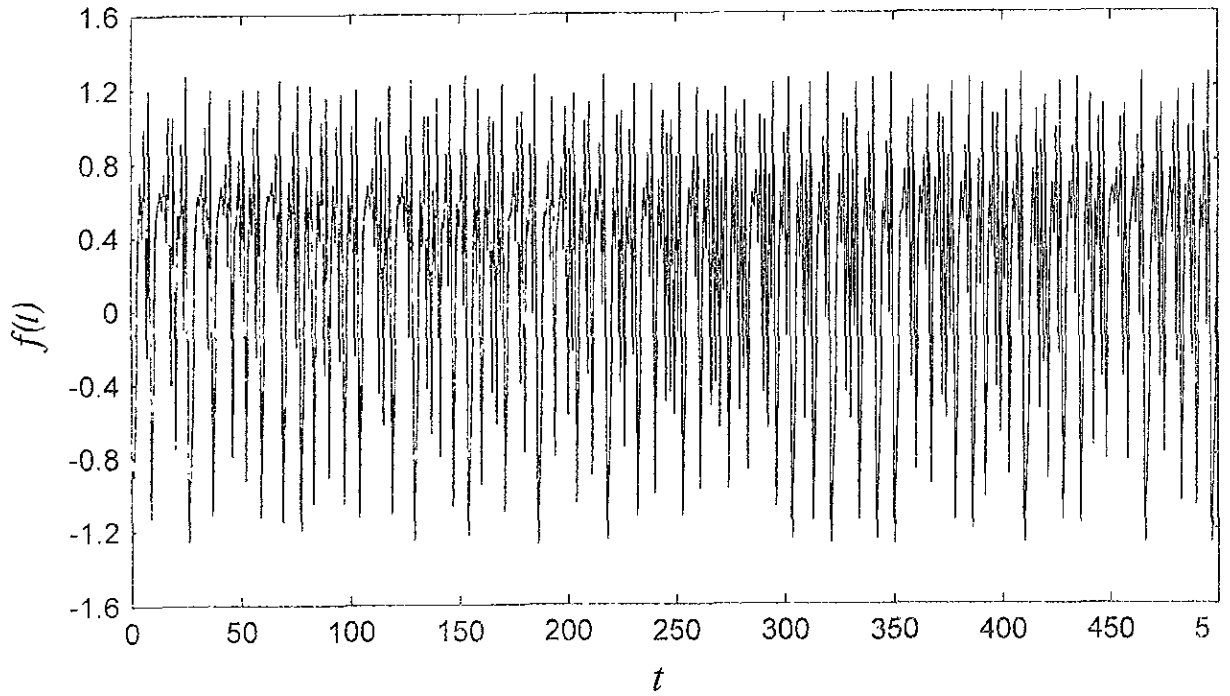
Por lo tanto, las series son consideradas “de color”, en el sentido de Steele (1985), si exhiben un espectro de frecuencia no uniforme como los siguientes:



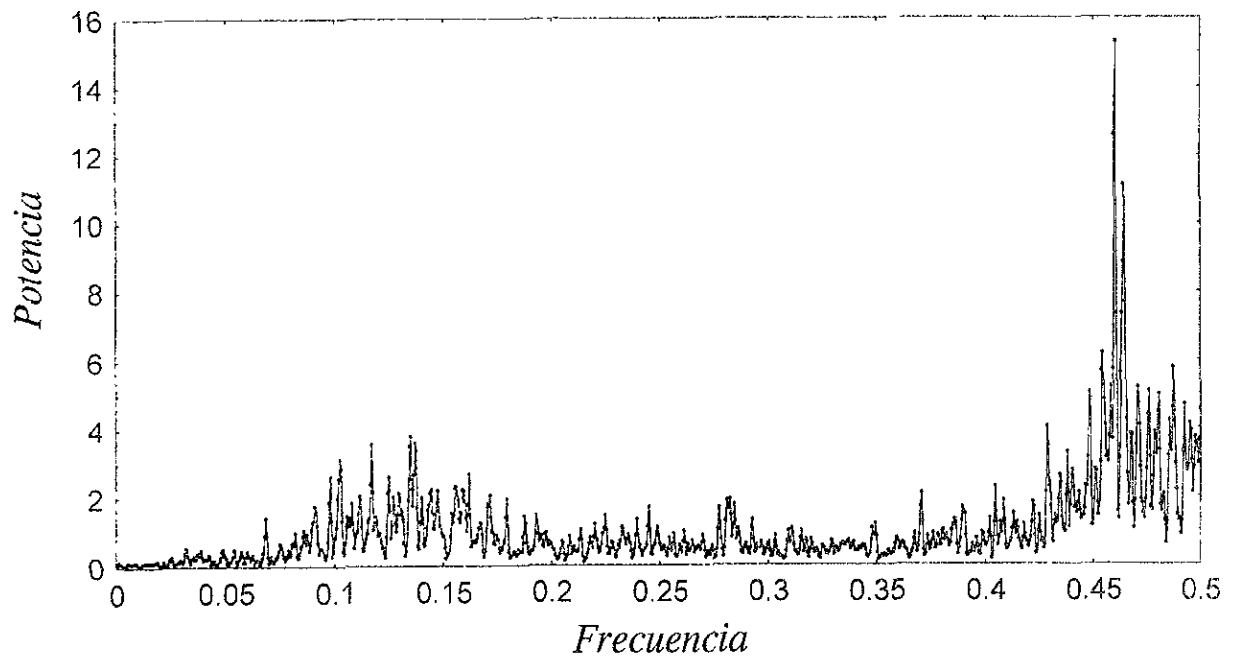
Gráfica 6: Ruido rojo.



Gráfica 7: Espectro del ruido rojo.



Gráfica 8: Ruido azul.



Gráfica 9: Espectro del ruido azul.

La mayoría de los conjuntos de datos finitos que representan variables físicas o ecológicas son de ese tipo. Ello es indicativo de que el “color” es la regla y no la excepción (Steele, 1985; Pimm & Redfearn, 1988).

Los resultados, para una serie de tiempo de dinámica de poblaciones, pueden ser caracterizados y reportados en términos del color de su espectro. Un espectro hacia el rojo indica que las frecuencias bajas (fluctuaciones poblacionales mínimas) son las dominantes. El blanco indica que todas las frecuencias son igualmente dominantes; el azul señala la dominancia de las frecuencias altas.

Diversos estudios han empleado dichos análisis (White *et al*, 1996) y se ha generado un intenso debate por el aparente conflicto en el hecho de que los datos de las variaciones en el tamaño poblacional a través del tiempo, producen un espectro de potencias rojo, mientras que las series de tiempo de los modelos matemáticos pueden producir espectros rojos, blancos o azules. Esa controversia ha puesto en tela de juicio la utilidad de los modelos, así como la aplicabilidad de la dinámica caótica a los sistemas naturales.

3.4 La dinámica de poblaciones y el ruido de colores

¿Cuáles son los mecanismos responsables de las fluctuaciones erráticas observadas en el tamaño de las poblaciones naturales? Esa cuestión ha estado en el centro de uno de los grandes debates de la ecología contemporánea. Las irregularidades en los patrones de la abundancia poblacional han sido inicialmente atribuidas a factores ambientales. Sin embargo, a mediados de los años setenta, se señaló que esas fluctuaciones pueden ser generadas de manera intrínseca, por los procesos subyacentes de las no-linealidades inherentes a los procesos poblacionales (Miramontes & Rohani, 1998). Más recientemente, el centro de esa argumentación ha cambiado de manera importante hacia las propiedades estadísticas de las fluctuaciones poblacionales. Muchos estudios muestran que los sistemas ecológicos tienden a ser dominados por frecuencias bajas, o dinámica de largo plazo, es decir, lo denominado ‘ruido rojo’ (Miramontes & Rohani, 1998).

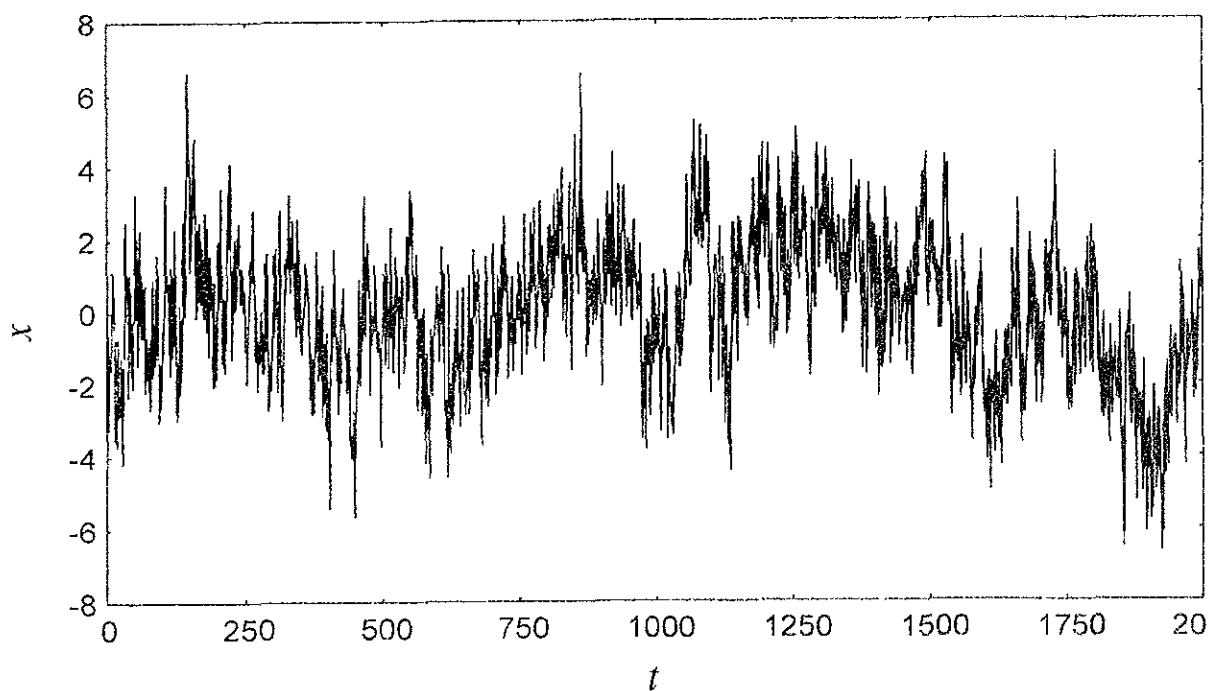
Durante la dinastía Tang (907-618 a.C.) se organizó una de las colectas de datos entomológicos más ambiciosa de la historia (Sugihara, 1995). La serie de tiempo resultante, posee un espectro de potencias rojo. Esto significa que la variabilidad poblacional parece incrementarse en escalas de tiempo grandes. Así, dos valores poblacionales con cien años de lapso entre uno y otro diferirán, en promedio, más que dos valores distantes sólo 10 años.

Las poblaciones de insectos, en condiciones de laboratorio, han proporcionado datos valiosos para el estudio de los aspectos fundamentales de los procesos ecológicos más importantes (Crombie, 1945; Park, 1948; Lloyd, 1968). Eso se debe a que, en el laboratorio, las variables ambientales importantes pueden ser cuidadosamente controladas, minimizando el impacto de factores externos. Bajo tales condiciones, la dinámica observada en poblaciones de laboratorio debería, por lo tanto, surgir de procesos poblacionales intrínsecos. De hecho, existen diversos ejemplos, muy conocidos, de poblaciones de laboratorio controladas que exhiben fluctuaciones temporales irregulares (Nicholson, 1956) y esto pone en duda la importancia del control por efectos ambientales. De especial interés son las poblaciones cultivadas que han

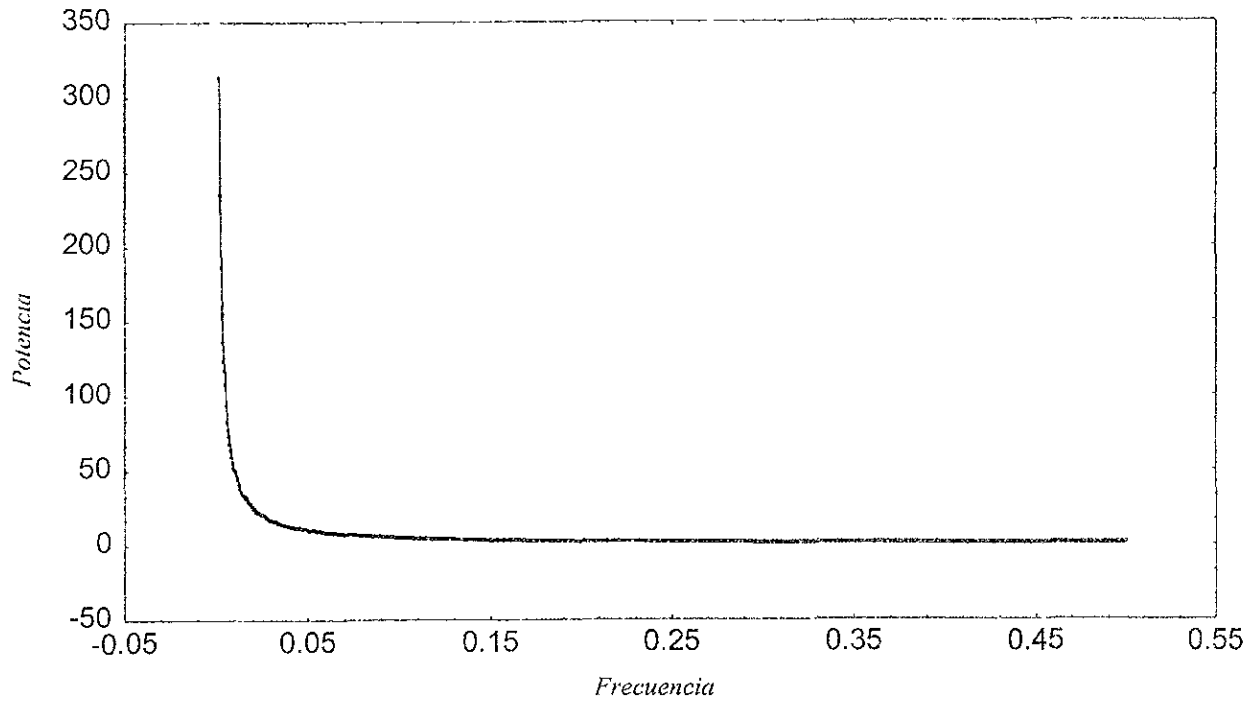
proporcionado conjuntos de datos relativamente grandes y abarcan muchas generaciones, pues permiten un análisis más preciso de su dinámica.

3.5 Ruido $1/f$

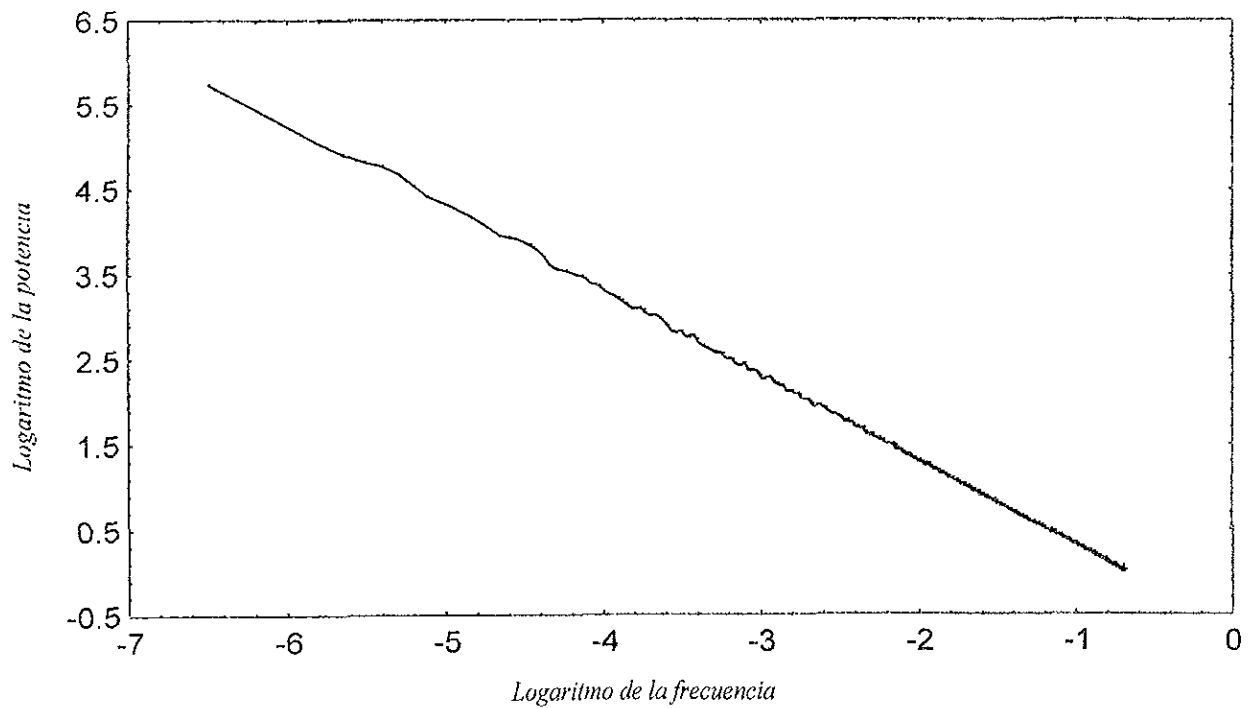
Abundan los fenómenos físicos generadores de ruido. Muchos producen un ruido casi blanco; otros engendran ruidos de color. Entre éstos últimos destaca, sobre todo, el denominado '*ruido $1/f$* .' En él, la potencia correspondiente a un determinado componente de Fourier de frecuencia f , es inversamente proporcional a f . La densidad espectral tiene una forma que se ajusta a una curva $1/f$. Cuando se le representa en un gráfico doblemente logarítmico, se reduce a una recta con pendiente igual a menos uno.



Gráfica 10: Ruido $1/f$.



Gráfica 11: Espectro de potencias del ruido $1/f$.



Gráfica 12: Transformación logarítmica del espectro de potencias del ruido $1/f$.

La ubicuidad de la dinámica $1/f$ es uno de los mayores misterios de la física contemporánea. Es bien sabido que muchos y diversos fenómenos generan *ruido 1/f* (Dutta & Horn, 1981; Handel & Chung, 1993; Hooge, 1994; Miloti, 1995). Durante la última década se ha establecido de manera firme que un gran número de sistemas naturales, con diversos componentes de interacción individual, tienen propiedades dinámicas semejantes, con independencia de las características particulares del sistema. Algunos ejemplos son los registros de terremotos (Bak & Tang, 1989; Sornette, 1992; Crisanti *et al.*, 1992; Paczuski & Boetcher, 1996), de fluctuaciones climáticas de largo plazo (Grieger, 1992), de extinción de aves (Keitt & Marquet, 1996), y de brotes epidémicos (Sugihara & May, 1990).

Algunos fenómenos para los cuales su espectro de potencia es aproximadamente $1/f$, son los siguientes: ruidos producidos por dispositivos electrónicos, series de tiempo geofísicas, series de tiempo económicas, flujo de tráfico y series de tiempo ecológicas. Una gran diversidad de fenómenos parece obedecer este sencillo patrón de escalamiento, eso es sumamente notable.

Muchas teorías han sido propuestas en el intento de identificar los procesos responsables subyacentes a este fenómeno. En éstas se incluye la *criticalidad autoorganizada* (Bak *et al.* 1998), la *dinámica extrema* (Miller *et al.* 1993), y la *información física extrema*, entre otras. (Frieden & Hughes, 1994).

Existen otros ruidos de color similares al *ruido 1/f*: los llamados '*ruidos de centelleo*,' y el '*ruido color de rosa*', para los cuales la potencia a , de un *componente de Fourier* con frecuencia f , es inversamente proporcional a f^a (con $0.5 < a < 1.5$). Así como en el caso del *ruido 1/f*, la densidad espectral representada en un gráfico con escalas doblemente logarítmicas, se reduce a una recta con pendiente igual a $-a$.

La correlación de las fluctuaciones declina como una ley de potencia. Por ejemplo, la correlación entre dos eventos puede ser proporcional a t , t^2 , o a alguna otra potencia del tiempo que los separa. De hecho, esos procesos se comportan de una manera esencialmente fractal, tienen autosemejanza sobre todas las escalas.

En conclusión, *el ruido 1/f* está caracterizado por un espectro de la forma

$$S(f) \propto 1/(f^a) \quad \text{donde} \quad 0 \leq a \leq 2$$

Esas funciones toman su nombre del miembro para el cual $a=1$, éste a menudo es denominado '*ruido rosa*', como se indicó anteriormente. Otros miembros de la familia son el '*ruido blanco*,' para el cual el exponente a es igual a cero, y el '*ruido café*' (donde $a=2$). Los ruidos con un exponente mayor de 2 se denominan '*ruidos negros*.'

3.6 El ruido $1/f$ en series de tiempo ecológicas

Según los ecólogos, tanto los eventos raros como los comunes, o frecuentes, son importantes. La diversidad de un ecosistema desértico, por ejemplo, es influida por numerosos cambios pequeños y cotidianos. Pero también algunos sucesos raros, como las tormentas, ejercen su influencia, y ésta es más prolongada. El *ruido 1/f* resulta adecuado para describir esa clase de eventos (Halley, 1996).

Las representaciones espectrales de series de tiempo ecológicas han sido usadas por Schaffer y otros (1984). Las variaciones lentas o pequeñas tienen más fuerza que las rápidas, pero eso se revela solamente en series de tiempo grandes y el *ruido 1/f* tiene un espectro rojizo en ellas. Lo que distingue al *ruido rosa* (y a cualquier *ruido 1/f* para el cual $a > 1$) de otros ruidos con espectro rojizo es que la varianza continúa incrementándose en cualquier longitud de la serie (Halley, 1996).

Las perturbaciones bióticas también influyen la dinámica poblacional, según Pimm y Redfearn (1988). La dinámica poblacional de aves, mamíferos e insectos refleja el espectro rojizo subyacente de la variación ambiental, argumentan estos autores.

Asimismo, Arino y Pimm (1995) han calculado *exponentes de Hurst* –otra técnica de medición de la tendencia al rojo– para las series de tiempo de 58 especies diferentes. Sus resultados comprenden un amplio rango que va desde el *ruido blanco* hasta el *negro*, pero observaron cómo el *exponente de Hurst* se encuentra aproximadamente a la mitad, entre el *ruido blanco* y el *café*; eso resalta la importancia del *ruido rosa*. Los resultados de Arino y Pimm también reflejan la mayor tendencia al rojo de las poblaciones de los ecosistemas marinos en comparación con las poblaciones de los terrestres, como lo sugirió Steele (1985).

Puede haber mucha dificultad para medir la variación de los parámetros ecológicos sobre un tiempo suficiente para detectar ruidos *1/f* ambientales con certidumbre. Sin embargo, existen razones para esperar que el ruido ambiental esté más cerca del ruido rosa que del blanco (Halley, 1996)

El ruido blanco contiene todas las frecuencias, pero señala escalas de tiempo cortas. En cambio, el ruido café indica escalas de tiempo largas. El ruido rosa es especial porque contiene perturbaciones sobre todas las escalas de tiempo. El ruido rosa contiene memoria de los eventos pasados sobre todas las escalas de tiempo. Contrasta fuertemente con el ruido blanco (no correlacionado y sin memoria) y con el ruido café, (éste sólo ‘recuerda’ su posición en el tiempo inmediato anterior) (Halley, 1996).

A pesar del inmenso contenido de información del ruido rosa, existen métodos eficientes para generarlo. El ruido rosa es el resultado natural de una mezcla de diferentes fenómenos que actúan sobre escalas diferentes (Halley, 1996).

3.7 La importancia del ruido *1/f* en ecología

Existen muchos indicios de que las fluctuaciones abióticas tienen espectro de ruido *1/f*, aunque existen diferencias significativas entre ambientes marinos y terrestres.

En diversos modelos teóricos importantes, el *espectro 1/f* surge, de manera natural, como consecuencia de la dinámica del sistema. Aunque la pertinencia y aplicabilidad de dichos modelos a sistemas reales son aún controvertidas, sus resultados iniciales son prometedores.

Si suponemos que el ambiente natural contiene una mezcla de disturbios sobre todas las escalas, entonces el ruido *1/f* parece el modelo natural más adecuado para representarlo. Esto es porque, en contraste con los ruidos blanco y café, el ruido rosa no muestra preferencia por disturbios en escalas de tiempo largas o cortas. De segundos a milenios, todos los disturbios naturales de diversos tamaños pueden ser vistos como parte de un ‘*ruido 1/f de transición imperceptible o continua.*’

Otra característica de los *ruidos 1/f* es que sólo algunos de ellos son estacionarios. Eso también tiene implicaciones para la ecología. Por ejemplo, los modelos de ruido blanco de regulación poblacional densodependiente presentan gráficas reguladas estacionarias: las fluctuaciones pueden oscilar alrededor de la capacidad de carga pero son, sin embargo, reguladas por ella. Por otro lado, los modelos de poblaciones de caminatas aleatorias –ruido café- reflejan poblaciones carentes de regulación. El modelo de ruido rosa, con su comportamiento pseudoestacionario, puede ser la opción adecuada.

Según Cohen (1995), las diferencias en la importancia relativa de la variabilidad de las frecuencias altas y bajas, de los diferentes hábitats, afecta la dinámica de las poblaciones y la estructura de las comunidades. Agrega que la dinámica de las poblaciones está dominada por fluctuaciones de baja frecuencia, es decir, exhiben fluctuaciones rojas. Sin embargo, reporta que el análisis de ocho modelos -autónomos, deterministas, iterativos, no lineales y discretos en el tiempo- de dinámica poblacional, algunos de los cuales se han utilizado para modelar poblaciones biológicas reales, no presentan espectros de potencias rojos ni blancos, sino azules. Este autor aclara que los resultados obtenidos no abarcan a todos los modelos que han sido considerados o podrían serlo. Sin embargo, señala que ninguno de los modelos probados de esta clase, poseen trayectorias caóticas con espectro rojo.

Cohen (1995) examinó ocho modelos poblacionales planteados mediante ecuaciones en diferencias de la siguiente forma:

$$P(t+1) = P(t)f(P(t))$$

Donde $P(t)$ es la densidad poblacional en el tiempo t y $f(P(t))$ es la función de ajuste densodependiente.

Cohen argumenta que las altas frecuencias dominan el espectro de potencias de las series de tiempo caóticas obtenidas de esos modelos. Eso ha generado dudas sobre la utilidad de las ecuaciones en diferencias unidimensionales para la modelación de la dinámica de poblaciones fluctuantes, porque se espera que las frecuencias bajas dominen el espectro de las series de tiempo naturales.

Los resultados reportados por Cohen pueden ser la consecuencia de una selección limitada de parámetros en cada modelo.

El espectro azul efectivamente es fácil de observar en los modelos considerados por Cohen. Para cada modelo, sin embargo, existe un rango de parámetros donde las fluctuaciones son caóticas, pero los espectros correspondientes son rojos o, por lo menos, muy similares al ruido blanco.

Para las ecuaciones de Bellows y Maynard Smith (1988), los modelos ecológicos unidimensionales más generales, el espectro rojo es común, especialmente cuando la competencia es intensa. Las preguntas surgidas a partir de éstos es cuándo y por qué algunos valores paramétricos dan espectro azul y otros, espectro rojo.

Los resultados presentados por Cohen (1995) reiniciaron la controversia suscitada cuando se señala que las series de tiempo rojas, de poblaciones naturales y experimentales, son comunes y ubicuas y las trayectorias caóticas de modelos poblacionales no lineales – como los analizados por Cohen- no son descripciones exactas de dichas series de tiempo. No se sabía aún si este dilema podía resolverse mediante la expansión de los modelos para que tomaran en cuenta las fluctuaciones

ambientales, la interacción de especies, la estructura de edades y la distribución espacial de las poblaciones.

Cohen generó un dilema en el modelado de poblaciones, cuando sus resultados se oponían a la teoría clásica. Como Cohen lo señala, el desplazamiento en la potencia hacia las frecuencias bajas está en oposición con su análisis de los modelos autónomos de las poblaciones prevalecientes (algunos de los cuales son usados en la administración de recursos). Cohen muestra cómo estos modelos tienden a tener un espectro de potencia corridos hacia el azul en el régimen caótico, dando origen a una aparente paradoja: las observaciones de fluctuaciones en poblaciones naturales muestran espectros corridos al rojo, mientras que los modelos teóricos producen espectro azul.

Esta paradoja contribuyó a exacerbar el debate entre las escuelas 'climática' y 'biótica' de regulación poblacional, que ha polarizado el pensamiento entre los ecólogos desde mediados de este siglo.

Los datos de la langosta china (*Locusta migratoria*, Sugihara, 1995), y otros casos reportados de poblaciones rojas, parecen concordar con los puntos de vista de la escuela climática. (Aunque, como lo señalan Diamond y May (1977), con mediciones de corta duración es difícil descartar otras fuentes de no-estacionariedad -como la perturbación humana- como causa del espectro corrido al rojo). En efecto, los análisis publicados sobre los datos de esta especie de langosta sugieren una correlación significativa entre las apariciones de las oleadas de plaga y los factores climáticos, especialmente con los periodos húmedos, que promueven la supervivencia de las ninfas. Las variables climáticas, por sí mismas, a menudo son rojas sobre esta escala de tiempo.

Así, aunque las observaciones rojizas concuerdan con la escuela climática, los resultados azules de los modelos autónomos poblacionales clásicos, lo hacen con la escuela biótica.

El caos con espectro rojo puede observarse más fácilmente en modelos de mayor dimensión. Por lo tanto, no es posible explicar la historia completa de los accidentados altibajos exhibidos por muchas poblaciones naturales como ejemplos de caos simple, a partir de modelos de ecuaciones en diferencias clásicas (esto es, mapeos estacionarios, unimodales, de una sola especie). Eso plantea, al menos, tres alternativas:

1. Las fluctuaciones de poblaciones naturales no son caóticas o son no-estacionarias.
2. Los modelos son fundamentalmente defectuosos.
3. Es necesario incorporar los factores ambientales

En todo caso, el artículo de Cohen (1995) generó un dilema que estimuló la discusión intensa alrededor de un hecho de la ecología de poblaciones.

Los planteamientos de Cohen cuestionaron tanto la utilidad de los modelos como la aplicabilidad de la dinámica caótica a sistemas naturales. Sin embargo, análisis equivalentes de series de tiempo de metapoblaciones caóticas de modelos explícitamente espaciales, dan origen a espectros rojos; algo muy diferente a lo que se obtiene con los modelos sin estructura espacial.

3.8 Espacio y color

Considero que la inclusión de la dimensión espacial es crucial en la conversión al rojo del espectro de potencias y, así, las poblaciones naturales pueden ser descritas –al menos parcialmente– por medio de modelos de dinámica caótica.

También se puede deducir esto porque, desde la perspectiva biológica, el espacio puede producir espectro rojo. En un modelo sobre una malla espacial, las subpoblaciones responden rápidamente sólo a la densidad de sus vecinos inmediatos. Por lo tanto, la respuesta concertada de toda la metapoblación a su propia densidad total, puede ocurrir sólo en escalas de tiempo mucho mayores; éstas permiten que los efectos, inicialmente locales, se dispersen e influyan en el total.

La dinámica poblacional caótica, cuando es generada por sistemas espacialmente explícitos, puede ser importante en la explicación del espectro rojo visto en poblaciones naturales.

Generalmente se espera que la adición de retardos en el tiempo, en los modelos poblacionales, disminuya la estabilidad de la dinámica. Sin embargo, las consecuencias de la densodependencia retardada para el color del espectro de potencias de la dinámica poblacional caótica se desconocen. Agregar densodependencia retardada en los modelos puede remover la dominancia de las oscilaciones de alta frecuencia y puede blanquear o enrojecer su espectro de potencias, lo que los hace adecuados para la modelación de poblaciones naturales.

El caos en modelos de poblaciones naturales puede ser obtenido de diversas maneras, incluyendo la cuasiperiodicidad, la intermitencia o el doblamiento de periodo. Dependiendo de la forma mediante la cual se obtenga el caos, pueden existir diferencias fundamentales en el espectro de potencias de las trayectorias poblacionales. Por ejemplo, la ruta de la cuasiperiodicidad, que afecta fuertemente el espectro de potencias de la trayectoria poblacional, ocurre a menudo en el contexto de interacción de especies o de poblaciones o interacciones en clases o categorías de edad, en poblaciones simples. La densodependencia retardada también puede producir la ruta cuasiperiódica al caos. Así, cuando agregamos densodependencia retardada a los modelos poblacionales, no sólo estamos alterando los supuestos sobre la densodependencia, sino también incrementamos la dimensión de la dinámica y movemos la ruta hacia un caos cualitativamente diferente.

Todas estas discusiones ejemplifican la dificultad del debate sobre si las fluctuaciones de las poblaciones naturales están reguladas por mecanismos biológicos internos, o si son fundamentalmente el resultado de fuerzas ambientales externas. Más aún, apuntan o señalan hacia la imposibilidad de que este dilema clásico entre las escuelas biótica y climática, de regulación poblacional, pueda ser resuelto por un simple estudio de la fenomenología del cambio poblacional. Más aún, se cree que este debate apunta hacia la necesidad de mirar, más profundamente, ya sea hacia estudios más fundamentales de la biología básica, o hacia métodos cuantitativos más agudos, destinados a exponer los mecanismos biológicos específicos implicados en la generación de series de tiempo poblacionales complejas.

Finalmente, los resultados obtenidos por Miramontes y Rohani (1998) proporcionan una fuerte evidencia de que las poblaciones, libres de la influencia de las fuerzas ambientales, pueden producir fluctuaciones caracterizadas por leyes de escalamiento

bien definidas. Esos resultados se encuadran en el debate reciente, relacionado con la importancia del predominio de las altas o bajas frecuencias en el espectro de potencia de las series de tiempo ecológicas (Steele, 1985; Pimm & Redfearn, 1988; Halley, 1996; Caswell & Cohen, 1995; Cohen, 1995; Sugihara, 1995, 1996; White *et al.*, 1996; Kaitala & Ranta, 1996)

Los resultados apoyan el hecho, generalmente aceptado, de que las fluctuaciones de muchas poblaciones naturales muestran espectro “rojizo” con el dominio de bajas frecuencias. Tradicionalmente, la dominancia de las bajas frecuencias en los sistemas ecológicos, ha sido atribuida a las fuerzas ambientales externas (Steele, 1985; Pimm & Redfern, 1988; Halley, 1996; Sugihara, 1996). Sin embargo y en contraste con la escuela climática, los resultados de Miramontes y Rohani (1998) muestran que el ruido rojo puede surgir en sistemas de laboratorio, generado por procesos poblacionales internos en ausencia del ruido ambiental.

¿Cuáles son los mecanismos ecológicos intrínsecos que podrían generar esos patrones? Se ha demostrado cómo modelos simples de una sola especie exhiben caos y, como resultado de una fuerte densodependencia, pueden dar origen al ruido rojo (Blarer & Doebeli, 1996; White *et al.*, 1996). Miramontes y Rohani (1998) sugieren que esta dinámica puede surgir de manera natural, a partir de la interacción entre estocasticidad demográfica y densodependencia.

Actualmente ninguna de estas teorías es generalmente aceptada como la explicación última del escalamiento de las leyes de potencia. Es improbable que tal explicación universal exista.

La conclusión más importante surgida del análisis de Miramontes y Rohani (1998) es que las poblaciones, protegidas de las fuerzas externas:

1. pueden generar espectro rojizo,
2. pueden exhibir fluctuaciones con una gran estructura intrínseca.

Esos resultados sugieren que tal vez exista mayor campo para las explicaciones intrínsecas de las observaciones de espectro rojo en las poblaciones naturales.

CAPÍTULO II ANTECEDENTES

En este capítulo se presentan, de manera sintética, aspectos demográficos de *Sandia xami* (Lepidoptera Lycanidae), así como de su interacción con otras especies y datos empíricos sobre la variación de la densidad poblacional de la misma, en los terrenos de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, de la Ciudad de México. Asimismo, se resumen los resultados más importantes del modelo con densodependencia para poblaciones estructuradas desarrollado por Altesor (1989). Finalmente, se contrastan los datos obtenidos mediante simulación numérica del modelo de Altesor con los datos empíricos de fluctuaciones en el tamaño poblacional de *S. xami*.

1 Biología de *Sandia xami*

1.1 Demografía.

1.1.1 Mortalidad

Sandia xami es poco abundante con relación a la abundancia de sus recursos alimenticios. No se conoce la supervivencia de los distintos estadios en el campo, por lo que no se puede determinar cuáles son los factores clave que mantienen a la población de esta mariposa en números tan bajos (Varley & Gradweell, 1960, citados por Parlange, 1990).

En laboratorio se ha detectado un alto grado de mortalidad debida al parasitoide *Trichogramma praetiosum*. La alta mortalidad de los huevos en condiciones naturales se debe, principalmente, al ataque del mismo parasitoide (aproximadamente el 50%). En época de lluvias fuertes se puede esperar un desprendimiento hasta del 30% de los huevos puestos (Parlange, 1990). Las demás causas de mortalidad de huevos no se conocen muy bien.

En laboratorio, la mortalidad de la larva de primer estadio de *S. xami* es alta. El primer estadio de desarrollo en larvas de mariposas, generalmente tiene un alto índice de mortalidad. No se tienen datos de la mortalidad de las orugas en condiciones naturales, pero debido a su diminuto tamaño y al tiempo que permanecen fuera de la hoja, se espera que presenten una alta mortalidad. La mortalidad de las larvas en estadios subsecuentes, así como la de pupas en condiciones de laboratorio es muy baja.

Los hábitos perforadores (de hojas) de la larva le permiten que, de alguna forma, viva protegida, sobre todo de agentes ambientales severos, que son factores clave de mortalidad de huevos y larvas en muchas especies que forrajean en el exterior de las hojas (Dempster, 1983). Esto hace suponer que la mortalidad de larvas en el campo se incrementa en las ocasiones en que la larva sale de la hoja, ya sea porque se le acabó el alimento, porque va a mudar, o porque va en busca del sitio para pupar.

1.1.2 Proporción sexual.

La mayor parte de las especies animales poseen una razón sexual cercana a 1:1. Sin embargo, existen excepciones; el caso de *Sandia xami* en el Pedregal de San Ángel

puede incluirse entre aquéllos que presentan desviaciones con respecto a la proporción sexual esperada de 1:1. No se tienen datos de cómo se presenta ésta en condiciones naturales, pero en laboratorio se reconoce un sesgo hacia una mayor emergencia de hembras. ¿Qué puede ocasionar ese fenómeno? Owen (1970), en su artículo sobre la heredabilidad de la proporción sexual en mariposas, menciona el caso de *Acræa encedo*. Cuando se presentan poblaciones de esa especie en ambientes perturbados, tienden a estar constituidas principalmente por hembras. Se considera que el fenómeno se debe a un cromosoma Y dingedo.

No se ha estudiado este fenómeno en *Sandia xami*, pero se tienen datos que sugieren que algo similar pudiera estar sucediendo (Parlange, 1991). La presencia de este fenómeno de proporción sexual podría estar contribuyendo en gran medida a la regulación del tamaño de la población.

1.1.3 Patrones de ovoposición

Es posible que los cambios en los patrones de ovoposición de los herbívoros afecten la estabilidad y el tamaño de sus poblaciones (Roff, 1974a,b; De Jong, 1979; Ives & May, 1985; Soberón, 1986), la estabilidad de las interacciones herbívoro-parasitoide (Hassell, 1978), y los resultados de la competencia interespecífica (Hanski, 1981; Atkinson & Shorrocks, 1981, 1984).

Se puede definir un patrón de ovoposición a diversos niveles jerárquicos (Hassell & Southwood, 1978; Crawley, 1983). Mediante la definición de parches de alguna clase, pueden definirse diversos niveles de agregación, aunque estos no reflejen necesariamente la conducta de ovoposición de los organismos (Waage, 1977; Southwood, 1976; Mackay & Singer, 1982).

Muchas especies de mariposas tienden a ovopositar en plantas que están aisladas o en los bordes de los parches (Jones, 1977; Courtney & Courtney, 1982; Mackay & Singer, 1982). Pero también es común encontrar casos de ovoposición en parches de plantas hospederas (Root, 1973; Bach, 1980; Risch, 1980) más que en individuos aislados.

En el caso de *Sandia xami* en el Pedregal de San Ángel, que se alimenta de *Echeveria gibbiflora*, se identificaron tres características de la planta, altamente asociadas con la probabilidad de ovoposición: altura de la planta, grado de conspicuidad y grado de aislamiento respecto a individuos conespecíficos.

Sandia xami nunca es numerosa y se encuentra durante todo el año pero, su mayor abundancia se presenta de octubre a enero. Los machos son territoriales y las hembras raramente permanecen en la vecindad de una sola planta.

Echeveria gibbiflora tiene una arquitectura arosetada, con menos de 20 hojas alrededor del tallo y nunca más de cuatro inflorescencias altas. La mariposa ovoposita un solo huevo sobre las flores, hojas y tallo, en ese orden de preferencia. El tiempo de generación es de, aproximadamente, dos meses, en el laboratorio.

Existe un patrón agregado de distribución de huevos, el 57% de los mismos se localizaron en el 2% de las plantas (Parlange, 1991). Esto es muy común en insectos herbívoros. Como era de esperarse por la estacionalidad del clima del Valle de México, existen picos muy definidos de ovoposición. Dos de ellos corresponden a la parte final de la época de lluvias y al principio de la estación de sequía. Alrededor del 20% de las

plantas nunca recibieron un huevo y otro 20% recibió huevos en 5 o más semanas del año (Parlange, 1991).

En virtud de que la ovoposición de las mariposas en plantas atractivas, pero no óptimas, no es rara (Chew, 1975; Copp & Davenport, 1978; Courtney, 1981, 1982), se concluye que las plantas más utilizadas son simplemente las más inmediatas a las mariposas.

La densidad de huevos de *S. xami* sobre la población de *Echeveria gibbiflora* es siempre muy baja, con un promedio anual de 0.016 huevos por planta y un máximo de 0.31 huevos por planta durante los picos de ovoposición.

1.1.4 Territorialidad

Cordero (1986) observó que los individuos de *Sandia xami* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, presentan una conducta territorial. Los machos defienden territorios localizados en oquedales, zonas de vegetación baja rodeada de vegetación o rocas más altas. El tamaño de los territorios es muy variable y la mayoría se encuentran ubicados a un lado de veredas y senderos. Los machos territoriales de esta especie no defienden ni los recursos florales de los cuales obtienen néctar, ni las plantas de ovoposición. En la mayor parte de los territorios ocupados no se presentan estos recursos. Aparentemente la función de los territorios es reproductiva. En el caso de insectos cuyos territorios se utilizan sólo para copular, como es el caso de *Sandia xami*, se considera prácticamente imposible que ese tipo de conducta tenga efectos regulatorios de los números poblacionales.

1.2 Interacciones con otras especies: Parasitismo y depredación

El parasitoide generalista *Trichogramma praetiosum* constituye un factor importante de mortalidad de huevos de *S. xami*. Dicho parasitoide ataca los huevos de un gran número de especies de lepidópteros (Waage & Greathead, 1986). Los autores citados observan que el daño causado al embrión de la mariposa es provocado directamente por la hembra parasitoide en el momento de la ovoposición.

La observación de grandes cantidades de huevos grises en el campo, sugiere la posibilidad de que la causa por la que la población de la mariposa se encuentre en números tan bajos, sea la regulación por medio de dicho parasitoide.

Trichogramma praetiosum parasita los huevos de *Sandia xami* durante las primeras 24-48 horas de haber sido puestos; la hembra adulta del parasitoide ovoposita un promedio de 4 huevos por hospedero; las larvas del parasitoide se alimentan del embrión y emergen alrededor del décimoquinto día después de la ovoposición. Los picos de ovoposición coinciden con los picos de parasitismo y la mortalidad de huevos de la mariposa por efecto del parasitismo es, en promedio, del 40% anual. Las plantas con mayor carga de huevos resultan ser las más parasitadas. Estos datos sugieren que el parasitismo se ve incrementado a altas densidades, es decir, que hay un fenómeno de densodependencia.

Benrey (1986) diseñó experimentos para demostrar la existencia de un patrón densodependiente en este sistema, observando que aumenta el grado de parasitismo al

incrementarse la densidad de huevos. El resultado es significativo para la escala espacial de hojas. A nivel de plantas no se encontraron evidencias de densodependencia.

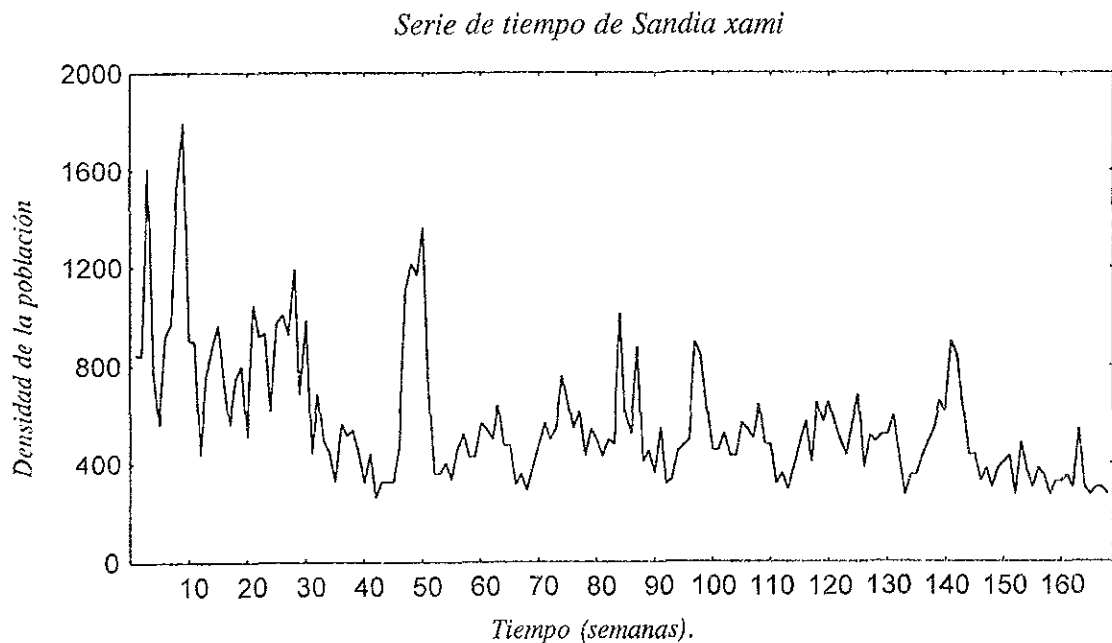
Respecto a presiones sobre *S. xami* de otras formas de depredación, sólo se cuenta con datos anecdóticos. Se ha visto una araña de la familia *Salticidae* mordiendo un huevo de *S. xami*, dejando un daño fácilmente reconocible. Se desconocen a los posibles depredadores de larvas, pupas y adultos.

1.3 Dinámica poblacional de *Sandia xami* en el Pedregal de San Ángel

Los trabajos de campo del equipo de colaboradores de J. Soberón, del Instituto de Ecología de la UNAM, sobre la mariposa *Sandia xami* (*Lepidoptera Lycaenidae*) se realizaron en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D. F., en los terrenos de la Universidad Nacional Autónoma de México, al principio de la década de los ochenta.

Esta reserva forma parte de una zona geográfica más amplia, que originalmente tenía una extensión de 80 km². Actualmente la zona es pequeña -2.9 km²- y se encuentra localizada en los alrededores de la Ciudad Universitaria. Tiene una gran cantidad de accidentes topográficos, como cuevas, hondonadas y promontorios rocosos, que dan origen a una gran diversidad de microambientes. En ese espacio son abundantes las siguientes especies vegetales: *Senecio praecox*, *Eupatorium petiolare*, *Buddleia cordata* y *Echeveria gibbiflora*. El clima es templado, subhúmedo, con lluvias en verano (García, 1984).

Soberón (1998) reporta los siguientes valores de la densidad poblacional de la mariposa a través del tiempo tomados en 1983 (Gráfica 1). Estos datos los usaremos en el capítulo III para contrastar el modelo que se planteará y desarrollará en el mismo.



Gráfica 1: Variaciones del tamaño de la población de *Sandia xami*.

2 Modelo de Altesor: Modelo temporal de una Población estructurada con densodependencia.

En el capítulo I se discutieron los reportes de la literatura que señalan el efecto de la componente espacial en la dinámica de una población (Wiens, 1989; Levin, 1992). Con el propósito de construir un modelo con dicha estructura, primero se elabora el modelo independiente de la variable espacial. Aquí presentamos la construcción propuesta por Altesor (1989).

Sean $x(t)$ y $y(t)$ las densidades poblacionales del primer y segundo estadios de la población (prereproductivo y reproductivo. Odum, 1985). El modelo lineal más general en diferencias finitas es:

$$x(t+1) = a x(t) + b y(t)$$

$$y(t+1) = c x(t) + d y(t)$$

Donde a es la tasa de individuos que estando en el tiempo t en la clase x , quedan en la misma clase a la siguiente unidad de tiempo; b es el aporte de la segunda clase a la primera. Esta contribución entre t y $t+1$ se debe a la fecundidad de las hembras de la segunda clase.

Siguiendo a Altesor suponemos que la densodependencia actúa al nivel de la reproducción, por lo que el parámetro b deberá ser una función decreciente de la densidad de la población de la primera clase, esto es, $b = b(x(t))$. Elegimos a la función exponencial decreciente. En principio cualquier función podría servir, siempre y cuando fuese simple y decreciente.

El parámetro c representa la contribución de la primera a la segunda clase y d representa la tasa de los individuos que permanecen en la segunda clase después de una unidad de tiempo.

Podemos hacer que d sea igual a cero, pues la elección de la unidad de tiempo es arbitraria. El valor del coeficiente c se hace unitario mediante un cambio de escala a través de una transformación lineal como la siguiente:

$$H = \begin{bmatrix} c & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}$$

De esta manera, el modelo es:

$$x(t+1) = a x(t) + b \exp(-x(t)) y(t) \quad (1)$$

$$y(t+1) = x(t)$$

Este sistema de ecuaciones en diferencias, es equivalente a la siguiente ecuación de segundo orden, al sustituir $y(t)$ por $x(t-1)$ en (1):

$$x(t+1) = a x(t) + b \exp(-x(t)) x(t-1)$$

Si existe x^* tal que $x(t) = x(t+1) = x(t+2)$, decimos que x^* es un punto de equilibrio de periodo uno, del sistema dinámico.

Los puntos de equilibrio x^* de nuestro sistema son los que satisfacen la siguiente ecuación:

$$x = a x + b \exp(-x) x \quad (1)$$

La solución, distinta de cero, o punto de equilibrio, es:

$$x^* = \log(b / (1-a)) \quad (2)$$

De esta ecuación obtenemos el espacio de parámetros, valores de a y b , para los cuales la población logra un equilibrio estable de periodo uno.

Por ser a una tasa de supervivencia, tenemos que $0 < a < 1$, condición que, por lo demás, debemos imponer a fin de que esté definido x^* .

Por otro lado tenemos que b es positivo y mayor que $(1-a)$.

Del análisis de estabilidad del punto de equilibrio obtenemos el valor límite de b , esto es, más allá de dicho valor se pierde la estabilidad del punto de equilibrio de periodo uno.

El valor es el siguiente:

$$b = (1-a)\exp(2a/(1-a))$$

Esta frontera del equilibrio estable de periodo uno, para el modelo, se determina haciendo $\lambda = -1$ y despejando b .

λ es el valor característico de la matriz de Jacobi.

A continuación hacemos el desarrollo correspondiente:

Las derivadas parciales de las funciones que conforman el modelo temporal son:

$$\partial f / \partial x = a + b [y(-1) \exp(-x)]$$

$$\partial f / \partial y = b \exp(-x)$$

$$\partial g / \partial x = 1$$

$$\partial g / \partial y = 0$$

Por lo tanto, la matriz de Jacobi, evaluada en el punto de equilibrio, es la siguiente:

$$J = \begin{bmatrix} a + (1-a) \ln[b / (1-a)] & 1-a \\ 1 & 0 \end{bmatrix}$$

Cuyo polinomio característico es:

$$\lambda^2 - [a + (1-a) \log(b/(1-a))] \lambda - (1-a) = 0$$

Despejando λ , y haciendo $\lambda = -1$, obtenemos

$$b = (1-a)\exp(2a/(1-a))$$

Por lo tanto, el espacio de parámetros a, b , tiene como fronteras las siguientes:

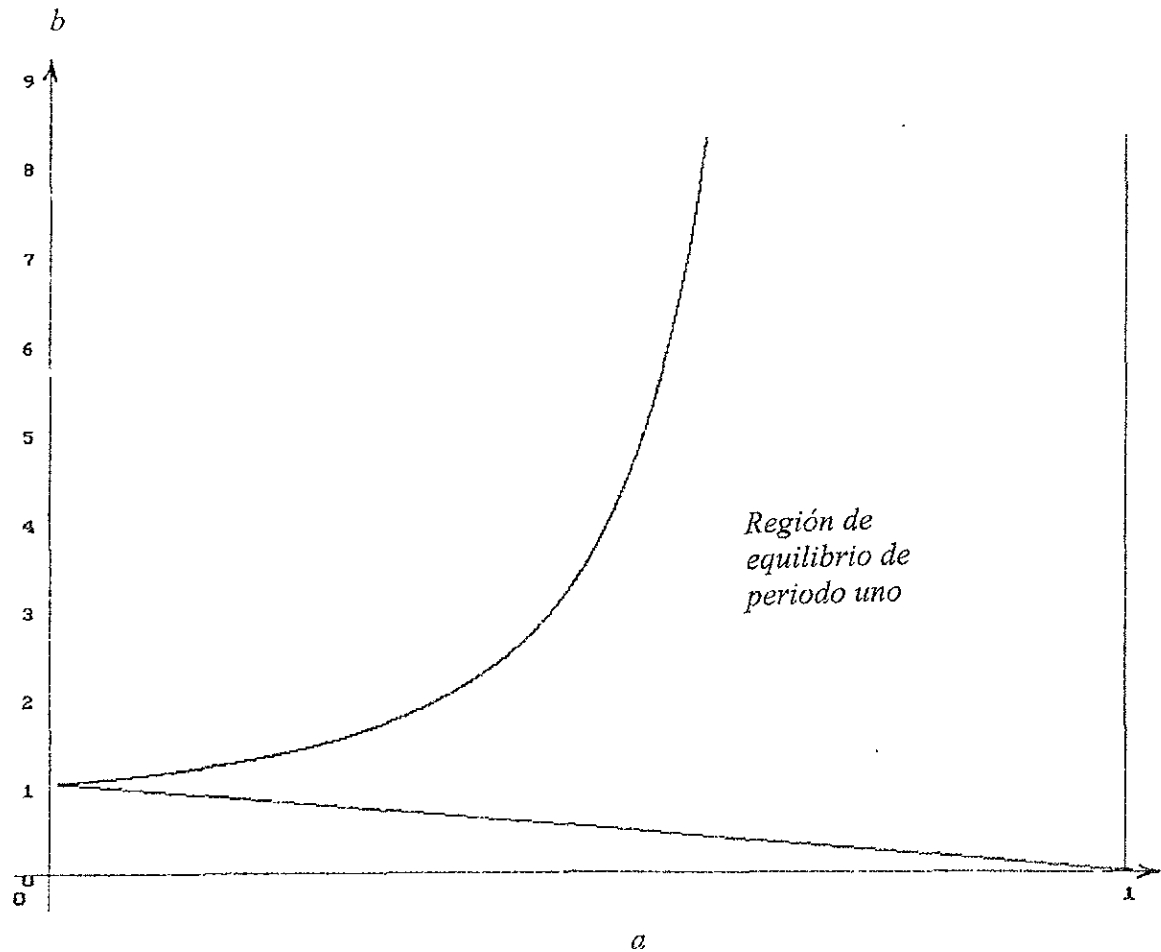
$$a > 0$$

$$a < 1$$

$$b > (1-a)$$

$$b < (1-a)\exp(2a/(1-a))$$

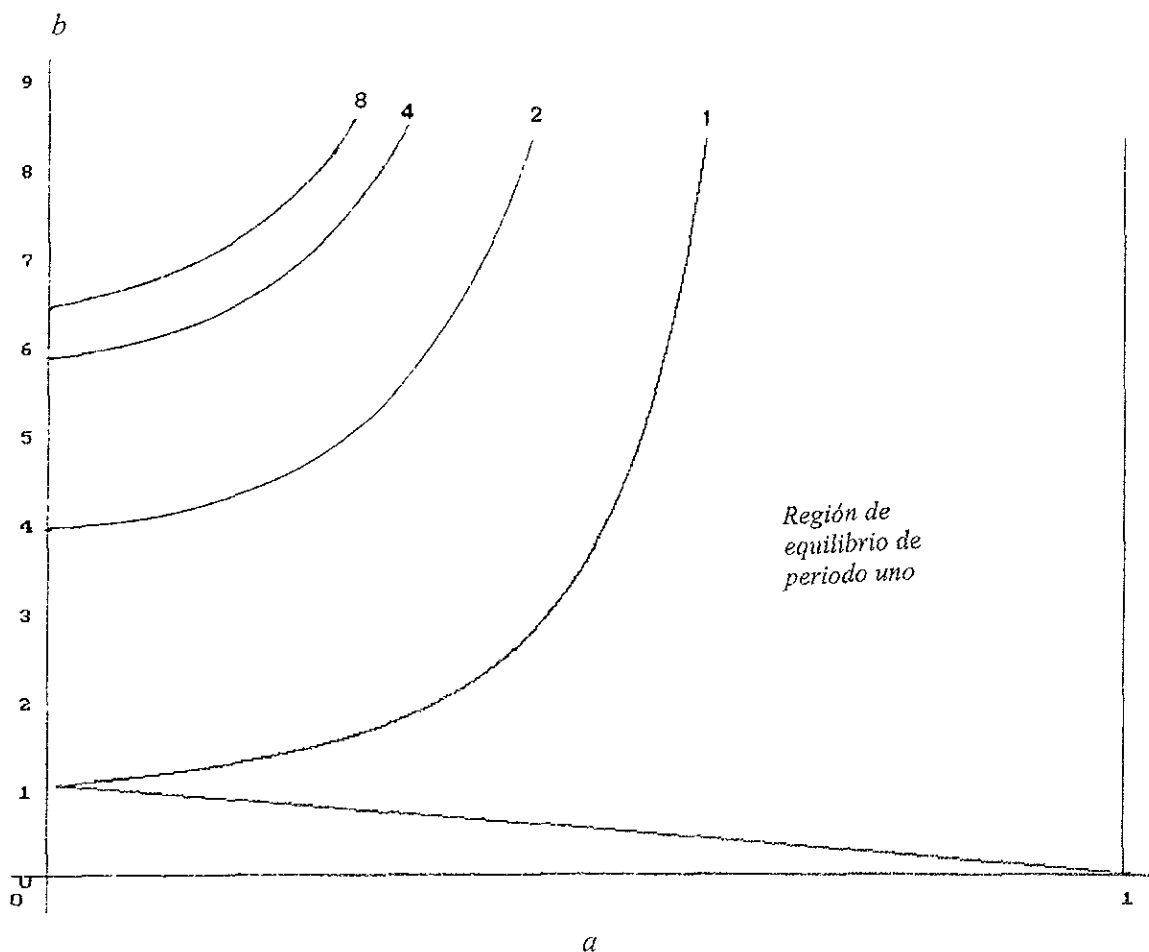
La gráfica de la región de equilibrio de periodo uno se presenta a continuación:



Gráfica 2: Espacio de parámetros: Frontera correspondiente a la región de equilibrio de periodo uno.

Mediante simulación numérica obtenemos las fronteras, en el espacio de parámetros a, b , de las regiones de equilibrio de periodos dos, cuatro y ocho.

La gráfica correspondiente es la siguiente (Cortesía de P. Miramontes):



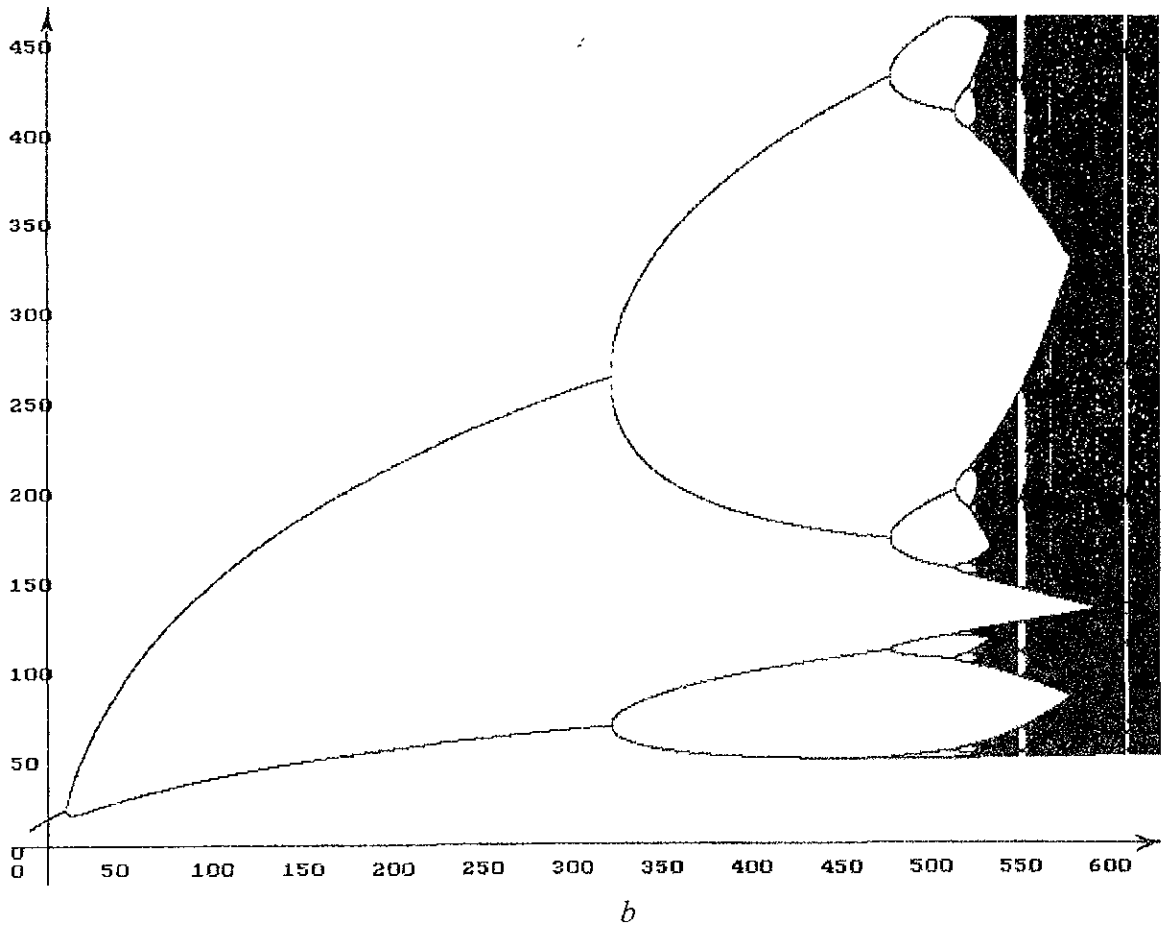
Gráfica 3: Espacio de parámetros: Fronteras correspondientes a las regiones de equilibrio de periodos uno, dos, cuatro y ocho.

El análisis de los puntos de equilibrio y de las condiciones que los permiten, muestran que este modelo tiene un comportamiento caótico por la vía de cascada de bifurcaciones; b es el parámetro de mayor importancia en la dinámica, su crecimiento permite la aparición de órbitas periódicas, a través de la duplicación del periodo.

La gráfica siguiente muestra el diagrama de bifurcaciones para un valor fijo de $a=0.25$ y b variando en el intervalo $[1,18]$.

Nota: Para facilitar la programación de la gráfica, la unidad de medida en ambos ejes es el pixel. La fórmula de transformación de coordenadas que se usó para la elaboración de la gráfica fue la siguiente:

$$X=(45*b)-35$$



Gráfica 4: Diagrama de bifurcaciones.

Cuando $b > 1.46$, aparecen dos puntos de equilibrio de periodo dos. Cuando $b = 7.69$ aparece una órbita de periodo cuatro, hasta $b = 12$, cuando aparece una órbita de periodo ocho. Al incrementar el valor de b se presenta una infinidad de puntos periódicos, el conjunto de puntos periódicos es denso, lo que indica que estamos en presencia de un régimen caótico (Sastre & Mansilla, 1988).

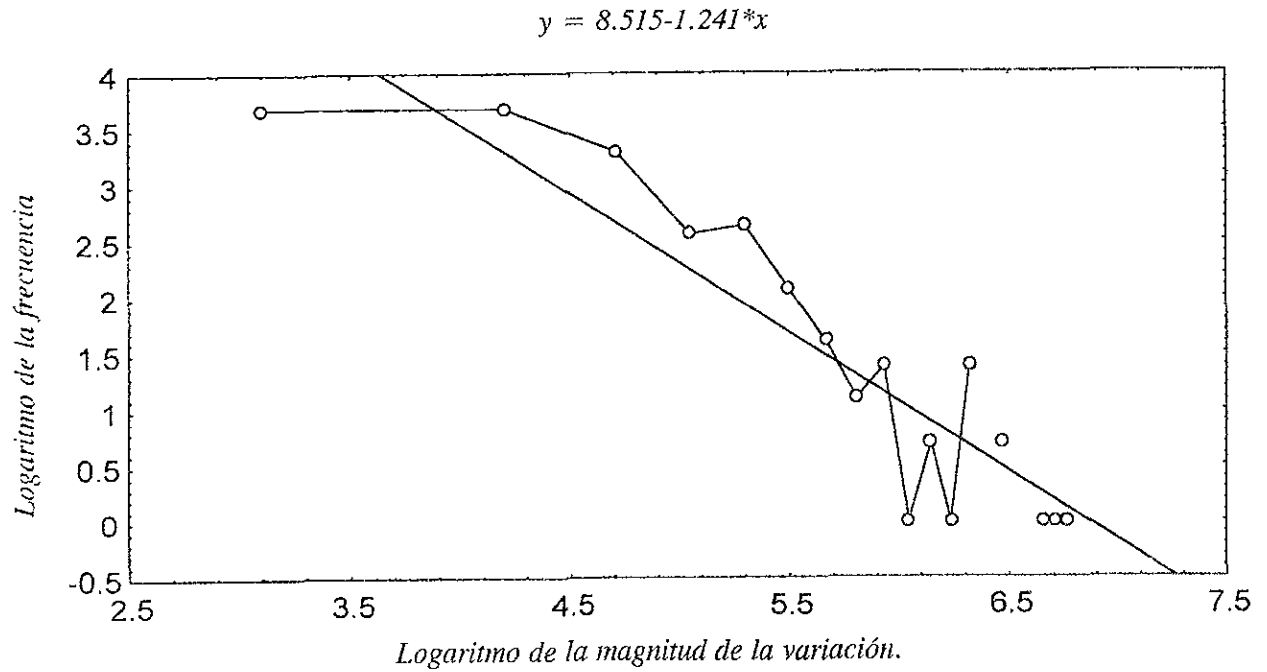
3 Contraste del modelo de Altesor

La pregunta pertinente es si este modelo reproduce, de manera adecuada, la serie de tiempo para *Sandia xami*, -datos a los cuales Altesor no tuvo acceso.

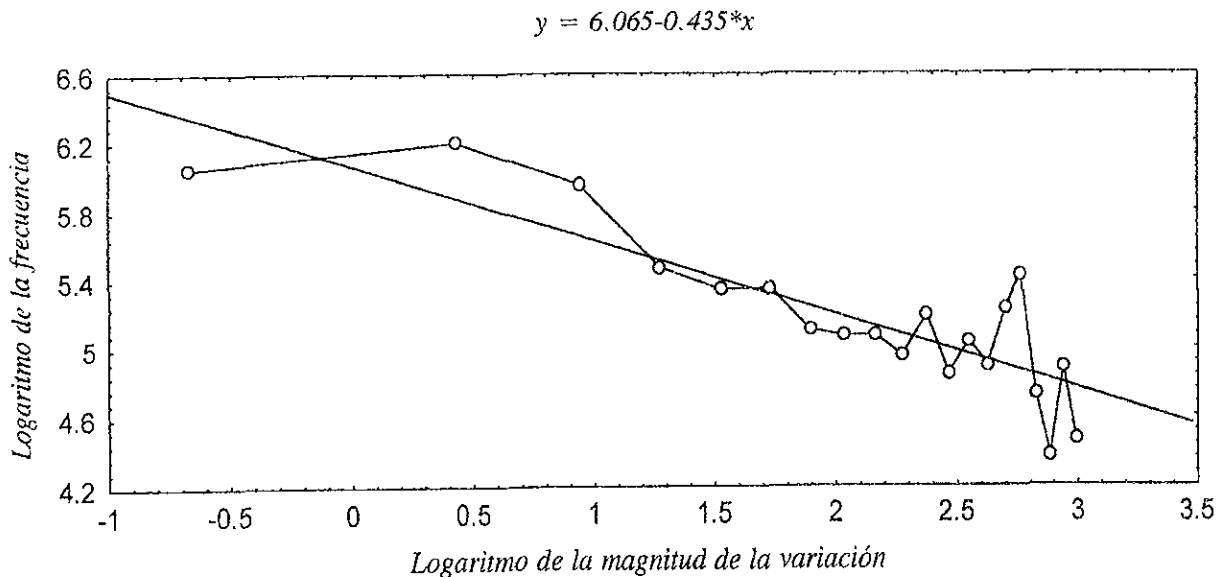
Tradicionalmente se consideraba que la serie de tiempo proveniente del modelo era adecuada si mostraba un gran parecido puntual con la obtenida en el campo, o en el laboratorio. Esta premisa es falsa en la mayoría de las condiciones, dado que sólo se mantiene si la población permanece constante o tiene un comportamiento periódico (Rohani & Miramontes, 1998); por lo tanto, utilizaremos como criterio de comparación parámetros que reflejen la dinámica intrínseca del fenómeno que se está modelando, entre éstos, los histogramas de las fluctuaciones del tamaño de la población y el espectro de potencias.

Transformamos el espectro de potencias a coordenadas logarítmicas, para contrastar, de manera más eficiente, los resultados del modelo con los datos empíricos de la mariposa *Sandia xami*, a través de la pendiente de las rectas de regresión.

Las figuras siguientes presentan las variaciones de los tamaños poblacionales, tanto para la especie, como para el modelo en su régimen caótico.



Gráfica 5: Espectro de potencias y línea de regresión para los datos de *S. xami*.



Gráfica 6: Espectro de potencias y línea de regresión para el modelo de Altesor.

La discrepancia entre ambas gráficas es evidente, se puede ver que en *Sandia xami* los parámetros, ordenada al origen y pendiente, de la recta de regresión son 8.515 y -1.241 y los del modelo temporal son 6.065 y -0.435 .

El parámetro importante es la pendiente, por lo tanto, en lo sucesivo sólo consideraremos este valor.

A la luz de estos resultados podemos concluir que el modelo es inadecuado, puesto que no reproduce el patrón de la distribución de las fluctuaciones, por lo que es necesario modificarlo o cambiarlo, de tal manera que obtengamos una recta de regresión cuya pendiente se asemeje más a la observada en el espectro de la serie natural (-1.241).

CAPÍTULO III EL MODELO CON ESTRUCTURA ESPACIAL

En este capítulo se describe el proceso de construcción del modelo espacio-temporal densodependiente y estructurado en dos estadios.

Se parte de la discrepancia de los resultados del análisis espectral de los datos de la mariposa *Sandia xami* con la simulación numérica del modelo de Altesor, reportada en el capítulo anterior. La migración se establece primero entre dos parches, por ser éste el modelo más simple; se termina con tres parches y tasas de migración variables que dependen de la diferencia, en tamaño, de las tres poblaciones.

Modelo con variable espacial

Hay varias maneras posibles de introducir la estructura espacial en un modelo; si nuestro modelo fuera continuo, podríamos utilizar, por ejemplo, un sistema de ecuaciones diferenciales de reacción-difusión.

$$\partial_x \partial_t = c_1 \text{lap}(x) + f_1(x,y)$$

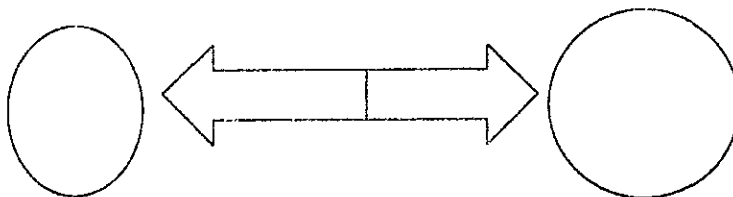
$$\partial_y \partial_t = c_2 \text{lap}(x) + f_2(x,y)$$

Sin embargo, la historia natural de la especie sugiere un modelo discreto como el propuesto por Altesor, por lo tanto, elaboraremos un modelo de parches. Para esto consideramos que la población vive en sitios bien localizados (Soberón *et al*, 1988) y suponemos que la migración se presenta entre los grupos adultos.

La simulación numérica la iniciamos considerando solamente dos parches.

La tasa de migración (m) de una generación a otra se mantuvo fija durante todo el proceso de simulación, efectuando 4000 iteraciones por corrida.

La migración se efectúa de la población adulta del parche con mayor densidad a la población adulta del parche con menor densidad.



Gráfica 1:: Migración entre dos parches

Cada parche sigue una dinámica como la citada por Altesor en régimen caótico y sólo los excedentes migran.

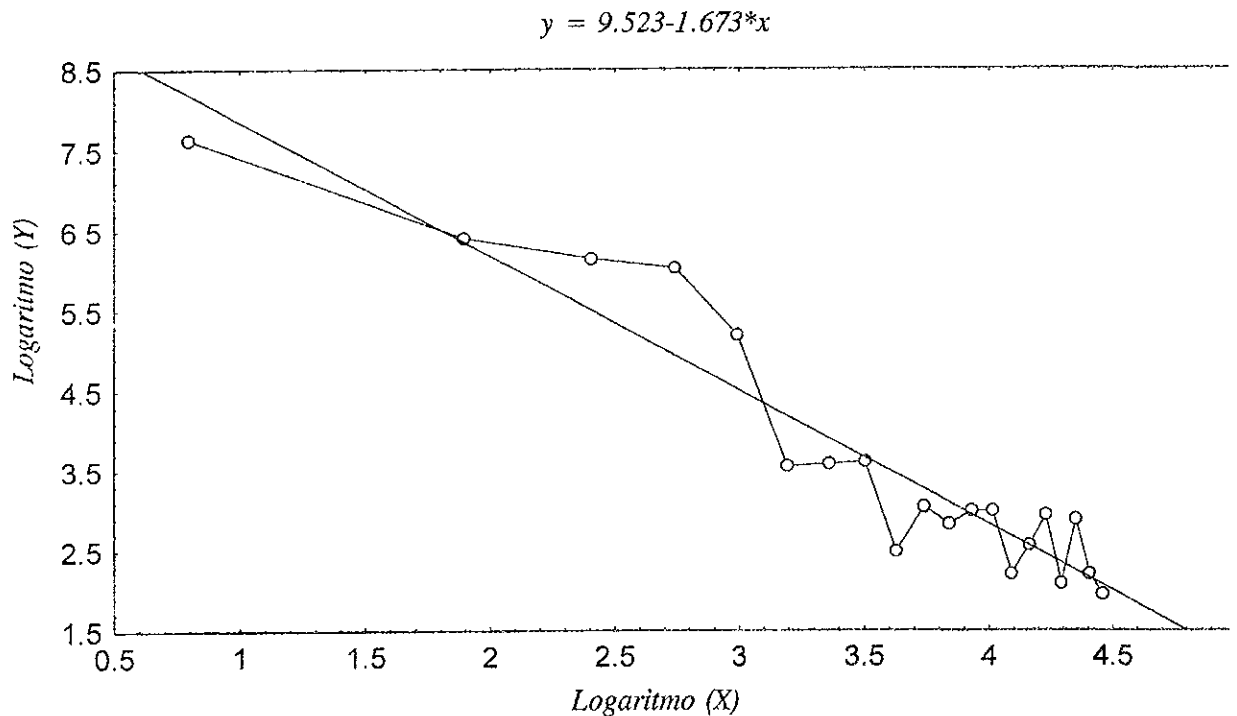
La dinámica de la migración se expresa a través de las siguientes fórmulas:

$$p_1(t+1) = p_1(t) + [p_2(t) - p_1(t)] [m]$$

$$p_2(t+1) = p_2(t) + [p_1(t) - p_2(t)] [m]$$

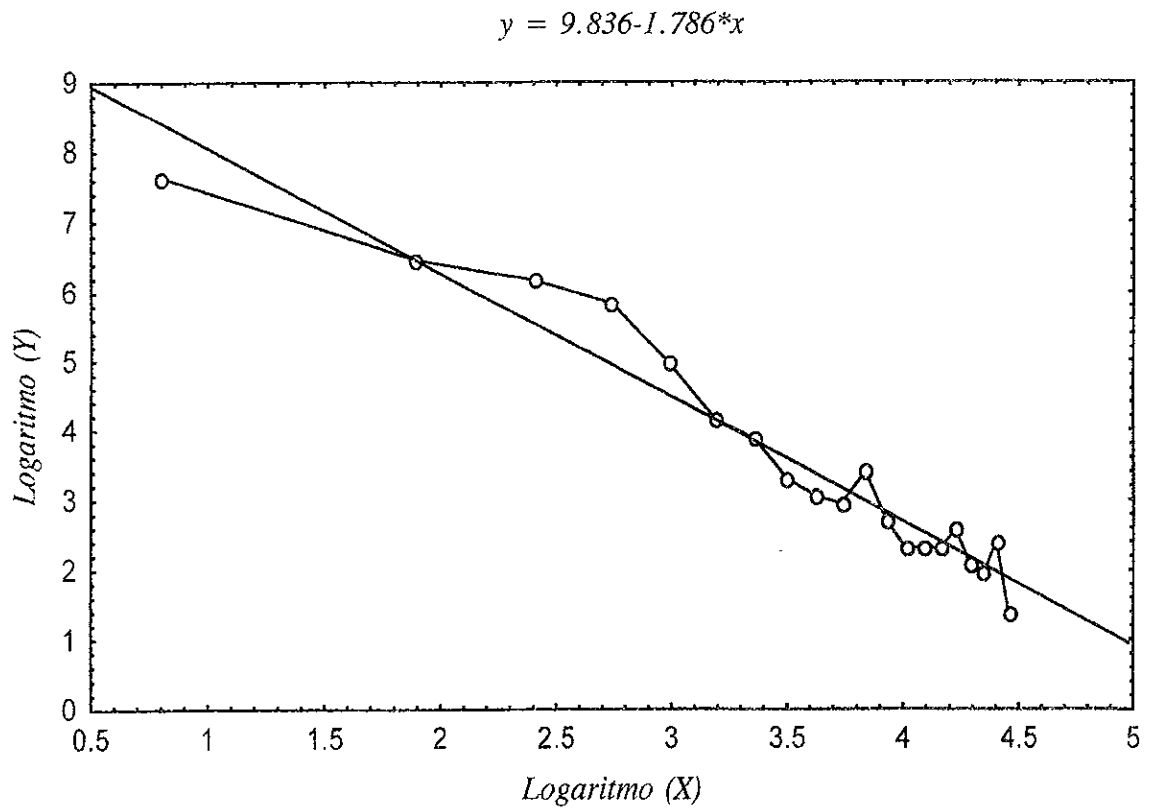
Iniciamos el proceso de simulación con una tasa de migración del 100% del excedente o diferencia de las poblaciones entre los parches. La recta ajustada que obtuvimos, de los logaritmos del tamaño de las variaciones y del número de éstas (frecuencia), tuvo por pendiente: -1.673 . (Gráfica 2)

Comparándola con la pendiente de la dinámica de *Sandia xami*, la rapidez de cambio de la ecuación de regresión del modelo resultó mayor.



Gráfica 2: Espectro de frecuencias y línea de regresión, con una tasa de migración del 100 %.

Al cambiar la tasa de migración a un 90%, la pendiente de la recta cambió de -1.673 a -1.786 , contrario a nuestra intención de obtener -1.241 ; a pesar de ello, seguimos disminuyendo la tasa de migración, obteniendo un cambio de tendencia al pasar del 60 al 50%, ya que la pendiente cambió de -2.401 a -2.377 ; al llegar 10% en la tasa de migración obtuvimos una pendiente de -0.932 ; el modelo que más se acercó al comportamiento de la mariposa, en cuanto a su pendiente, fue el que consideró una tasa de migración del 14.9%, pero la gráfica logarítmica original difería considerablemente de aquella que representa a los datos empíricos de *S. xami*.

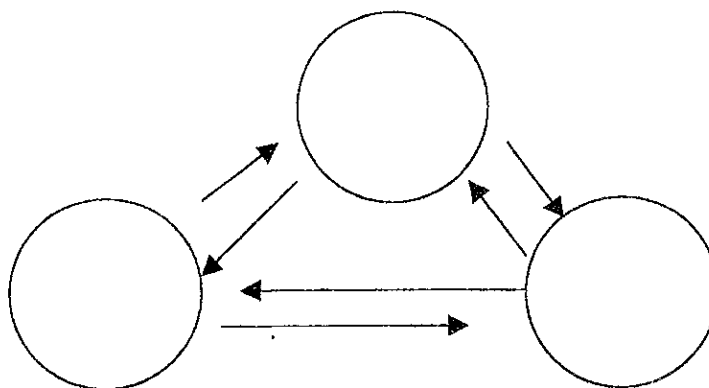


Gráfica 3: Recta de regresión. (Tasa de migración del 90%).

El análisis espectral de este modelo, con migración entre dos parches a tasas constantes, mostró lo inadecuado del mismo.

En virtud de estos resultados, consideramos una población con tres parches, entre los cuales se daba la migración con tasas constantes, y de las poblaciones mayores a las menores, de manera análoga al modelo de dos parches.

Modificamos el programa de simulación para considerar la migración entre tres parches de la población.



Gráfica 4: Migración entre tres parches

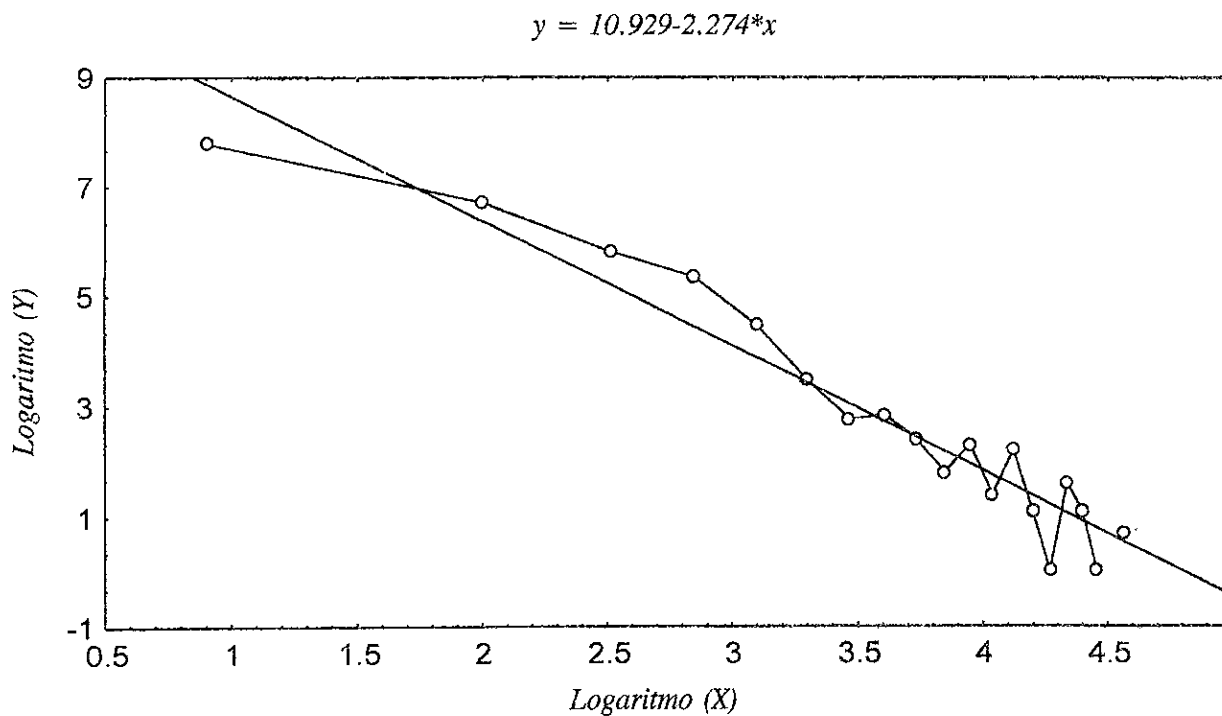
La expresión cuantitativa de cada población adulta en cada periodo de tiempo es la siguiente:

$$p_1(t+1) = p_1(t) + \{ [p_2(t) - p_1(t)] + [p_3(t) - p_1(t)] \} \{m\}$$

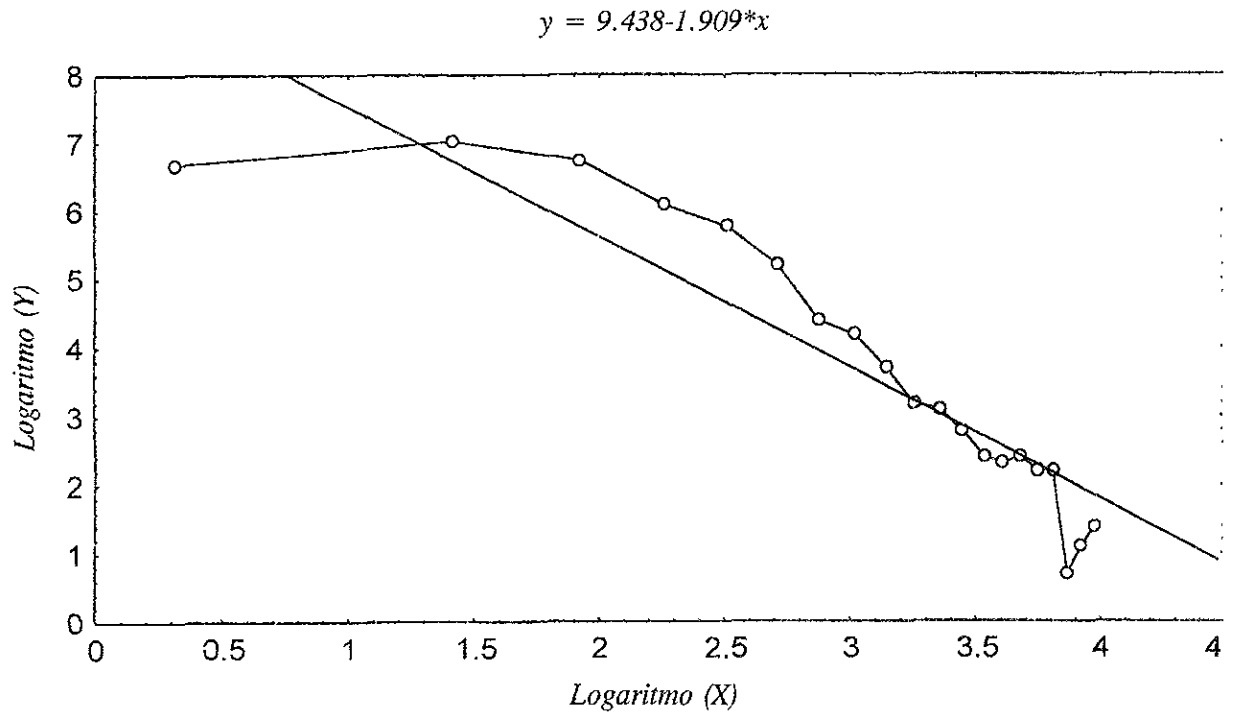
$$p_2(t+1) = p_2(t) + \{ [p_1(t) - p_2(t)] + [p_3(t) - p_2(t)] \} \{m\}$$

$$p_3(t+1) = p_3(t) + \{ [p_1(t) - p_3(t)] + [p_2(t) - p_3(t)] \} \{m\}$$

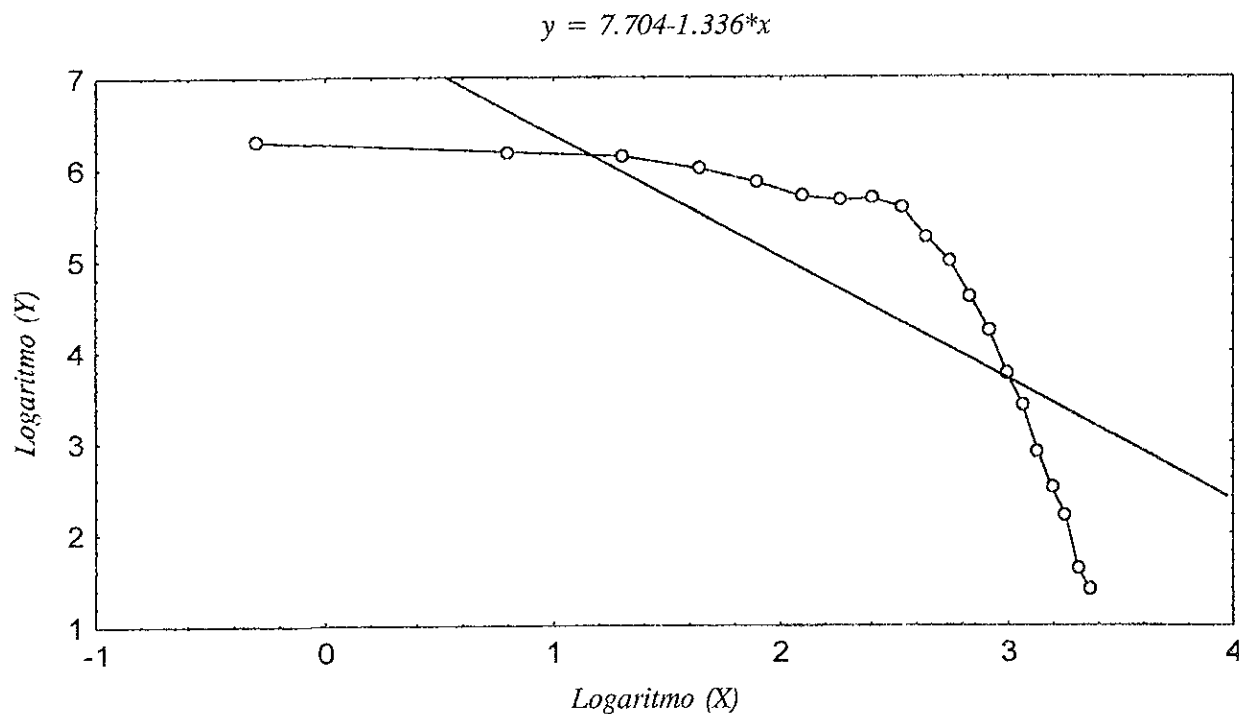
El resultado de la simulación numérica del nuevo modelo mejora, pero al pasar de una tasa del 10 al 9%, se presentó un cambio abrupto.



Gráfica 5: Espectro de frecuencias de la variación de la población, con una tasa de migración del 50% entre tres parches.



Gráfica 6: Espectro de frecuencias de la variación del tamaño de la población, con una tasa de migración del 30% entre tres parches.



Gráfica 7: Espectro de frecuencias de la variación del tamaño de la población, con una tasa de migración del 10%

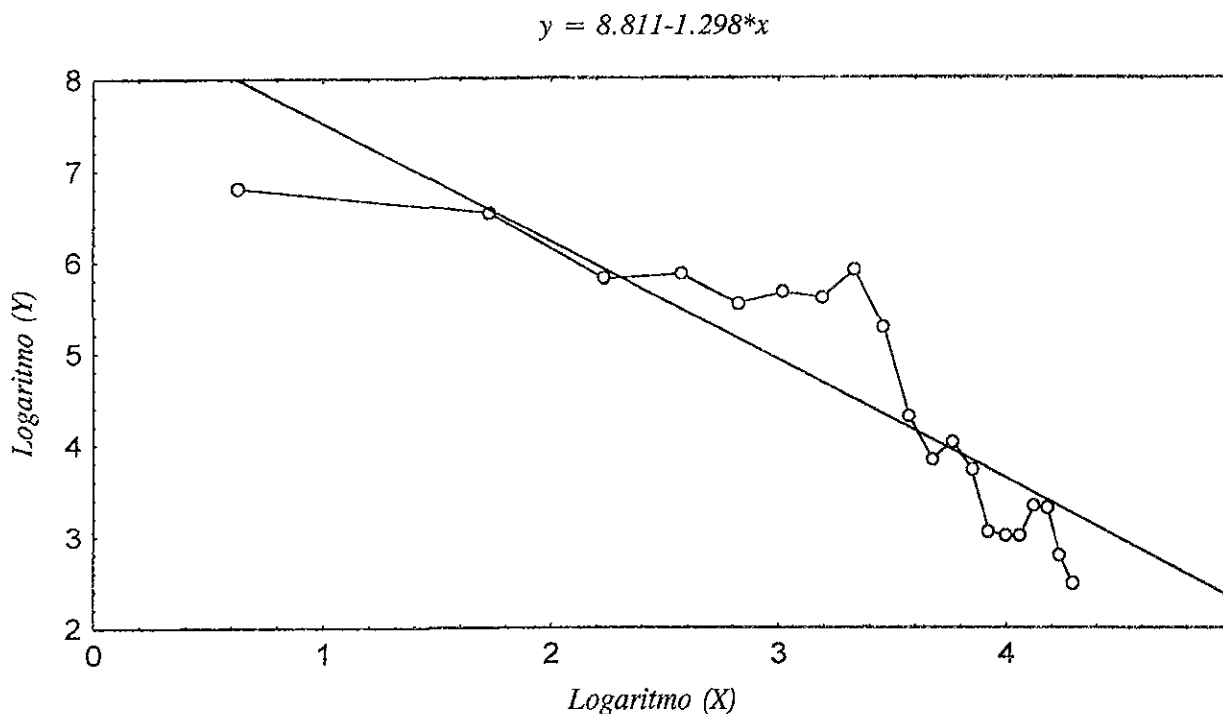
Como se observa en los resultados anteriores, las tasas constantes de migración no nos conducen a un modelo adecuado, a pesar de considerar más de dos parches.

Los cambios o quiebres repentinos en la pendiente de la recta, a pesar del cambio continuo de valor de la tasa de migración, nos hicieron pensar que la hipótesis de tasa de migración constante a través de todo el proceso no es realista; por lo tanto, el modelo debería contemplar una tasa de migración variable y que dependiera del tamaño de las poblaciones en el tiempo anterior, en virtud de que considerando tasas de migración constantes no nos conduce al comportamiento poblacional de la mariposa *Sandia xami*. Además, parecía razonable considerar que la tasa de migración, variable de un tiempo a otro, dependiera de la diferencia de la densidad poblacional entre los parches, esto es, entre mayor sea la diferencia, la tasa de migración debe ser mayor, en virtud de que la diferencia es mayor. La pregunta era entonces: ¿Qué hacer para reflejar esta situación?

La primera idea fue considerar como tasa de migración, variable, a la diferencia absoluta del tamaño de las poblaciones en el tiempo anterior; esto conducía a algunas contradicciones, como el hecho de tener tasas de migración irreales (más del 100%, por ejemplo). Para eliminar esta paradoja dividimos al valor absoluto de la diferencia del tamaño de las poblaciones, entre el valor máximo de ambas, obteniendo con ello una tasa de migración viable; es decir, un número entre el cero y el uno (0-100%). La tasa de migración considerada fue la siguiente:

$$w_1(t+1) = \text{abs}[p_1(t) - p_2(t)] / \max[p_1(t), p_2(t)]$$

La consideración de esta función, de tasas de migración variables con el modelo cuya pendiente es de -2.233 , muy alejada del -1.241 de los datos empíricos; por lo tanto, decidimos modificar esta función, w_1 , mediante alguna ponderación fija. El primer intento lo hicimos con una ponderación del 50%, que cambió la pendiente a -1.845 , continuando con este procedimiento, obtuvimos una pendiente de -1.298 , pero con una gráfica muy diferente a la de los datos empíricos:



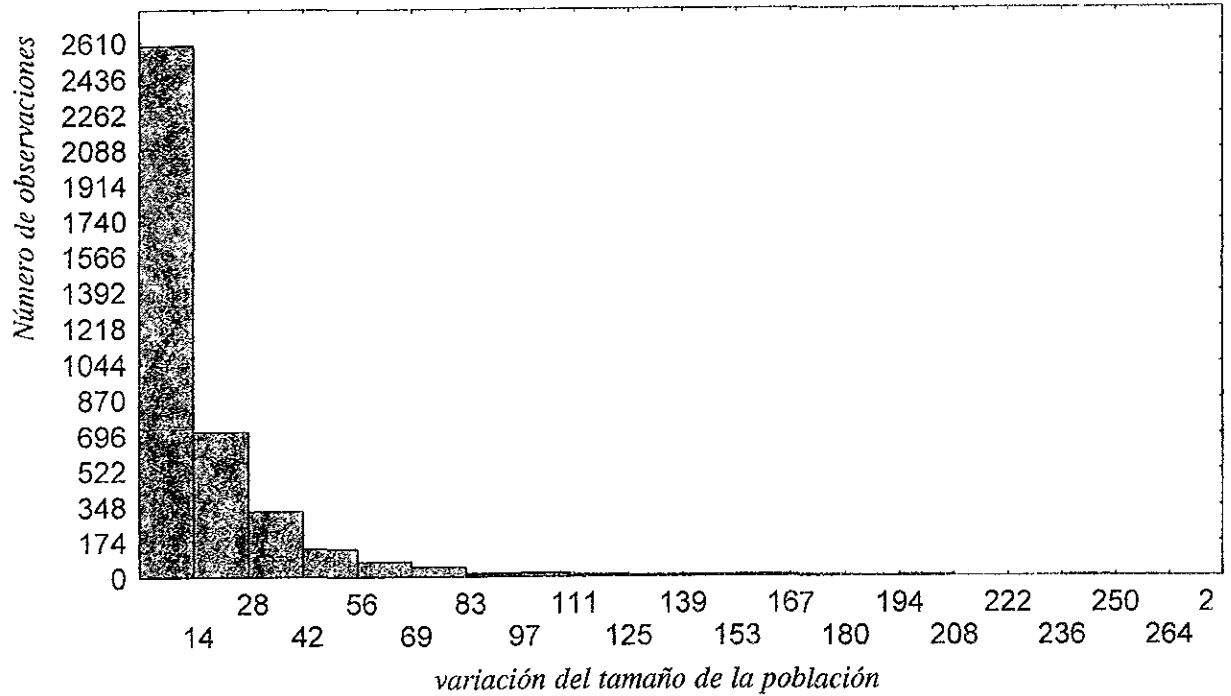
Gráfica 8: Espectro de potencias de la variación del tamaño de la población, con una tasa de migración ponderada w_1 , entre tres parches.

A continuación cambiamos la función de migración w_1 . La nueva función considerada fue:

$$w_2(t+1) = \text{abs}[(p_1(t) - p_2(t)) / [p_1(t) + p_2(t)]]$$

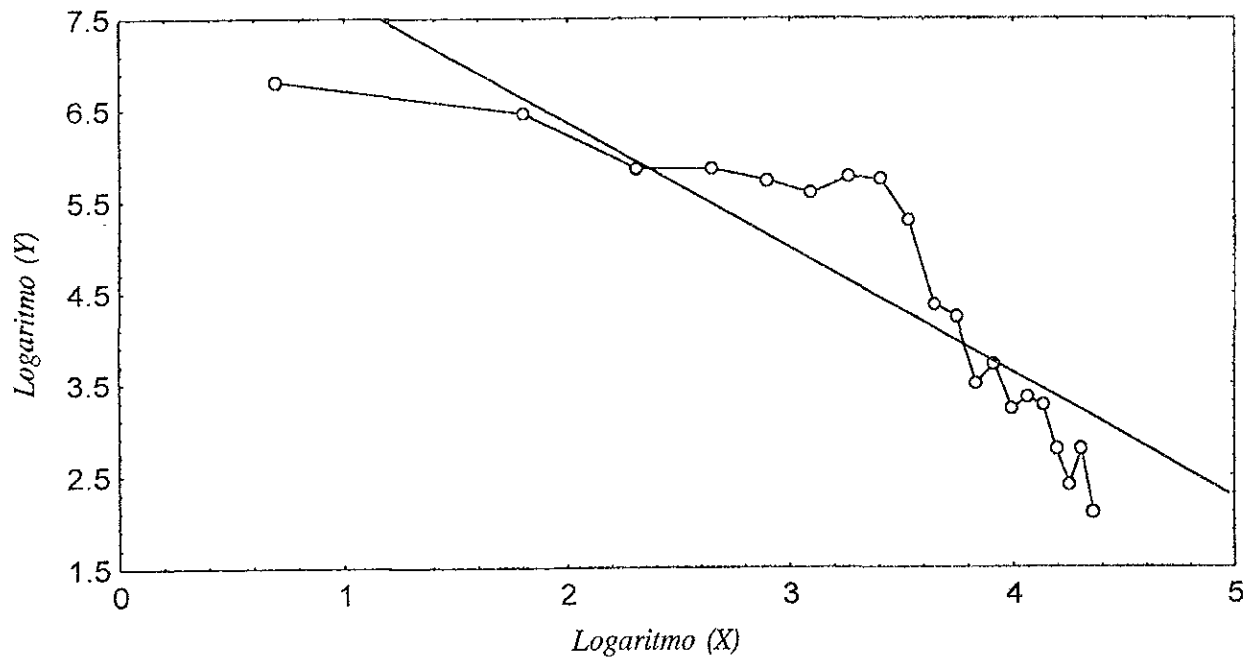
El histograma del tamaño de las variaciones se ajustaba al de los datos empíricos de *S. xami*, pero la pendiente de la recta de regresión fue de -1.862 .

Por lo tanto, ponderamos la función de migración w_2 con diversos valores. Tomando como porcentaje de ponderación al 10.5%, obtuvimos un histograma y una pendiente congruentes con los datos de la mariposa *Sandia xami*:



Gráfica 9: Histograma de las variaciones del tamaño de la población, con tasa de migración ponderada w_2 .

$$y = 9.095 - 1.368 * x$$



Gráfica 10: Espectro de potencias de la variación del tamaño de la población, con una tasa de migración ponderada w_2 , entre tres parches.

CONCLUSIONES

La síntesis, expresada en dos enunciados, de lo obtenido en el capítulo anterior sería la siguiente:

- 1.- El modelo con dos parches no reproduce el espectro de la población natural considerada (*Sandia xami*), para ninguna de las funciones de migración propuestas.
- 2.- El modelo con tres parches reproduce el espectro de la población real cuando se usa la segunda función de migración.

Como la intención de este trabajo es encontrar condiciones mínimas para explicar las fluctuaciones de la serie de tiempo de *Sandia xami*, creemos que el resultado obtenido es satisfactorio, en virtud de haber mostrado que el modelo temporal de Altesor (1989), que por si solo genera series de tiempo prácticamente blancas, se estabiliza mediante la introducción de una estructura espacial, obteniendo un espectro análogo al de una población natural.

El modelo desarrollado en la tesis muestra, mediante técnicas de análisis espectral, que la migración entre parches, expresada ésta a través de diversas funciones puede estabilizar a la población, haciendo que la magnitud de las variaciones del tamaño de las poblaciones disminuya. En otras palabras, la introducción de la variable espacial, a través de la migración entre parches, modifica el comportamiento dinámico del modelo, cambiando el color de su espectro del blanco al rosado. En conclusión, el modelo de Altesor, modificado con una función de migración entre tres parches, se puede estabilizar y ajustar a la dinámica de una población natural; en este caso, a la población de *Sandia xami* del Pedregal de San Angel

Este resultado se puede inscribir como un argumento en el debate acerca de si las fluctuaciones irregulares en el tamaño de las poblaciones naturales obedecen a causas exógenas, como variaciones estocásticas en el nicho, o bien a dinámicas internas propias de la especie. Lo más probable es que la respuesta definitiva contenga elementos de ambos puntos de vista, pero nuestro modelo sugiere elementos teóricos que le conceden peso al argumento de que puede ser más importante la dinámica intrínseca de la población, ya que fue a través de la migración que se modificó la dinámica del modelo. Este resultado concuerda con los obtenidos por Miramontes y Rohani (1998). Al analizar tres series de tiempo de poblaciones de laboratorio, ellos encontraron que en su espectro de potencias, a pesar de no ser poblaciones naturales, predominan las frecuencias bajas. De lo anterior se concluye que el espectro rojo se encuentra tanto en poblaciones de laboratorio (Miramontes y Rohani, 1998; Nicholson, 1957; Utida, 1957) como en poblaciones naturales, en particular, en la población natural de *Sandia xami*.

Esta tesis abre también la posibilidad de nuevas líneas de investigación para el futuro. Si tenemos un modelo mínimo que reproduce el espectro de la mariposa, éste puede servir de

base para la elaboración de un modelo más sofisticado que aporte elementos cuantitativos, además de los cualitativos que hemos obtenido.

Una propuesta en este sentido sería la incorporación explícita del tamaño del parche a partir de fotografías aéreas del Pedregal de San Ángel, para diseñar un modelo con capacidad de carga del medio diferenciada localmente.

Otra posibilidad sería la incorporación de valores específicos de parámetros demográficos, conocidos o propuestos, de *S. Xami*. Es conveniente recordar que en el modelo hemos utilizado parámetros que hacen que la dinámica local sea caótica. Este supuesto es muy fuerte, aunque la existencia de atractores caóticos sea genérica sobre el rango de los parámetros (el número de ventanas caóticas es infinita), bien podría suceder que las dinámicas locales sean periódicas y que entonces la dinámica global fuese la superposición de ellas y que el régimen caótico global se alcanzase por la ruta de la cuasiperiodicidad (Rohani y Miramontes, 1995). Aunque en este momento no tenemos elementos que sustenten esta posibilidad (recuérdese que la serie de tiempo con la que hemos trabajado, corresponde a la medición temporal de la densidad en un solo parche y esta no se ve periódica), la obtención de los parámetros demográficos reales de la población nos permitiría descartar formalmente esta situación.

Por último quisiéramos invitar a los posibles lectores de este trabajo a contribuir con sus críticas y comentarios. La Biología Teórica es una disciplina joven que requiere de la contribución de muchas mentes abiertas a lo nuevo para afirmar sus incipientes pasos.

BIBLIOGRAFÍA.

- Abul-Fatih H.A.; Bazzaz, F.A.; Hunt, R. (1979). The biology of *Ambrosia trifida* L. Growth and biomass allocation. *New Phytol* 83: 829-838.
- Ackerly, D.D. ; M. Jasienski. (1990). Size-dependent variation of gender in high density stands of the monoecious annual, *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Oecologia*, 82: 474-477.
- Adler, F.R. (1993). Migration alone can produce persistence of host-parasitoid models. *Am. Nat.* 141: 642-650.
- Allee, W. C. (1951) *The social life of animals*, Beacon Press. Boston.
- Allee, W. C.; Emerson A.E.; Park, O.; Park, T.; Schmidt, K.P. (1949). *Principles of animal ecology*. W. B. Saunders Company. Philadelphia.
- Allen, J.C. (1975). Mathematical models of species interactions in time and space . *Am. Nat.* 109: 319-342.
- Allen, J.C.; Schaffer, W.M.; Rosko, D. (1993). Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise. *Nature* 364: 229-232.
- Allison, T.D. (1990). Pollen production and plant density affect pollination and seed production in *Yaxux canadensis*. *Ecology* 71: 516-522.
- Altesor, A.I. (1989). Un modelo con densodependencia para poblaciones estructuradas. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Alvarez, S.F.; Carabias, J.; Meave, J.; Moreno, P.; Nava, d.; Rodríguez, F.; Tovar, C.; Valiente, A. (1982). Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Ángel. Fac. de Ciencias UNAM.
- Andow, D.A. (1991). Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology*, 36: 561-586
- Ariño, A. S.; L. Pimm (1995). On the nature of population extremes. *Evol. Ecol.* 9: 429-443.
- Bak, P.; Tang C. (1989). Earthquakes as self-organized critical phenomenon. *J. Geophys. Res.* 94: 15635-15637.
- Bak, P.; Tang C.; Wiesenfeld, K. (1988). Self-organized criticality. *Phys. Rev.* A38: 364-374.
- Bascompte, J.; R. Solé. (1994). Spatially induced bifurcations in single-species population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 63: 256-264.
- Bascompte, J.; R. Solé. (1995). Rethinking complexity: modelling spatiotemporal dynamics in Ecology. *TREE* 10: 361-366.

- Bascompte, J.; R. Solé. (1996). Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology*, 65: 465-473.
- Bazzaz, F.A.; D.D. Ackerly; F.I. Woodward; L. Rochefort. CO₂ enrichment and dependence of reproduction on density in an annual plant and simulation of its population dynamics. *Journal of Ecology*, 80: 643-651.
- Benrey, B. (1986). Patrones de parasitismo por *Trichogramma pretiosum* (Hymenóptera). Efectos sobre la dinámica poblacional de la mariposa *Sandia xami*. Tesis de maestría. Fac. de Ciencias UNAM.
- Blackburn, T.M.; Gaston, K.J. (1996). Abundance-body size relationships: the area you census tells you more. *Oikos*, 75: 303-309.
- Blarer, A.; Doebeli, M. (1996). In the red zone. *Nature* 380: 589-590.
- Cantrell, R. S.; C. Cosner (1994). Insular Biogeographic Theory and Diffusion Models in Population Dynamics. *Theoretical Population Ecology* 45: 177-202.
- Caswell, H.; J.E. Cohen (1995). Red, White and Blue: Environmental Variance Spectra and Coexistence in Metapopulations. *J. Theor. Biol.* 176: 301-316.
- Cohen, J.E. (1995). Unexpected dominance of high frequencies in chaotic nonlinear population models. *Nature* 378: 610-612.
- Comins, H. N.; M.P. Hassell; R. M. May (1992). The spatial dynamics of host-parasitoid systems. *JAE* 61: 735-748.
- Cordero M. C. R. (1986). Defensa territorial en la mariposa *Sandia xami*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM. México.
- Cordero, A. (1992). Density-dependent mating success and colour polymorphism in females of the damselfly *ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Journal of Animal Ecology* 61: 769-780.
- Courtney, S.P. (1981). Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous food plants. *Anthocharis cardamines* (Lepid.) survival, development and oviposition on different food plants. *Oecologia* 51: 91-96.
- Courtney, S.P.; S. Courtney (1982). The edge effect in butterfly oviposition: Causality in *Anthocharis cardamines* and related species. *Ecol. Entomol.* 7: 131-137.
- Crisanti, A.; Jensen, M.H.; Vulpiani, A.; Paladin, G. (1992). Strongly intermittent chaos and scaling in an earthquake model. *Phys. Rev.* A46, R7363 R736.
- Crombie, A.C. (1945). On competition between different species of graminivorous insects. *Proc. R. Soc. Lond. B* 132: 362-395.
- Crutchfield, J.P.; Kaneko, K. (1987). Phenomenology of spatio-temporal chaos. *Directions in Chaos* (Bai-Lin, H. de), pp 273-353. Singapore: World Scientific Publishing.

- Chew, F.S.; R.K. Robbins (1984). Egg-laying in butterflies. En *The Biology of Butterflies*. R. Vane-Wright; P. Ackery; P. Devries. Academic Press, London. Pp 65-79.
- David, W.A.L.; B.O.C. Gardiner (1962). Oviposition and hatching of eggs. *Bull. Ent. Res.* 53: 91-109.
- Dempster, J.P. (1983). The natural control of populations of butterflies and moths. *Biol. Rev.* 58: 461-481.
- De Roos, A.M.; McCauley, E.; Wilson, W.G. (1991). Mobility versus density-limited predator-prey dynamics on different spatial scales. *Proc. Roy. Soc. B* 246: 117-122.
- Diggle, P. J. (1996). *Time series: a biostatistical introduction*. Oxford University Press,
- Dixon, A.F.G. (1974). Effect of population density and food quality on autumnal reproductive activity in the sycamore aphid, *Drepanosiphum platanoides* (Schr). *Journal of Animal Ecology* 297-304.
- Dutta, P.; Horn, P.M. (1981). Low-frequency fluctuations in solids: 1/f noise. *Rev. Modern Phys.* 53: 497-516.
- Feinsinger, P.; Murray K.G.; Kinsman S.; Busby W.H. (1986). Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology* 67: 449-464
- Feinsinger, P.; Tiebout, H.M. III; Young, B.E. (1991) Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology* 72: 1953-1963.
- Frieden, B.R.; Hughes, R.J. (1994). Spectral 1/f noise derived from extremized physical information. *Phy. Rev. E* 49: 2644-2649.
- García, E. (1964). *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Instituto de Geografía. UNAM.
- Gaston, K.J. (1994). *Rarity*. Chapman and Hall. London.
- Gilbert, E.L.; M.C. Singer (1975). *Butterfly Ecology*. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 365-397.
- Ginzburg, L.R. (1992). Evolutionary consequences of Basic Growth Equations. *TREE* vol7, Nº 4, pp133.
- Godfray, H.C.J.; B.T. Grenfell (1993). The Continuing Quest for Chaos. *TREE* vol 8, Nº 2, 43-44.
- Grieger, B. (1992). Quaternary climatic fluctuations as a consequence of self-organized criticality. *Physica A* 191: 51-56.
- Gurney, W.S.C.; S.P. Blythe; R.M. Nisbet (1980). Nicholson's blowflies revisited. *Nature* 287: 17-21.
- Gutierrez, A.P. (1996). *Applied Population Ecology: A Supply-Demand Approach*. John Willy & Sons, Inc. New York.

- Gyorffy, G.; Y. Karsai (1991). Estimation of spatio-temporal rearrangement in a patchy habitat and its application to some auchenorrhyncha populations. *Journal of Animal Ecology* 60: 843-855.
- Halley, J.M. (1996). Ecology, evolution and 1/f noise. *TREE* 11: 33-37.
- Handel, P.H.; Chung, A.L. (1993). Noise in physical systems and 1/f fluctuations. AIP Conference Proceedings 285, American Institute of Physics.
- Hanski, I. (1991). Single-species metapopulation dynamics –concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 17-38.
- Hanski, I.; Hansson, L.; Henttonen, H. (1991). Specialist predators, generalist predators and the microtine rodent cycle. *Journal of Animal Ecology* 60: 353-367.
- Hanski, I.; Zhang, D.Y. (1993). Migration, metapopulation dynamics and fugitive coexistence. *J. Theor. Biol.* 163: 491-504.
- Hastings, A. (1991). Structured models of metapopulation dynamics. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 57-71.
- Hastings, A. (1992). Age dependent dispersal is not a simple process: density dependence, stability, and chaos. *Theor. Pop. Biol.* 41: 388-400.
- Hastings, A. (1993). Complex interactions between dispersal and dynamics: Lessons from coupled logistic equations. *Ecology* 74(5): 1362-1372.
- Hassell, M.P. (1975). Density-dependence in single-species populations. *Journal of Animal Ecology* 44: 283-295.
- Hassell, M.P. (1981). Arthropod predator-prey systems. En *Theoretical Ecology*. R.M. May (ed.). Blackwell.
- Hassell, M.P.; Comins, H.N.; May, R.M. (1991). Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature* 353: 255-258.
- Hassell, M.P.; J.H. Lawton; R.M. May (1976). Patterns of dynamical behaviour in single-species populations. *Journal of Animal Ecology* 45: 471-486.
- Hassell, M.P.; R.M. May (1985). From individual behaviour to population dynamics. En *Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour*. R.M. Sibly, R.H. Smith (eds) Blackwell.
- Hassell, M.P.; O. Miramontes; P. Rohani; R.M. May (1995). Appropriate formulations for dispersal in spatially structured models: comments on Bascompte & Sole. *Journal of Animal Ecology* 64: 662-664.
- Hassell, M.P.; T.R. Southwood (1978). Foraging Strategies of Insects. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 75-98.

- Hassell, M.P.; T.R.E. Southwood; P.M. Reader (1987). The Dynamics of the Viburnum Whitefly (*Aleurotrachelus jelinekii*): A case study of population regulation. *Journal of Animal Ecology* 56: 283-300.
- Heinrich, B. (1974). Thermoregulation in endothermic insects. *Science* 185: 747-756.
- Heithaus E.R.; Stashko, E; Anderson, P.K. (1982). Cumulative effect of plant-animal interactions on seed production by *Bauhinia unguolata*, a neotropical legume. *Ecology* 63: 1294-1302.
- Holmes, E.E.; M:A: Lewis; J:E: Banks; R:R: Veit (1994). Partial Differential Equations in Ecology; Spatial interactions and population dynamics. *Ecology* 75(1): 17-29.
- Hooge, F.N. (1994). 1/f noise sources. *IEEE Trans. Elec. Dev.* 41: 1926-1935.
- House, S.M. (1992). Population density and fruit set in three dioecious tree species in Australian tropical rain forest. *Journal of Ecology* 80: 57-69.
- Huffaker, C.B. (1958). Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27: 343-383.
- Jiménez C. G. (1987). Reproducción, mantenimiento y cultivo en laboratorio de *Sandia xami* (Lepidoptera: Lycaenidae). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM. México.
- Kaitala, V.; J. Ylikarjula; E. Ranta; P. Lundberg (1997). Population Dynamics and the Colour of Environmental Noise. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 264: 943-948.
- Kaneko, K. (1989). Spatiotemporal chaos in one-dimensional and 2-dimensional coupled map lattices. *Physica D* 37: 60-82.
- Kaplan, D.; L. Glass. (1995). *Understanding Nonlinear Dynamics*. Springer Verlag. New York.
- Kareiva, P. (1983). Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems* (eds. R.F. Denno and M.S. McClure) Academic Press Inc. New York
- Kareiva, P. (1986). Patchiness, dispersal and species interactions: consequences for communities of herbivorous insects. Pp 192-206 en J.Diamond y T.J. Case (eds) *Community Ecology*. Harper & Row. New York.
- Keitt, T.H.; Marquet P.A. (1996). The introduced Hawaiian avifauna reconsidered: evidence for self-organized criticality? *J. Theor. Biol.* 182: 161-167.
- Kline, M. (1967). *Mathematics for the Nonmathematician*. Dover Publications Inc. New York.

- Kunin, W.E. (1991). Few and far between: plant population density and its effects on insect-plant interactions. Ph. D. Thesis. University of Washington.
- Kunin, W.E. (1992). Density and reproductive success in wild populations of *Diplotaxis erucoides* (Brassicaceae). *Oecologia* 91: 129-133.
- Kunin, W.E.(1993). Sex and the single mustard: population density and pollinator behavior effects on seed set. *Ecology* 74: 2145-2160.
- Kunin, W.E.(1997). Population biology and rarity on the complexity of density-dependence in insect-plant interactions. *The Biology of Rarity: Causes and Consequences of Rare-Common Differences*. (eds. W.E. Kunin and K.J. Gaston) Chapman & Hall. London
- Kunin, W.E. (1997). Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225-234.
- Kunin, W.E.; Iwasa, Y.(1996). Pollinator foraging strategies in mixed floral arrays: density effects and floral constancy. *Theor. Pop. Biol.*, 49: 232-263.
- Lack, D. (1954). *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press. New York.
- Levin, S.A. (1974). Dispersion and population interactions. *Am. Nat.* 108: 207-225.
- Lewontin, R.C.; Levins, R. (1989). On the characterization of density and resource availability. *Am. Nat.* 134: 513-524.
- Lloyd, M. (1968). Self regulation of adult numbers by cannibalism in two laboratory strains of flour beetles (*Tribolium castaneum*). *Ecology* 49: 245-259.
- Maron, J.; S. Harrison (1997). Spatial Pattern Formation in an Insect Host-Parasitoid System. *Science* 278: 1619-1621.
- May, R.M. (1974). Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science* 186: 645-647.
- May, R. M. (1976). Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261: 459-467.
- May, R. (1979). Insect thermoregulation. *A. Rev. Ent.* 24: 313-349.
- May, R. M. (1981). *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Blackwell Scientific Publications. Boston, Ma.
- May, R. M. (1989). Detecting density dependence in imaginary worlds. *Nature* 338: 16-17.
- May, R.M.; G.F. Oster (1976). Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *Am. Nat.* 110: 573-579.
- Maynard-Smith, J. (1988). *Models in Ecology*. Cambridge University Press. Cambridge.

- Miller, S.L.; Miller, W.M.; McWhorter, P.J. (1993). Extremal dynamics: a unifying physical explanation of fractals, $1/f$ noise and activated processes. *J. Appl. Phys.* 73: 2617-2628.
- Milotti, E. (1995). Linear Processes that produce $1/f$ or flicker noise. *Physical Review* 51: 3087-3103.
- Milotti, E. (1996). El ruido $1/f$. *Investigación y Ciencia*. Dic. 1995, 66-71.
- Miramontes, O.; P. Rohani (1998). Intrinsically generated coloured noise in laboratory insect populations. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266, 785-792.
- Moffat, A. S. *Theoretical Ecology: Winning its Spurs in the Real World*. *Science* 263: 1090-1092.
- Molofsky, J. (1994). Population dynamics and pattern formation in theoretical populations. *Ecology* 75(1): 30-39.
- Morris, R.F. (1959). Single-factor analysis in population dynamics. *Ecology* 40: 580-588.
- Morris, W.F. (1990). Problems in detecting chaotic behavior in natural populations by fitting simple discrete models. *Ecology* 71: 1849-1862.
- Morris, W.F. (1993). Predicting the consequences of plant spacing and biased movement for pollen dispersal by honey bees. *Ecology* 74: 493-500.
- Mountford, M.D. (1988). Population regulation, density dependence, and heterogeneity. *Journal of Animal Ecology* 57: 845-858.
- Murdoch, W. W. (1994). Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75(2): 271-287.
- Nachman, G. (1987). Systems analysis of acarine predator-prey interactions. The role of spatial processes in system stability. *Journal of Animal Ecology* 56: 267-281.
- Neubert, M.A.; Kot, M.; Lewis, M.A. (1995). Dispersal and pattern formation in a discrete-time predator-prey model. *Theor. Pop. Biol.* 48: 7-43.
- Nicholson, A.J. (1933). The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 2: 132-178.
- Nicholson, A.J. (1957). *The self-adjustment of populations to change*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22: 153-173.
- Nisbet, R.M. & Gurney, W.S.C. (1982). *Modelling Fluctuating Populations*. Jhon Wiley & Sons. New York
- Odum, E.P. (1985). *Fundamentos de Ecología*. Nueva Editorial Interamericana. México.
- Okubo, A. (1980). *Diffusion and ecological problems: mathematical models*. Springer-

Verlag, Berlin, Alemania.

Owen, D.F. (1970). Inheritance of sex-ratio in the butterfly *Acarea encedon*. *Nature* 225: 662-663.

Paczuski, M.; Boettcher, S. (1996). Universality in sandpiles, interface depinning, and earthquake models. *Phy. Rev. Lett.* 77: 111.

Park, T. (1948). Experimental studies of interespecific competition. *Ecol. Monogr.* 18: 265-308.

Parlange P. (1991). Ciclo de vida de *Sandia xami* (Lepidóptera: Lycanidae), su biología y notas acerca de su cultivo en laboratorio. Tesis. Facultad de Ciencias UNAM. México.

Pascual, M. (1993). Diffusion-induced-chaos in a spatial predator-prey system. *Proc. Roy. Soc. B*251: 1-7.

Pearl, R.; Reed, L.J. (1920). On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 6: 275-288

Pimm, S. L.; A. Redfearn (1988). The variability of population densities. *Nature.* 334, 613-614.

Platt, W.J.; Hill, G.R.; Clark, S. (1974). Seed production in a prairie legume (*Astragalus canadensis* L.): interactions between pollination, predispersal seed predation, and plant density. *Oecologia* 17: 55-63

Rabinovich, J.E. (1969). El análisis de sistemas en Ecología. en *La ciencia en Venezuela*, citado por Arturo Gómez Pompa en "Antología Ecológica". UNAM. México 1976.

Rausher, M.D.; D.A. Mackay; M.C. Singer (1981). Pre -and post- alighting host discrimination by *Euphidras editha* butterflies: the behavioral mechanisms causing clumped distributions of egg clusters. *Anim. Behav.* 29: 1220-1228.

Reeve, J.D. (1988). Environmental variability, migration, and persistence in host-parasitoid systems. *Am. Nat.* 132: 810-836.

Reeve, J.D. (1990). Stability, variability, and persistence in host-parasitoid systems. *Ecology* 71: 422-426.

Rhodes, C. J.; R. M. Anderson (1996). Power laws governing epidemics in isolated populations. *Nature* 381: 600-602.

Ripa, J.; P. Lundberg (1996). Noise colour and the risk of population extinctions. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 263: 1751-1753.

Rodríguez, D.J. (1988). Models of Growth with Density Regulation in More Than One Life Stage. *Theor. Pop. Biol.*, 34(2): 93-117.

- Rohani, P.; Miramontes, O. (1995). Host-parasitoid metepopulations: the consequences of parasitoid aggregation on spatial dynamics and searching efficiency. *Proc. R. Soc. Lond. B* 260: 335-342.
- Rohani, P.; O. Miramontes (1996). Chaos or quasiperiodicity in laboratory insect populations. *JAE* 65: 847-849.
- Ruxton, G.D. (1994). Local and ensemble dynamics of linked populations. *Journal of Animal Ecology* 63: 1002.
- Ruxton, G.D. (1995). Temporal scales and the occurrence of chaos in coupled populations. *TREE* 10 (4): 141-142.
- Ruxton, G.D. (1996). Dispersal and chaos in spatially structured models –an individual-level approach. *J. Anim. Ecol.* 65: 161-169.
- Ruxton, G.D. (1996). Density-dependent migration and stability in a system of linked populations. *Bull. Math. Biol.*
- Ruxton, G.D.; Rohani, P. (1996). The consequences of stochasticity for self-organized spatial dynamics persistence and coexistence in spatially extended host-parasitoid communities. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 625-631.
- Rzedowsky, J.; G.C. Rzedowsky (1979). *Flora Fanerogámica del Valle de México*. CECSA. México.
- Satoh, K. (1989). Computer experiments on the complex behavior of a 2-D cellular automaton as a phenomenological model for an ecosystem. *J. Phys. Soc. Japan* 58: 3842-3856.
- Schaffer, W. M: (1984). Stretching and folding in lynx for returns: evidence for strange attractor in nature. *Am. Nat.* 124, 729-821.
- Schwinnig, S.; A.J. Parsons (1996). A spatially explicit population model of stoloniferous N-fixing legumes in mixed pasture with grass. *JE* 84: 815-826.
- Silander, J.W. (1978). Density-dependent control of reproductive success in *Cassia biflora*. *Biotropica* 10: 292-296.
- Silvertown, J.; S. Holtier (1992). Cellular automaton models of interspecific competition for space—the effect of pattern on process. *JE* 80: 527-534.
- Skellam, J.G. (1951). Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38: 196-218.
- Smith, H.S. (1935). The role of biotic factors in the determination of population densities. *J. Econ. Entomol.* 34: 1-12.
- Soberón, J. (1986). The relationship between use and suitability of resources and its consequences to insect population size. *The American Naturalist.* 127(3): 338-357.

- Soberón, J. (1990). Ecotecnología, predicción y ciencia o por que los ecólogos tienen las esferas de cristal sucias. *Ciencias, especial* 4, 65-74.
- Soberón, J. (1998). Comunicación personal.
- Soberón, J.; C. Cordero; B. Benrey; P. Parlange; C. García-Sáez; G. Berges (1988). Patterns of oviposition by *Sandia xami* (Lepidoptera, Lycaenidae) in relation to food plant apparency. *Ecol. Entomol.* 13: 71-79.
- Solé, R.V.; Valls, J. (1992). On structural stability and chaos in biological systems. *J. Theor. Biol.* 155: 87-102.
- Solé, R.V.; Bascompte, J.; Manrubia, S.C. (1996). Extinction: bad genes or weak chaos? *Proc. R. Soc. Lond.* B263: 161-168.
- Soutwood, T.R.E. (1978). *Ecological Methods*. 2nd edition. Chapman & Hall. London.
- Southwood, T.R.E.; M.P. Hassell; P.M. Reader; D.J. Rogers (1989). Population dynamics of the viburnum whitefly (*Aleurotrachelus jelinekii*). *JAE* 58: 921-942.
- Steele, J. H. (1985). A comparison of terrestrial and marine ecological systems. *Nature* 313, 355-358-
- Stokes, T. K. W.; S. C. Gurney; R. M. Nisbet; S. P. Blythe (1988). Parameter Evolution in a Laboratory Insect Population. *J. Theor. Biol.* 34: 248-265.
- Stone, L. (1992). Coloured noise or low-dimensional chaos. *Proc. R. Lond. B.* 250, 77-81.
- Stone, L.; S. Ezzati (1996). Chaos, Cycles and spatiotemporal dynamics in plant ecology. *JE* 84: 279-291.
- Sugihara, G. (1995). From out of the blue. *Nature* 378: 559.
- Sugihara, G. (1996). Red/blue chaotic power spectra. *Nature* 381: 199.
- Sugihara, G. & May, R.M. (1990). Nonlinear forecasting as a way of distinguishing chaos from measurement error in time series. *Nature* 344: 734-741.
- Sunderland, K.D.; M Hassall; S.L. Sutton (1976). The Population Dynamics of *Philoscia muscorum* (Crustacea, oniscoidea) in dune grassland ecosystem. *JAE* 45: 487-506.
- Thomson, J D. (1981). Spatial and temporal components of resource assesment by flower-feeding insects. *Journal of Animal Ecology* 50: 49-59.
- Thrall, P.H.; S.W. Pacala; J.A. Silander (1989). Oscillatory Dynamics in Populations of an Annual Weed Species *Abutilon theophrasti*. *JE* 77: 1135-1149.
- Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75(1): 2-16.

- Turkin, P. (1993). The Logistic Equation Revisited: Final Instalment. TREE 8(2):68-71.
- Vance, R.V. (1984). The effect of dispersal on population stability in one-species, discrete space population growth models. Am. Nat. 123: 230-254.
- Van Treuren, R.; R. Bulsma; N.J. Ouborg; W. Van Delden (1993). The effects of population size and plant density on outcrossing rates in locally endangered *Salvia pratensis*. Evolution 47(4): 1094-1104.
- Varley, G.C.; Gradwell, G.R. (1970). Recent advances in insect population dynamics. Ann. Rev. Ent. 15: 1-24.
- Varley, C.G.; Gradwell, G.R.; Hassell, M.P. (1973). Insect Population Ecology. Univ. of California Press. Berkeley.
- Vastano, J.A.; Russo, T.; Swinney, H.L. (1990). Bifurcation to spatially induced chaos in a reaction-diffusion system. Physica D 16: 285-317.
- Verhulst, P.F. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. Corresp. Math. Phys. 10: 113-121.
- Verhulst, P.F. (1845). Recherches Mathematiques sur la loi d accroissement de la population. Mem. Acad. Roy. Belg. 18: 1-38
- Waage, J.; D. Greathead (1986) Insect Parasitoids. 13th Symposium of the Royal Entomological Society of London. Academic Press.
- White, A.; M. Begon; R. G. Bowers (1996). Explaining the colour of power spectra in chaotic ecological models. Proc. R. Soc. Lond. B. 263: 1731-1737.
- Wiens, J. (1986). Spatial scale and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. Pp 154-172 en J. Diamond and T. Case, eds. Community ecology. Harper & Row, New York, New York.