



UNIVERSIDAD DE JAÉN

**FACULTAD DE CIENCIAS
EXPERIMENTALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
ANIMAL, VEGETAL Y ECOLOGÍA**

TESIS DOCTORAL

**ANÁLISIS DE LA DINÁMICA POBLACIONAL
DE LOS UNGULADOS EN SIERRA MORENA
ORIENTAL: FACTORES INFLUYENTES E
IMPLICACIONES EN LA GESTIÓN
CINEGÉTICA**

**PRESENTADA POR:
ANTONIO JESÚS LÓPEZ MONTOYA**

**DIRIGIDA POR:
DRA. D.^a CONCEPCIÓN AZORIT CASAS**

JAÉN, 22 DE SEPTIEMBRE DE 2017

ISBN 978-84-9159-210-5



Universidad de Jaén

TESIS DOCTORAL

ANÁLISIS DE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS UNGULADOS EN SIERRA MORENA ORIENTAL: FACTORES INFLUYENTES E IMPLICACIONES EN LA GESTIÓN CINEGÉTICA

Presentada por

Antonio Jesús López Montoya

para optar al título de

Doctor en Ciencias por la Universidad de Jaén

Dirigida por:

Concepción Azorit Casas

Jaén, septiembre de 2017



Tesis Doctoral

ANÁLISIS DE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS UNGULADOS EN SIERRA MORENA ORIENTAL: FACTORES INFLUYENTES E IMPLICACIONES EN LA GESTIÓN CINEGÉTICA

Memoria de tesis presentada por D. Antonio Jesús López Montoya para optar al título de Doctor en Ciencias por la Universidad de Jaén.

Esta Tesis Doctoral ha sido dirigida por la Doctora Dña. Concepción Azorit Casas, Profesora Titular de Universidad del Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Jaén.

Jaén, septiembre de 2017

Vº Bº de la directora de la Tesis

Fdo.: Concepción Azorit Casas

Doctorando

Fdo.: Antonio Jesús López Montoya

El doctorando Antonio Jesús López Montoya y la directora de la Tesis Concepción Azorit Casas garantizamos, al firmar esta Tesis Doctoral, que el trabajo ha sido realizado por el doctorando bajo la dirección de la directora de la Tesis y hasta donde nuestro conocimiento alcanza, en la realización del trabajo, se han respetado los derechos de otros autores a ser citados, cuando se han utilizado sus resultados o publicaciones.

Jaén, septiembre de 2017

Directora de la Tesis



Fdo.: Concepción Azorit Casas

Doctorando



Fdo.: Antonio Jesús López Montoya

Esta Tesis Doctoral ha sido realizada en el Área de Zoología del Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Jaén, bajo la dirección de la Dra. Concepción Azorit Casas y con la colaboración los Centros de Lugar Nuevo (LN) y Selladores-Contadero (SC), del Organismo Autónomo de Parques Nacionales (OAPN) del Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino.

Parte de los resultados obtenidos han sido: Presentados en el **28th International Workshop on Statistical Modelling**, Palermo (Italia), Statistical models to density-dependence detection in Mediterranean deer populations, López-Montoya, A.J., Azorit, C., García-Garrido, I., Gutiérrez, R. and Moro, J. (2013). Publicados en la revista *Ecological Research*, Drivers of population growth variations for two Mediterranean sympatric Deer, A.J. López-Montoya, J. Moro, C. Azorit (2017). Y en revisión en la revista *Journal of Arid Environments*, Understanding the relative hunting effect on sympatric deer population dynamics in Mediterranean semi-arid ecosystems, C. Azorit, J. Moro, R. Gutiérrez-Cobo, A.J. López-Montoya.

Para la realización de este trabajo se ha contado con la financiación de los Proyectos **RNM-03087** (Consejería de Innovación Ciencia y Empresa, Junta de Andalucía), fondo **FEDER** (Fondo Europeo de Desarrollo Regional de la Comisión Europea) y **PAI RNM-175** y el **CICT** (Centro de Instrumentación científico Técnica) de la Universidad de Jaén. Los trabajos de campo han sido realizados por el personal de LN y SC, y para las estimas de abundancia se ha contado con la asistencia técnica de L. Linares y D. Burón. Los esquemas y dibujos de los cérvidos los realizó A. Martínez-Ruiz siendo las fotografías de C. Azorit. La expresión en Inglés escrito para la publicación de resultados en revistas científicas ha sido mejorada por N. Snow de la Academia English International.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero expresar mis agradecimientos a mi directora de tesis, la doctora Concepción Azorit Casas, por haberme brindado la oportunidad de realizar este trabajo, así como el gran esfuerzo, dedicación, apoyo y sobre todo la infinita paciencia que me ha dedicado para que este trabajo se llevase a cabo. Además quiero darle las gracias por lo gran persona que es y por la gran amistad que he encontrado en ella.

A Javier Moro y Ramón Gutiérrez por proporcionarnos toda la información posible de las fincas de estudio Lugar Nuevo y Selladores-Contadero.

Al Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Jaén por darme la oportunidad de realizar este trabajo.

A mi querida Irene por estar siempre ahí “al pie del cañón” ofreciéndome siempre su incondicional apoyo, comprensión, paciencia, ánimo y un largo etcétera para el cual no hay páginas suficientes en este trabajo. También a sus padres José Carlos y Eva María así como a su hermana Laura que siempre se preocupan por nosotros y nos ayudan en todo y porque la expresión “buenas personas” se les queda corta. A su hermano Álvaro, por su gran ayuda en el diseño y realización de la portada de este trabajo.

A mi padre, que siempre hizo lo imposible para inculcarnos la afición por el conocimiento, a mi madre por secundarlo, a mi hermana Mari porque sus palabras siempre sirven de esperanza en los malos momentos, a mi hermana Toñi porque siempre me ha ayudado en todo así como sus sabios consejos, a mi hermana Ani por su incombustible ayuda y disposición, a mi hermana Carmen porque me ha acompañado siempre, y a mi tío Fernando por ser nuestro segundo padre.

A mis amigos, Kike, Rocío y Juanico por estar siempre ahí cuando los necesito, a mi primo Miguel por los buenos momentos que siempre pasamos juntos. También nombrar a Rosita y Fran, Lydia y Antonio, Elvira, Fernando, Isa, María y Javi porque con ellos siempre he podido evadirme de la rutina.

A mis compañeros de trabajo de las Salvamares Algenib, Denébola y Sirius por lo bien que me han hecho sentir siempre en mi trabajo y los grandes e inolvidables momentos que hemos vivido tanto profesionales como personales durante estos años.

Finalmente, pero no por ello menos importante, dar las gracias a mi cuñado Manolo ya que sin su ayuda, quizás, este trabajo no hubiese sido posible.

Índice

1	Resumen	7
	Summary	11
2	Introducción general.....	15
2.1	Especies y Área de Estudio	15
2.2	Dinámica poblacional de cérvidos cinegéticos.....	25
3	Objetivos e Hipótesis de trabajo.....	39
4	Metodología General.....	43
4.1	Modelos para el estudio de factores denso-dependientes.....	43
4.2	Modelos lineales generalizados para el estudio de los factores denso-dependientes y denso-independientes.....	47
4.3	Modelo de espacio de estados bajo un enfoque Bayesiano para el estudio de los factores denso-dependientes y denso-independientes.....	48
5	Resultados	51
5.1	CAPÍTULO 1. ESTIMAS DE ABUNDANCIA, ANIMALES CAZADOS Y DATOS CLIMÁTICOS	53
5.2	CAPÍTULO 2. MODELOS LINEALES PARA LA DETECCIÓN DE DENSO-DEPENDENCIA EN POBLACIONES DE CÉRVIDOS	71
5.3	CAPÍTULO 3. INFLUENCIA DE FACTORES INTRÍNSECOS Y EXTRÍNSECOS EN LA DINÁMICA POBLACIONAL DE CÉRVIDOS MEDITERRÁNEOS	91
5.4	CAPÍTULO 4. ESTUDIO DE LA DINÁMICA POBLACIONAL DE UNGULADOS CINEGÉTICOS MEDIANTE INFERENCIA BAYESIANA.....	105
6	Síntesis de resultados.....	125
7	Conclusiones generales	131
8	Bibliografía.....	135
9	Anexos.....	151

Índice de Figuras

Figura 1: Distribución actual de las poblaciones de ciervo y gamo en España. (Fuente: Ministerio de Medio Ambiente).....	21
Figura 2: Fincas de Lugar Nuevo (LN) y Selladores-Contadero (SC) situadas en el Parque Natural de la Sierra de Andújar, Sierra Morena, Jaén.....	22
Figura 3: Series temporales de la tendencia poblacional DDS de ciervos (<i>Cervus elaphus hispanicus</i>) y gamos (<i>Dama dama</i>) a través de los 16 años consecutivos de estudio, A y C corresponden a los ciervos y B y D corresponden a los gamos de LN y SC, respectivamente.	62
Figura 4: Probabilidad de detección de ciervos y gamos en Lugar Nuevo durante los muestreos de 2014. Los histogramas indican la distribución de los avistamientos y la curva la función de detección del modelo con mejor ajuste para cada tipo de muestreo: la mayoría representan resultados de muestreos lineales generales con post-estratificación, con las observaciones truncadas a 250 o 300 metros y los mejores estimadores han resultado ser la función ajustada al coseno “Hazard-cosine” y las series de Fourier con la función uniforme ajustada al coseno.	65
Figura 5: Número total de ciervos y gamos cazados en las dos fincas durante los 16 años de estudio consecutivos.....	67
Figura 6: Series temporales de los valores medios de las precipitaciones (en mm) de primavera, verano, otoño e invierno para cada finca de estudio durante los 16 años de estudio consecutivos.....	69
Figura 7: Series temporales de los valores medios de las temperaturas (en °C) de primavera, verano, otoño e invierno para cada finca de estudio durante los 16 años de estudio consecutivos.	69
Figura 8: Series temporales de los valores medios de los índices de Gaussén de primavera, verano, otoño e invierno para cada finca de estudio durante los 16 años de estudio consecutivos.	70
Figura 9: Rectas de regresión entre la tasa de crecimiento poblacional en el instante t y la densidad en el instante $t - 1$, utilizando DDS como estima de la densidad. A y C corresponden a los ciervos y B y D corresponden a los gamos de LN y SC, respectivamente.....	81

Figura 10: Rectas de regresión entre la tasa de crecimiento poblacional en el instante t y el logaritmo natural de la densidad en el instante $t - 1$, utilizando DDS como estima de la densidad. A y C corresponden a los ciervos y B y D corresponden a los gamos de LN y SC, respectivamente.....82

Figura 11: Test gráfico de detección de DD basado en el gráfico de autocorrelación parcial, utilizando DDS como estima de la densidad. A y C corresponden a los ciervos y B y D corresponden a los gamos de LN y SC, respectivamente.83

Figura 12: Series temporales de la tendencia poblacional para ciervos y gamos comprendidos entre los años 1999 y 2014. A y C para ciervos y B y D para gamos de LN y de SC respectivamente. Estimaciones de abundancia a través del modelo Bayesiano para ciervos y gamos (líneas continuas con intervalos creíbles al 95% de confianza representados por líneas discontinuas) en relación con los conteos (círculos abiertos) basados en el modelo Bayesiano más parsimonioso. La caza anual viene representada por los círculos cerrados.119

Índice de Tablas

Tabla 1: Resultados del Distance para ciervos de LN y SC. Donde Td: es la distancia de truncamiento, b: número de intervalos iguales para el binning de los datos, ni: número de individuos detectados, nc: número de grupos detectados, mcs: media del tamaño de los grupos obtenidos para cada muestra, Erm: tasa de encuentro, CV D%: coeficiente de variación de la estima de densidad.63

Tabla 2: Resultados del Distance para gamos de LN y SC. Donde Td: es la distancia de truncamiento, b: número de intervalos iguales para el binning de los datos, ni: número de individuos detectados, nc: número de grupos detectados, mcs: media del tamaño de los grupos obtenidos para cada muestra, Erm: tasa de encuentro, CV D%: coeficiente de variación de la estima de densidad.64

Tabla 3: Resultados del los test de detección de DD para las dos poblaciones de ungulados consideradas durante los años 1999-2014, utilizando la densidad de población estimada (DDS), como índice de abundancia. De izquierda a derecha: especie, finca, tipo de modelo (Ricker o Gompertz), valor de la pendiente (b), p-valor (p), coeficiente de determinación (R^2), test de Shapiro-Wilk (SW) para probar la normalidad de los residuos y capacidad de carga ($K = \text{cérvido} \cdot \text{km} - 2$).80

Tabla 4: Estimación de los parámetros por máxima verosimilitud (ML) y por máxima verosimilitud restringida (REML) del modelo de espacio de estados de tipo Gompertz durante los años 1999 y 2014, considerando DDS como el índice de abundancia. De izquierda a derecha: especie, finca, método de inferencia estadística, intercepto (a) y coeficiente de regresión (c), varianza de la densidad poblacional (σ^2), varianza del error de observación (τ^2), valores del criterio AIC_c e intervalo de confianza para (c) al 95%.85

Tabla 5: Porcentaje (%) de animales cazados del total desglosados por edad y sexo en cada finca, junto con el valor de la caza máxima sostenible (MSY) como promedio de la población hasta el 50% de la capacidad de carga K , estimada a partir del modelo logístico de tipo Gompertz.87

Tabla 6: Selección de modelos GLM considerando como variable dependiente la estima de abundancia poblacional (PDS) para ciervos de las dos fincas. De izquierda a derecha: Número del modelo, variable explicativa en cada modelo, coeficiente de regresión (β) junto con su error estándar, p-valor (P), diferencia entre el criterio de Akaike de un modelo y el del menor (ΔAIC_c), pesos de Akaike (ω) y ratio evidente (ER).100

Tabla 7: Selección de modelos GLM considerando como variable dependiente la estima de abundancia poblacional (PDS) para gamos de las dos fincas. De izquierda a derecha: Número del modelo, variable explicativa en cada modelo, coeficiente de regresión (β) junto con su error estándar, p-valor (P), diferencia entre el criterio de Akaike de un modelo y el del menor ($\Delta AICc$), pesos de Akaike (ω) y ratio evidente (ER).101

Tabla 8: Selección de modelos de espacio de estados Bayesianos, que explican la tasa de crecimiento poblacional para ciervos (*Cervus elaphus hispanicus*) en las dos fincas (LN y SC). De izquierda a derecha: Número del modelo, variable explicativa en cada modelo, tipo de finca con los valores medios de los parámetros de cada variable, junto con sus intervalos de confianza creíbles al 95%.114

Tabla 9: Selección de modelos de espacio de estados Bayesianos, que explican la tasa de crecimiento poblacional para ciervos (*Cervus elaphus hispanicus*) en las dos fincas (LN y SC). De izquierda a derecha: Número del modelo, variable explicativa en cada modelo, Deviance Information Criteria (DIC) y pesos Bayesianos (w). Las variables explicativas en negrita son significativas al 95% o marginalmente significativas al 90% mediante intervalos creíbles (CI) que no contienen al 0.115

Tabla 10: Selección de modelos de espacio de estados Bayesianos, que explican la tasa de crecimiento poblacional para gamos (*Dama dama*) en las dos fincas (LN y SC). De izquierda a derecha: Número del modelo, variable explicativa en cada modelo, tipo de finca con los valores medios de los parámetros de cada variable, junto con sus intervalos de confianza creíbles al 95%.117

Tabla 11: Selección de modelos de espacio de estados Bayesianos, que explican la tasa de crecimiento poblacional para gamos (*Dama dama*) en las dos fincas (LN y SC). De izquierda a derecha: Número del modelo, variable explicativa en cada modelo, Deviance Information Criteria (DIC) y pesos Bayesianos (w). Las variables explicativas en negrita son significativas al 95% o marginalmente significativas al 90% mediante intervalos creíbles (CI) que no contienen al 0.118

1 Resumen

En los últimos tiempos el aumento de las densidades de ungulados silvestres a nivel global está ocasionando impactos negativos en los ecosistemas naturales y pérdidas económicas por el deterioro de los hábitats e incluso de la condición corporal de las propias especies cinegéticas. En Zonas Especiales de Conservación, como es el caso de Sierra Morena Oriental en el sur de España, se registran las densidades de cérvidos más altas de Europa. En estas zonas de economía marginal y de gran valor ecológico, que albergan especies emblemáticas en peligro de extinción, la gestión cinegética es un desafío necesario para compaginar rentabilidad y conservación. Casi en ausencia de depredadores naturales, la caza se convierte aquí además de en un recurso económico de interés, en la principal herramienta de gestión y control de densidades de cérvidos pudiendo ser el factor demográfico dominante.

Pero se ha constatado que la caza no siempre es eficiente para reducir el tamaño de la población y muchos estudios han demostrado la existencia de mecanismos de auto-regulación, que afectan a las tasas de crecimiento poblacional. En este contexto la evaluación de los conductores ecológicos responsables de fluctuaciones poblacionales merece especial atención. La importancia relativa de factores intrínsecos como la denso-dependencia o competencia intraespecífica, o factores extrínsecos como el clima, la competencia interespecífica o la propia caza, ha sido objeto de estudio y controversia desde hace décadas. Conocer la influencia de factores bióticos y abióticos en la dinámica de las poblaciones de cérvidos es esencial para el control de las mismas y para el diseño de programas de caza. En especial, detectar la presencia de efectos de denso-dependencia es crítico para el desarrollo de estrategias de caza adecuadas en poblaciones sobreabundantes.

Sin embargo, probablemente debido a la complejidad de la detección de los procesos dependientes de la densidad, es raro encontrar trabajos en los que se plantee la gestión de la caza de acuerdo con la teoría logística de crecimiento poblacional. También son pocos los estudios que

RESUMEN

han cuantificado los efectos de la presión de caza considerando a la vez los efectos de la densidad y los efectos climáticos sobre las tasas de crecimiento de la población. En general este tipo de estudios se ha llevado a cabo en ambientes climáticos nortños, existiendo muy poca información para los cérvidos de los ecosistemas mediterráneos, donde la estación más dura es el verano seco y caluroso en lugar del frío invierno.

Esta Tesis analiza la densidad y las fluctuaciones del tamaño poblacional de cérvidos en ecosistemas mediterráneos durante un período de tiempo de casi dos décadas. El objetivo fundamental es evaluar el efecto relativo de la caza, el clima y la propia densidad sobre las fluctuaciones del tamaño de población de dos especies de cérvidos simpátricos, el ciervo Ibérico (*Cervus elaphus hispanicus*) y el gamo (*Dama dama*). Todo ello enfocado a obtener información aplicada a la gestión cinegética y al control de poblaciones en condiciones de sobreabundancia, como: datos de capacidad de carga y tasas de caza efectivas para cérvidos mediterráneos. Esta Tesis es el primer trabajo en el área de estudio en el que se valora la eficacia de la caza selectiva en el control de poblaciones, considerando a la vez el clima y los posibles efectos de denso-dependencia.

El estudio se ha llevado a cabo en Lugar Nuevo (LN) y Selladores-Contadero (SC), dos fincas oficiales de caza cercadas de unos 100 km² cada una. Estas fincas no son colindantes, sino que se localizan una al sur y otra al norte del Parque Natural de la Sierra de Andújar en Jaén, sur de España (38°9'N; 4°3'W y 38°23'N; 3°47'W, respectivamente). En estos centros se han implementado desde 1997 importantes cambios en el tipo de manejo y gestión con el objetivo de solventar el problema de sobreabundancia. Desde entonces la gestión ha ido encaminada a una reducción en la densidad de población de cérvidos a través de planes de caza selectiva y a la supresión de alimentación suplementaria. Simultáneamente a todas estas medidas se implementó un programa de monitorización de las poblaciones incluyendo muestreos estandarizados para estimas anuales de abundancia y el registro detallado de resultados de extracciones de caza. El objetivo es obtener información sobre los efectos a medio y largo plazo del tipo de gestión aplicada. De este programa se han obtenido series temporales de más de 16 años consecutivos de estimas de densidad a través de métodos Distance

Sampling y los datos de los resultados de las cacerías según especies, edades y sexos.

Debido a que las poblaciones de ungulados de esta zona han registrado en las últimas décadas altas densidades de población, cercana o incluso por encima de la capacidad de carga ecológica, la principal hipótesis de trabajo es que será posible detectar la existencia de denso-dependencia (DD) afectando la dinámica poblacional de ambas especies en ambas fincas. Esta DD puede reducir la eficacia de la caza en el control de poblaciones. Se espera detectar una influencia negativa de la densidad, además de una influencia negativa de la caza de hembras, de competencia interespecífica y de la sequía en las tasas de crecimiento de la población.

Como se ha comentado antes, la detección de la existencia de DD en las fluctuaciones poblacionales es muy importante en estudios de teoría ecológica, así como para el control y el manejo de la población. Sin embargo, aún no se ha alcanzado consenso sobre el método más fiable para detectarla. La estimación adecuada de la denso-dependencia sigue siendo un desafío y en muchos casos su presencia y/o efectos pasan desapercibidos. Por ello, en esta Tesis se utiliza un amplio conjunto de métodos e inferencias estadísticas, incluyendo desde modelos de regresión lineal, modelos lineales generalizados hasta modelos de espacio de estados bajo enfoque Bayesiano. De esta manera ha sido posible una evaluación más global y fiable de los resultados.

Los resultados obtenidos confirman que de manera general, la denso-dependencia tiene un mayor efecto sobre la tasa de crecimiento poblacional que las variables climáticas y la caza, habiéndose también detectado competencia interespecífica. Como se esperaba, las lluvias de primavera tienen un efecto positivo sobre las poblaciones. Sin embargo, son las lluvias de otoño las que han mostrado un efecto significativo negativo sobre el crecimiento poblacional como una consecuencia retardada de la xericidad y restricciones estivales. En situaciones de mayor restricción de recursos, los cérvidos agotan su condición corporal en verano y mueren con las primeras lluvias de otoño. En las poblaciones de cérvidos de entornos mediterráneos los efectos del clima son más importantes cuanto mayor es la densidad de población, lo que puede verse agravado en un contexto de cambio climático.

RESUMEN

En el área de estudio, que está sujeta a estocasticidad ambiental creciente, la gestión ha de ser flexible y adaptable. La caza de hembras influye negativamente sobre el crecimiento poblacional pero la densidad y sus efectos compensatorios disminuyen la eficacia de misma. Las tasas de extracción de caza deben ser calculadas teniéndolo en cuenta, siendo necesario llegar a un umbral concreto para conseguir mortalidad aditiva y por tanto reducción del tamaño poblacional para una mejor conservación de los ecosistemas mediterráneos. Estos niveles de caza son a veces tan altos que conllevan conflictos desde el punto de vista técnico y desde el punto de vista social.

Summary

In recent times the global increase in the densities of wild ungulates is causing negative impacts on natural ecosystems and economic losses due to the deterioration of habitats and even the body condition of the game itself. In Special Areas of Conservation, as is the case of the Sierra Morena Oriental in the south of Spain, the densities of the highest cervids in Europe are recorded. In these areas of marginal economy and of great ecological value, which harbor emblematic species in danger of extinction, hunting management is a necessary challenge in order to combine profitability and conservation. Almost in the absence of natural predators, hunting here becomes, as well as an economic resource of interest, the main tool for the management and control of cervid densities, which may be the dominant demographic factor.

But it has been found that hunting is not always efficient in reducing population size, and many studies have demonstrated the existence of self-regulation mechanisms which affect population growth rates. In this context, the evaluation of the ecological drivers responsible for population fluctuations deserves special attention. The relative importance of intrinsic factors such as density-dependence and intraspecific competition, or extrinsic factors such as climate, interspecific competition and hunting itself, has been the subject of study and controversy for decades. Knowing the influence of biotic and abiotic factors on the dynamics of deer populations is essential for the control of the same and for the design of hunting programs. In particular, detecting the presence of density-dependence effects is critical for the development of suitable hunting strategies in over-abundant populations.

However, probably due to the complexity of the detection of the processes dependent on density, it is rare to find studies in which game management is considered according to the logistical theory of population growth. There are also few studies that have quantified the effects of hunting pressure while considering the effects of density and climatic effects on population growth rates. In general, this type of study has been carried

SUMMARY

out in northern climatic environments, with very little information available for the deer of Mediterranean ecosystems, where the hardest season is the dry and hot summer instead of the cold winter.

This thesis analyzes the density and fluctuations in the population size of cervids in Mediterranean ecosystems over a period of time of almost two decades. The main objective is to evaluate the relative effect of hunting, climate and density on the population size fluctuations of two species of sympatric cervids, the Iberian deer (*Cervus elaphus hispanicus*) and fallow deer (*Dama dama*). All this is focused on obtaining information applied to hunting management and control of populations in conditions of overabundance, such as: load capacity data and effective hunting rates for Mediterranean deer. This thesis is the first study in the area of study that assesses the effectiveness of selective hunting in population control, considering both climate and the possible effects of density-dependence.

The study was carried out in Lugar Nuevo (LN) and Sealadores-Contadero (SC), two enclosed official hunting estates of about 100 km² each. These estates are not adjacent, but are located one to the south and another to the north of the Sierra de Andújar Natural Park in Jaén, southern Spain (38°9'N; 4°3'W and 38°23'N; 3°47'W respectively). Since 1997 these centers have implemented important changes in herd management with the objective of solving the problem of overabundance. In this time management has been directed towards a reduction in the population density of cervids through selective hunting plans and the suppression of supplementary feeding. Simultaneously with all these measures a population monitoring program was implemented including standardized samplings for annual estimates of abundance and the detailed recording of the results of hunting extractions. The objective is to obtain information on the medium and long-term effects of the type of management applied. From this program, time series of more than 16 consecutive years of density estimates have been obtained through Distance Sampling methods and the data of the results of the hunts according to species, age and sex.

Because the populations of ungulates in this area has registered high population densities in the last decades, close to or even above ecological carrying capacity, the main working hypothesis is that it will be possible to detect the existence of density-dependence (DD) affecting the population

dynamics of both species on both estates. This DD can reduce the effectiveness of hunting on population control. A negative influence of density is expected, in addition to a negative influence of female hunting, interspecific competition and drought on population growth rates.

As mentioned before, the detection of the existence of DD in population fluctuations is very important in studies of ecological theory, as well as for the control and management of the population. However, consensus has not yet been reached on the most reliable method of detecting DD. Adequate estimation of density-dependence remains a challenge and in many cases its presence and/or effects go unnoticed. For this reason, a broad set of statistical methods and inferences are used in this thesis, including linear regression models, generalized linear models, and state-space models under a Bayesian approach. In this way a more comprehensive and reliable evaluation of the results has been possible.

The results obtained confirm that, in general, density-dependence has a greater effect on the population growth rate than climatic variables and hunting, and interspecific competition has also been detected. As expected, spring rains have a positive effect on populations. However, it is autumn rains that have shown a significant negative effect on population growth as a delayed consequence of shade and summer restrictions. In situations of greater resource constraints, deer deplete their body condition in summer and die with the first autumn rains. In the deer populations of Mediterranean environments the effects of the climate are more important the greater the density of population, a condition that can be aggravated in a context of climate change.

In the study area, which is subject to increasing environmental stochasticity, management must be flexible and adaptable. Female hunting adversely affects population growth, but density-dependence and its compensatory effects diminish its effectiveness. Hunting rates should be calculated taking this into account, and it is necessary to arrive at a specific threshold in order to achieve additive mortality and thus reduce population size for better conservation of Mediterranean ecosystems. These levels of hunting are sometimes so high that they lead to conflicts from a technical and social point of view.

SUMMARY

2 Introducción general

2.1 Especies y Área de Estudio

Los cérvidos son mamíferos ungulados rumiantes que destacan por su importancia cinegética. La actividad cinegética es vital para la economía de algunas zonas rurales como es el caso de Sierra Morena Oriental en la provincia de Jaén. La consideración de la caza como recurso económico importante para la conservación se pone de manifiesto debido a que muchos de los espacios naturales mejor conservados son a su vez territorios que han soportado un aprovechamiento cinegético tradicional (p.e. Sierra de Andújar, Sierra de Hornachuelos, Sierras de Cazorla, Sierra de Cardeña, Sierra Mágina, Doñana, etc.).

Caza y conservación no son pues conceptos excluyentes, y en la actualidad se abre un nuevo reto que es hacer sostenible esta controvertida actividad económica. Los ingresos que genera son muy importantes pero también es alto el valor ecológico de los ecosistemas que deben conservarse en estas zonas cinegéticas que además suelen ser áreas deprimidas económicamente. Por ello, la explotación cinegética de estas especies, debe ir acompañada de un adecuado plan de gestión que asegure el equilibrio de las poblaciones con sus hábitats.

El **ciervo** (*Cervus elaphus*) (Linnaeus, 1758) es una de las más de cuarenta especies de cérvidos distribuidos por todo el mundo. La primera aparición del ciervo, tanto en su origen biogeográfico como el origen evolutivo en la región Euroasiática, data del Mioceno y principios del Plioceno hace aproximadamente 20 millones de años (Putman, 1988). En el sur de la Península Ibérica, más concretamente en la cuenca de Guadix-Baza, se encontraron fósiles de *Cervus elaphus* datados del Pleistoceno de hace 120.000 años (Van der Made, 2001). Estos fósiles del yacimiento de *La Solana del Zamborino* suponen una de las primeras citas de la presencia de este cérvido en Andalucía (Soriguer et al., 1994). Esta zona fue usada como refugio glacial por esta especie, originándose la variedad de *Cervus*

INTRODUCCIÓN

elaphus característica de la Península Ibérica, *Cervus elaphus hispanicus* (Hilzheimer, 1909).

El ciervo es un animal esbelto, robusto, bien conformado y de porte majestuoso y altivo. Su corpulencia puede variar de modo considerable, siendo la hembra bastante más pequeña que el macho, del que difiere también por el color del manto. Es muy tímido y miedoso, y no muy astuto ni inteligente, es más activo durante el amanecer y atardecer, siendo su período de menos actividad el centro del día. Es una especie marcadamente errática, de forma que raramente pasa más de un día en un mismo lugar, sin molestarse nunca en preparar un encame. El macho suele vivir en solitario, mientras que las hembras, junto con los ejemplares más jóvenes, se organizan en rebaños que pueden ir desde 3 ó 4 ejemplares a más de 20, normalmente dirigidos por una hembra experimentada, que coordina el rebaño manteniendo una rígida jerarquía en la que participan tan sólo las hembras más adultas. Este rebaño matriarcal posee un territorio de verano y otro de invierno y ambos son defendidos de la intrusión de otros grupos.

Las características morfológicas del ciervo ibérico son bien diferenciadas del resto de *Cervus elaphus* (Carranza, 2002). Este se diferencia, por los mecanismos de adaptación fenotípica a los ecosistemas mediterráneos. Se caracteriza por un tamaño más pequeño, un color del pelo normalmente pardo en todo el cuerpo salvo en el vientre y en los glúteos que es blanquecino, y puede variar la intensidad de su tonalidad según los individuos. Tiene un escudo anal blanco flanqueado por una banda oscura, una cola castaña y corta, y su cráneo es más pequeño que el de los cérvidos centroeuropeos (Geist, 1998).

La época de celo sucede entre los meses de septiembre y octubre y puede prolongarse durante aproximadamente un mes, el macho se olvida incluso de comer por lo que puede perder muchos kilos, entregándose a duros combates con otros machos contendientes, en defensa de su harén o territorio. A diferencia del macho, la hembra de ciervo, durante todo el año, incluida la época de celo, tiene como principal ocupación conseguir alimento y sólo reposa, normalmente pocas horas, en el corto período de tiempo que transcurre entre la ovulación y la cópula. La gestación dura algo más de 8 meses, culminando con los nacimientos que se producen entre los

meses de mayo y julio. El número de crías es una, excepcionalmente dos. Se estima que el índice reproductor medio es del 0,44 crías/hembra, ya que por la edad de los ejemplares (unas demasiado jóvenes y otras muy viejas) algunas hembras no están en edad reproductora. Las hembras alcanzan la edad reproductora a los 2 años y cuatro meses, uno más en malas condiciones de alimentación y uno menos en condiciones óptimas de alimentación (Blanco, 1998). La alimentación del ciervo se basa preferentemente de gramíneas y hierbas, mientras que en el otoño busca las bellotas para acumular grasas para prepararse para el invierno. Existen marcadas variaciones estacionales y cuando los pastos están ampliamente disponibles en primavera, los ciervos seleccionan este recurso como prioritario y cambian de nuevo a ramoneadores cuando este escasea (Bugalho y Milne, 2003).

El ciervo tiene un dimorfismo sexual muy acentuado, la hembra carece de cuernas en todas las etapas de su vida, siendo el macho el único que tiene cornamenta. El tamaño de las astas no va a depender exclusivamente de la edad, de modo que la edad de un ciervo macho no va poder determinarse por su cornamenta (sí puede hacerse con rigor por los dientes), ya que el tamaño de las cuernas depende de otros factores como la herencia biológica, vigor del ejemplar, estado de salud y alimentación del animal. No obstante y con carácter genérico se estima que el tamaño de la cuerna y número de puntas va aumentando con los años, hasta llegar a un óptimo en torno a los 10 o 12 años, aunque variable según las poblaciones, que comienza a disminuir en tamaño y calidad. La primera cuerna de un animal macho de un año suele consistir en las típicas varas, es decir, no tiene ramificaciones, de aquí toma el nombre de vareto, siendo su longitud en torno a los 60 cm, aún cuando se han citado casos excepcionales de ramificaciones en ejemplares de sólo un año con hasta ocho puntas, que es la cuerna típica del segundo año, siendo típicas de los ejemplares entre 3 y 4 años las cuernas con doce puntas, alcanzando su máximo desarrollo en la madurez de su vida, que se estima entre los 7 y 9 años aproximadamente. El tamaño de las astas en los ciervos parece estar influido también además de por la edad, por el medio ambiente e incluso por la densidad de población (Azorit et al., 2002; Fierro et al., 2002).

INTRODUCCIÓN

El **gamo** (*Dama dama*) (Linnaeus, 1758) es un ungulado cinegético que al igual que el ciervo, sus restos fósiles en el sur de la Península Ibérica datan de Pleistoceno de hace 120.000 años (Van der Made, 2001). El gamo es un cérvido de gran belleza, posee un color pardo rojizo adornado con un característico moteado blanco, cuenta además con una lista clara en la parte inferior de cada costado. El escudo anal aparece muy marcado de color blanco contorneado en negro a los lados, siendo la cola ancha y larga, mientras que el vientre también es de color blanco. Durante el invierno el moteado desaparece, con lo que cuenta con dos pelajes, uno invernal y otro estival. En invierno la coloración se torna más oscura y las manchas blancas desaparecen. Durante la época de celo, los machos sufren también otra serie de cambios menos acentuados en su morfología y coloración, y así sus párpados se hinchan y se produce un aclaramiento del pelaje de los flancos y un oscurecimiento de la cabeza y parte dorsal del cuello. A estos cambios de pigmentación se suma un efecto olfativo, ya que con la impregnación de su pelaje con orina, además de conseguir este aclaramiento del pelaje de sus flancos, añaden un olor intenso característico como estrategia para amedrentar a sus posibles competidores por las hembras. En el comportamiento social del gamo, el canal olfativo juega, pues, un importante papel dada su extraordinaria sensibilidad en la captación de olores y la presencia de glándulas odoríferas distribuidas por todo el cuerpo (Braza, 2002).

El gamo tiene una actividad preferentemente crepuscular y nocturna, permaneciendo a lo largo del día tumbado, rumiando, en lugares protegidos y con buena cobertura vegetal, suele, además, desplazarse muy despacio, por lo que en muchas ocasiones su presencia pasa desapercibida. Esta especie prefiere los bosques de hoja caduca relativamente húmedos, aunque se ha adaptado muy bien a los encinares, siendo una especie emblemática de los mismos junto con el ciervo. Su alimentación está condicionada por las disponibilidades alimenticias, aunque en líneas generales se alimenta preferentemente de vegetación herbácea que constituye la base de su alimentación (hasta el 95 % en primavera) y en menor medida de hojas de árboles y arbustos, y de frutos como los del enebro, sabina y endrinos. El gamo dedica la mayor parte del tiempo a alimentarse, con importantes diferencias según la época del año; mientras que en primavera la alimentación puede llegar a ocupar un 80% de su tiempo, en invierno no

suele alcanzar el 60%, aunque estas cifras pueden variar notablemente en función de la disponibilidad de alimento. La actividad diaria en estos animales depende, además de la época del año en que nos encontremos, de otros factores como la hora del día, el sexo del individuo, la edad del mismo, y el grado de molestia que sufra la población por parte del hombre (Braza, 2002).

El gamo forma grupos sociales de tres tipos: los de machos, los de hembras con las crías y los mixtos. Por lo general, vive en grupos familiares pequeños de menos de 10 individuos, o bien lleva una vida solitaria. No obstante, el tamaño de estos grupos sufre una variación estacional, apareciendo grupos mayores durante el verano y grupos menores en invierno y primavera, pasando por grupos de tamaño intermedio en otoño (Braza, 2002). Un macho se une a uno de estos grupos durante la época de celo, normalmente en octubre. Tanto los machos como las hembras viven casi todo el año separados. Los grupos de hembras están formados sobre todo por asociaciones de madre y cría, acompañadas ocasionalmente por los jóvenes nacidos el año anterior. Los grupos de machos están formados normalmente por machos adultos, a veces acompañados por machos subadultos y juveniles. Durante el celo los machos establecen territorios que defienden agresivamente, formándose grupos de varias hembras con sus jóvenes y un macho adulto, que puede ir acompañado de machos subadultos o de menor rango jerárquico. En esta época de celo es muy llamativo el fenómeno de la ronca. Al igual que el ciervo, el gamo presenta un dimorfismo sexual muy acentuado, sobre todo cuando alcanza la edad adulta, ya que sólo los machos tienen astas. Durante los meses de mayo y junio las hembras, que son fértiles durante toda su vida y a partir del año, paren una cría, rara vez dos o incluso tres.

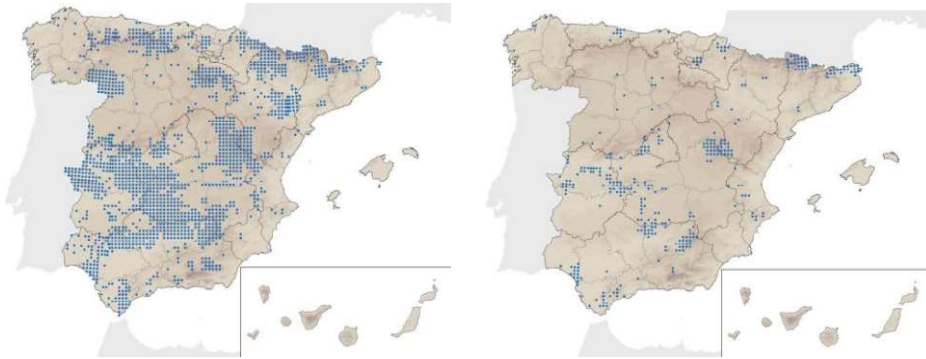
En la antigüedad, el gamo se convirtió en una presa codiciada por los cazadores, sobre todo los pertenecientes a las clases altas. Esto, paradójicamente, contribuyó a su conservación e introducción en varios lugares donde antes no estaba presente o se había extinguido durante la última glaciación. El gamo se extinguió prácticamente de toda Europa, indicando que el clima era un factor limitante en su distribución. Dicha distribución se vio reducida hacia las tierras más cálidas de Oriente Medio,

INTRODUCCIÓN

donde quedaron acantonados. La mayor expansión se produjo durante el Imperio Romano y la Edad Media, períodos en los que la especie fue introducida en Europa Central, Islas Británicas, llegando hasta el sur de las penínsulas Escandinava y de Finlandia. En épocas más recientes ha sido introducido también en América del Norte y del Sur y en el continente Australiano. Su reintroducción en Europa se realizó con ejemplares de esta región mesopotámica de Oriente Medio, de la zona comprendida entre los ríos Tigris y Éufrates (Rodríguez-Berrocal, 1978). A partir de estas reintroducciones, en diversas épocas, el gamo volvió a extenderse por toda Europa. En España, fue introducido en la antigüedad, aunque se desconocen los detalles concretos (Braza, 2002). A finales del siglo XIX vivían en estado salvaje, en la cuenca del Tajo y Montes de Toledo. Su reintroducción en Doñana data de principios del siglo XX, donde ya existían en el siglo XV. En la actualidad ocupa numerosas áreas pequeñas y aisladas en todo el territorio peninsular.

El patrón morfológico y tamaño de ambas especies, con pesos que oscilan entre 105 y 67 kg en ciervos y gamos respectivamente en la Península Ibérica (Braza, 2011; Carranza, 2004, 2007) siguen la regla de Bergman, que dice que los ecotipos más pequeños de una especie suelen vivir en zonas de menor latitud y con una mayor temperatura, encontrando en Andalucía ciervos y gamos de pesos inferiores (66 y 37 Kg respectivamente) (Soriguer et al., 1994; Azorit et al., 2012a). Así, existe un gradiente latitudinal de tamaño a lo largo de la Península Ibérica, en los bosques templados del norte son generalmente animales más altos que los del sur en bosque mediterráneo.

La distribución de ambas especies se extiende por casi toda la Península Ibérica, aunque las mayores densidades se dan en el centro y sur del país. Esto es reflejo de la expansión en las últimas décadas favorecida por introducciones y reintroducciones con fines cinegéticos (Muñoz-Cobo, 1991; Azorit, 1999; Gortázar et al., 2000). Al ciervo lo podemos encontrar por casi todo el territorio peninsular, y en la mayoría de hábitats, excepto en la parte más occidental de Galicia y la costa levantina (Figura 1) (Carranza, 2007), siendo especialmente abundantes en las áreas de transición entre zonas de bosque o matorral que le ofrece refugio y zonas de pastizal que le ofrecen alimento (Acevedo et al., 2008).



Ciervo (*Cervus elaphus hispanicus*)

Gamo (*Dama dama*)

Figura 1: Distribución actual de las poblaciones de ciervo y gamo en España. (Fuente: Ministerio de Medio Ambiente).

El área de estudio se localiza en Sierra Morena Oriental. Secularmente ha sido un enclave poco conocido, poco visitado, casi deshabitado y escasamente explotado. Su economía de tipo marginal ha estado basada en usos tradicionales, pero la gran superficie forestal ha sido dedicada principalmente a la caza siendo el ciervo la especie cinegética de mayor explotación (Muñoz-Cobo, 1991). El ciervo ibérico es la especie con mayor explotación cinegética en el área de estudio y su auge comenzó a principios del siglo pasado, pero es sobre todo a partir de los años 50 cuando empiezan a formarse numerosos cotos y se le otorga protección a la especie, a la vez que las fincas empiezan a cercarse y potencian su uso cinegético. Las montañas de Sierra Morena, y concretamente las fincas en donde se desarrollan los muestreos, constituyen uno de los pocos enclaves en donde se mantuvieron poblaciones naturales de ciervos a principios del siglo XX (Cabrera, 1914). De hecho, fue de aquí de donde procedían muchos de los ciervos utilizados en las repoblaciones oficiales y particulares realizadas a partir de los años 50 en la península ibérica (Arenzana et al., 1965). El gamo fue introducido en Lugar Nuevo por el *Servicio Nacional de Pesca Fluvial y Caza* (SNPFC) en 1956, a partir de entonces, su distribución ha ido en aumento por las fincas colindantes (Arenzana et al., 1965; Muñoz-Cobo,

INTRODUCCIÓN

1991), pero no es hasta el año 1998 cuando empiezan a avistarse en Selladores-Contadero.

Estas fincas son Lugar Nuevo (LN) y Selladores-Contadero (SC), adscritas al OAPN (Organismo Autónomo de Parques Nacionales) y situadas en el Parque Natural de la Sierra de Andújar (Figura 2), en la provincia de Jaén, con unas superficies de 9.233,55 y 10.455,89 hectáreas respectivamente ($38^{\circ} 9' N 4^{\circ} 3' W$ y $38^{\circ} 21' N 3^{\circ} 52' W$).

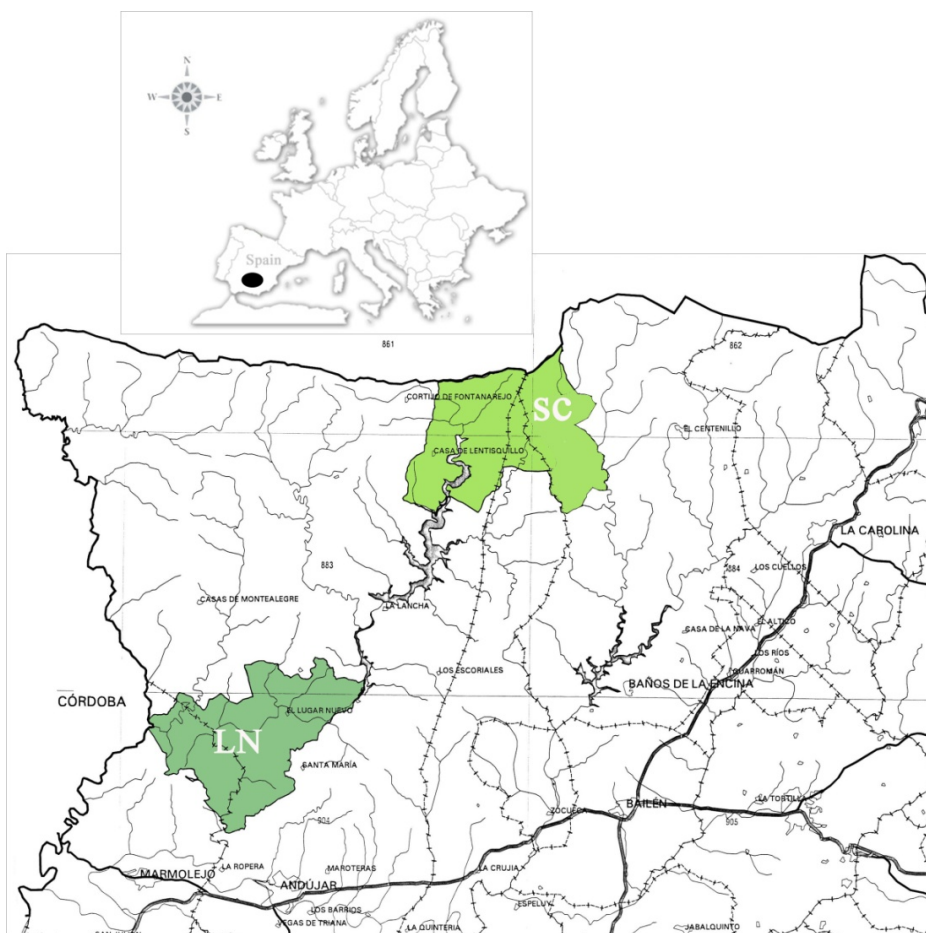


Figura 2: Fincas de Lugar Nuevo (LN) y Selladores-Contadero (SC) situadas en el Parque Natural de la Sierra de Andújar, Sierra Morena, Jaén.

Estas zonas se caracterizan por la gran diversidad de sistemas naturales de alto valor ecológico que presentan, por las especies protegidas vegetales y faunísticas que albergan y por sus recursos naturales, que

pueden ser aprovechados tanto para el uso público, como para la investigación aplicada.

Junto con el ciervo y el gamo, también cohabitan otras especies de ungulados como son el jabalí (*Sus scrofa*), el corzo (*Capreolus capreolus*), el muflón (*Ovis musimon*) y la cabra montés (*Capra pyrenaica*). Otras especies de interés presentes en el área de estudio son mamíferos como el lince ibérico (*Lynx pardinus*) en peligro de extinción, el meloncillo (*Herpestes ichneumon*), el lobo (*Canis lupus*), la nutria (*Lutra lutra*), y el lirón careto (*Eliomys quercinus*). En cuanto a las aves, cabe citar el águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*), el águila perdicera (*Aquila fasciata*), el buitre negro (*Aegypius monachus*) y la cigüeña negra (*Ciconia nigra*).

El área de estudio se caracteriza por un **clima de tipo mediterráneo** con una distribución irregular de las precipitaciones a lo largo del año, alcanzando las mayores tasas de lluvia en otoño e invierno, y una falta de lluvia junto con unas temperaturas elevadas durante el verano. Además, la influencia continental proporciona mucho calor, veranos secos e inviernos fríos y húmedos. Las estaciones lluviosas son bastante irregulares en la escala temporal.

Las **comunidades vegetales** presentes son las típicas de suelos silíceos y de los ecosistemas mediterráneos, como las “dehesas” constituyendo la parte dominante del sistema agroforestal. Las principales formaciones vegetales existentes en las fincas de estudio son: Monte mediterráneo, matorral, pinar de repoblación, herbazal, monte adhesionado, vegetación de ribera y lentiscar-acebuchar. La vegetación mediterránea está dominada por arbusto de hoja perenne y estas especies de árboles son, en general, más palatables y nutritivos que los de hoja caduca (Castro et al., 1978; Álvarez y Ramos, 1991; Burtthey, 1991).

En la actualidad, la **gestión de la caza** es un tema de gran interés. Es destacable como la gestión de la caza está recibiendo una mayor atención en nuestros días. La caza tiene una gran componente cultural y mueve una economía importante en la zona. Una buena gestión conlleva el conocimiento previo de la biología de las especies y del hábitat para, una

INTRODUCCIÓN

vez conocida la productividad de éste y la dinámica poblacional de la especie, adecuar la capacidad de carga del medio. Es importante estudiar los factores bióticos y abióticos del medio relacionados con la especie a gestionar, como pueden ser la abundancia, climatología, distribución, recursos de agua, topografía. También se deben considerar las interferencias con el hombre, como son la construcción de viviendas, carreteras, etc. El estudio de la dinámica poblacional de las especies puede realizarse mediante el conocimiento del número de individuos presentes en la población, las pirámides de edad, relación de sexos y las tasas de natalidad, mortalidad y reclutamiento. La superpoblación de cérvidos es un aspecto problemático de la caza en nuestras fincas de estudio, ya que ocasiona graves desequilibrios al medio, llegando al deterioro del hábitat, a una falta de alimentación y conllevando un escaso desarrollo de los trofeos, sin contar con la mortalidad que se puede ocasionar. Dicha sobreabundancia suele ir asociada a un importante desequilibrio en la razón de sexos a favor de las hembras, ya que la caza se centra en los machos debido a la caza de trofeo (Muñoz-Cobo, 1991).

A partir de los años 70, la gestión de cérvidos en la zona de estudio se ha caracterizado por el uso de cercas de caza para cerrar los perímetros de las fincas, además se han implementado programas de alimentación suplementaria para generar densidades de cérvidos que en ocasiones han superado los 55-60 cérvidos·km⁻². Sin embargo, estos altos niveles de densidad son incompatibles con el mantenimiento de la vegetación y condiciones óptimas de los animales.

Como respuesta al problema, en estos centros se han implementado desde 1997 importantes cambios en el tipo de manejo y gestión con el objetivo de solventar el problema de sobreabundancia. Desde entonces la gestión ha ido encaminada a una reducción en la densidad de población de cérvidos a través de planes de caza selectiva y a la supresión de alimentación suplementaria. Simultáneamente a todas estas medidas se implementó un programa de monitorización de las poblaciones incluyendo muestreos estandarizados para estimas anuales de abundancia y el registro detallado de resultados de extracciones de caza. El objetivo es obtener información sobre los efectos a medio y largo plazo del tipo de gestión aplicada. De este programa se han obtenido series temporales de más de 16

años consecutivos de estimas de densidad a través de métodos Distance Sampling y los datos de los resultados de las cacerías según especies, edades y sexos.

2.2 Dinámica poblacional de cérvidos cinegéticos

Desde el siglo pasado, las poblaciones de muchas especies de cérvidos han ido incrementándose descontroladamente en densidad y área de distribución a lo largo de Europa y América del Norte (Milner et al., 2006). Existen numerosas causas directas e indirectas que no pueden generalizarse a todos los continentes o todas las especies (Fuller y Gill, 2001). Los factores no relacionados directamente con la gestión de cérvidos son: el incremento de la disponibilidad de recursos alimenticios debido a los cambios en las zonas rurales (Ahlén, 1975), las prácticas en agricultura y ganadería (Mysterud et al., 2002) y las condiciones climáticas (Mysterud et al., 2003). Sin embargo, la gestión de cérvidos también ha jugado un papel aparte. Por ejemplo, en muchos países se han evitado la sobrecaza y la caza furtiva (Solberg et al., 1999), se ha proporcionado alimentación suplementaria en los meses de invierno (Peek et al., 2002), o verano como es el caso de la Península Ibérica (Azorit, 2005), y se han realizado programas de reintroducción (Leduc y Klein, 2004). Todos estos factores han hecho que la población de cérvidos se incremente drásticamente. Por esta razón, en muchas áreas los objetivos de la gestión están empezando a cambiar, es decir, en lugar de proteger a las especies, se controlan mediante programas de caza y extracción (Côte et al., 2004; Nugent et al., 2011).

Actualmente, el ciervo (*Cervus elaphus*) y el gamo (*Dama dama*) están ampliamente distribuidos por Europa, incrementando su abundancia y su expansión geográfica durante las últimas décadas (Clutton-Brock et al., 2004; Milner et al., 2006). La caza en Europa está gestionada de manera general por los propietarios de las fincas (estatales o privadas) y/o los socios que pagan para la caza de trofeos (Gill, 1990), al contrario de lo que ocurre en América del Norte, donde la caza es accesible a un amplio sector del público en general (O’Gara, 2002). En América del Norte, la caza de

INTRODUCCIÓN

cérvidos representa el mayor recurso de mortalidad en poblaciones donde no hay grandes depredadores (McCorquodale et al., 2003). Sin embargo, en Europa hay pocos estudios empíricos que puedan documentar esto, aunque es muy probable que suceda algo similar (Langvatn y Loison, 1999; Milner et al., 2006).

Actualmente en España, concretamente en el sur de la Península Ibérica, la gestión adecuada de los cérvidos en ecosistemas mediterráneos tiene una importancia trascendente. En primer lugar, en relación al componente socio-económico de la actividad ya que la explotación de la caza supone un importante recurso económico en zonas rurales con economías marginales; y a la demanda, de rentabilidad económica y calidad cinegética de los animales abatidos, tanto por parte de los cazadores como de los gestores. En segundo lugar, por su repercusión medioambiental, ya que la mayoría de los terrenos que actualmente se dedican a la caza son lugares de reconocido valor ambiental y están incluidos como Zonas Especiales de Conservación en la Red Natura 2000 (Azorit, 2005). Las normativas legales exigen en estas zonas un uso sostenible de este recurso para la conservación de los hábitats y su biodiversidad asociada, que incluye especies emblemáticas en peligro de extinción.

La **dinámica de poblaciones** es la especialidad de la ecología que se ocupa del estudio de los cambios que sufren las poblaciones biológicas en cuanto a tamaño, dimensiones físicas de sus miembros, estructura de edad, sexo y otros parámetros que las definen, así como de los factores que causan esos cambios y los mecanismos por los que se producen. La dinámica de poblaciones tiene gran importancia en la gestión de los recursos biológicos. Todas las especies biológicas están concentradas en producir mayor número de descendientes que los necesarios para mantener el tamaño de la población. Este es un principio fundamental para el concepto de selección natural con que el Darwinismo explica la evolución biológica en su aspecto mecanístico. En ausencia de limitaciones impuestas por el medio, el destino natural de una población es su crecimiento exponencial (curva logística), tal como explicó, hace más de dos siglos, Robert Malthus (Malthus, 1798). En la práctica, el crecimiento de la densidad de la población hace aparecer obstáculos a su continuidad, relacionados esencialmente con la progresiva

escasez de recursos que provoca, a la vez que pone en marcha mecanismos intrínsecos de control del crecimiento.

El crecimiento poblacional es un fenómeno biológico y natural que está íntimamente ligado con aquella característica principal de la materia viva conocida como la capacidad reproductiva de los seres vivos. Es decir, el hecho de que una población llegue, con el tiempo, a saturar una determinada área geográfica, además de haber agotado todos los recursos que éste le pueda brindar, no es otra cosa que la manifestación de la ley natural que determina la existencia de las cosas. Apoyándonos en esta ley podemos definir tres fases en el crecimiento poblacional: el inicio o fase de asentamiento, el intervalo de abundancia o fase de desarrollo y la decadencia o fase de control.

Los cambios en el tamaño poblacional son un objetivo fundamental en la ecología de poblaciones (White, 2001). Para estudiar estos cambios se utilizan modelos matemáticos de dinámica poblacional que deben ser evaluados y refinados a través de la observación en el terreno y el trabajo experimental. La ecología de poblaciones trabaja a través de muestreos y censos para comprobar la estructura de la población y estimar parámetros como natalidad, mortalidad, tasa intrínseca de crecimiento o capacidad de carga del hábitat.

Una componente fundamental de la mayoría de los modelos de poblaciones de vertebrados es que están limitadas, es decir, el crecimiento ilimitado de una población no es factible. Bajo esta restricción, el número de muertes a lo largo del tiempo se iguala al número de nacimientos, y por tanto la población no crece. La existencia de un límite superior (capacidad de carga (K)) es fundamental para otras componentes de la población, como por ejemplo, los términos “regulación” y “limitación” que pueden confundirse fácilmente (Bergman et al., 2015). Por una parte, definimos un factor regulador como cualquier factor que tenga la capacidad de reconducir a una población al equilibrio. La fuerza de un factor regulador depende de la densidad total de animales, en nuestro caso cérvidos, y del tamaño de la población en relación con K . Los efectos reguladores más fuertes ocurren en poblaciones con altas densidades de cérvidos, es decir, cuando las poblaciones están cerca de K . Mientras que los efectos reguladores son más

INTRODUCCIÓN

débiles cuando las poblaciones y las densidades de cérvidos son más bajas. Por otra parte, un factor limitante se define como el único factor que impide que las poblaciones aumenten más allá de cierto umbral. La eliminación o reajuste del factor limitante dará lugar a una población que sea capaz de alcanzar un nuevo umbral, presumiblemente superior a K .

La regulación y la limitación de la población también pueden expresarse como parte de modelos teóricos de crecimiento poblacional. De manera general, el crecimiento de la población puede escribirse de la siguiente forma:

$$\frac{dN}{dt} = f(N, r, K)$$

donde dN representa la variación en el tamaño poblacional sucedida en un intervalo de tiempo discreto dt . Esta tasa de crecimiento poblacional viene definida por una función f que depende del tamaño poblacional N en el instante actual t , la tasa intrínseca de crecimiento r , y la capacidad de carga de la población K . El valor dN/dt es una tasa de crecimiento poblacional. La función f puede tomar varias formas (por ejemplo, crecimiento logístico, theta-logístico, etc) y puede extenderse incluyendo ciertos factores como la caza (Ricker, 1954; Williams et al., 2001; Gotelli, 2008). Las principales diferencias entre los diferentes modelos teóricos de crecimiento poblacional se manifiestan a menudo cuando las poblaciones están por debajo de K . Cada modelo presenta un conjunto diferente de factores ecológicos bajo los que es más útil el uso de un tipo determinado de función matemática.

La extensión del modelo teórico que incluye la tasa de crecimiento poblacional per cápita, viene dada por

$$r_t = \frac{\left(\frac{dN}{dt}\right)}{N}$$

cuyo valor puede confundirse con la tasa intrínseca r . Como vimos antes, r es una constante, pero no ocurre lo mismo con r_t ya que cambia dependiendo del tamaño poblacional N . De acuerdo con las definiciones de regulación y limitación de la población vistas antes, la fuerza de los factores de regulación manifestados en r_t además de depender del actual tamaño de

población N también dependen de los factores de limitación que influyen sobre el valor de K de la población.

Independientemente de cómo se conceptualicen los modelos poblacionales, comúnmente se hacen varias suposiciones y simplificaciones importantes:

- Las poblaciones pueden estar limitadas por la interacción de factores, como la condición del hábitat y la severidad del clima, que son parcialmente representadas por procesos aleatorios que complican los esfuerzos científicos y de gestión.
- La perspectiva de que las poblaciones tienen un sólo factor limitante es una simplificación bastante común que facilita el diseño del estudio.
- Suponer que K es fija y conocida. Una simple demostración de la variación de K en intervalos de tiempo cortos puede verse considerando por ejemplo la influencia del tiempo. Durante los inviernos duros cuando la capa de nieve excede en gran medida las alturas normales y las temperaturas son más bajas de lo habitual, el pasto invernal del cual se alimentan los cérvidos puede estar enterrado bajo densas capas de nieve, impidiendo que estos puedan acceder a él. Bajo estas condiciones extremas la cantidad de comida disponible es reducida. Si el alimento de los cérvidos es limitado en este período invernal de adversas condiciones climatológicas, el valor de K se reduce. Por otro lado, en los inviernos suaves, la escasez de nieve y las temperaturas más elevadas de lo habitual facilitan el acceso a los recursos, provocando que el valor de K se incremente. De manera similar, los largos períodos de sequía o abundante humedad pueden cambiar el alimento disponible a largo plazo y consecuentemente el valor de K . Debido a la naturaleza dinámica de los recursos disponibles, los gestores raramente saben cuántos cérvidos puede soportar la población con las condiciones actuales.
- Suponer que la alimentación de todos los cérvidos de una misma población es de la misma calidad. A menudo, la calidad del alimento es inversamente proporcional a la cantidad. Las fincas en las que se

INTRODUCCIÓN

proporciona un suplemento extra de alimento a las poblaciones de cérvidos, requieren una simplificación en el modelo poblacional, que no satisfice la interacción entre K y el estado nutricional de los animales.

- Suponer que todos los animales de una misma población tengan la misma ventaja competitiva considerando que K es fija, esto es, que todos tienen una respuesta nutricional similar y una probabilidad igual de enfrentarse a la mortalidad cuando se alcanza K . Sin embargo, esto no es cierto, ya que muchas especies de cérvidos adultos tienen mayores tasas de supervivencia que los jóvenes y las crías (Lukacs et al., 2009), lo que indica que K es diferente para adultos y crías.

La caza es una herramienta considerada necesaria para el control de poblaciones de ungulados, entre ellos los cérvidos. Es importante destacar que la caza puede actuar como mortalidad compensatoria o mortalidad aditiva. La **mortalidad compensatoria** es un fenómeno relacionado con poblaciones que están por encima del valor de K , lo que implica que al final de un ciclo anual el número de individuos que superen ese umbral morirá necesariamente. A la proporción de población que necesariamente morirá se le denomina “*doomed surplus*” (Boyce et al., 1999). Para simplificar, todos los individuos que están dentro de esta proporción morirán por causas relacionadas con los factores limitantes de la población, aunque este escenario es poco probable. Un ejemplo hipotético (Bergman et al., 2015) puede consistir en una población de cérvidos limitada por un hábitat invernal y sometida a caza controlada. En este ejemplo, el hábitat disponible es capaz de soportar 500 individuos durante los meses de invierno y la caza anual es de 25 individuos. Durante algunos años, más de 500 animales llegan a la zona en los meses invernales, aproximadamente unos 600 individuos, pero la caza sigue siendo de 25 individuos. Bajo este escenario, se espera que 100 individuos mueran, presuntamente de desnutrición (debido al “*doomed surplus*”). Si 25 individuos mueren debido a la caza, todavía habrá 75 que mueran por desnutrición, y por tanto la mortalidad causada por la caza es completamente compensatoria con la mortalidad causada por desnutrición. Durante los años en los que llegan a la finca de estudio menos de 500 animales en la época invernal, se siguen cazando 25 individuos, por lo tanto las 25 muertes pueden considerarse completamente

como **mortalidad aditiva** ya que los recursos estaban disponibles para esos animales si no hubieran sido cazados. Estos dos escenarios representan extremos opuestos de una amplia gama de casos de mortalidades, creando también una falsa dicotomía en la ilusión de que la mortalidad es siempre aditiva o siempre compensatoria. Una derivación final de este ejemplo se puede encontrar durante los años en los cuales se produzca una llegada de cérvidos a la zona de estudio en la época invernal de poco más del valor de K , esto es, unos 510 individuos, y que la caza siga siendo de 25 individuos. Durante estos años, se espera una mortalidad parcialmente aditiva, ya que la pérdida de 10 individuos puede considerarse compensación entre la caza y la muerte debida a la escasez de recursos, sin embargo la pérdida de 15 individuos adicionales es aditiva. Si bien estos escenarios son para un ejemplo hipotético, reflejan los principios de conducción de los programas de manejo de caza en los cuales los objetivos de la caza se basan en el deseo de que la caza sea compensatoria para incluir las relaciones entre la **denso-dependencia (DD)**, la mortalidad y la caza (Kokko y Lindström 1998; Bergman et al., 2015).

Las estrategias pioneras del manejo de la caza fueron ideadas por los gestores de pesca marina durante los años cincuenta. Estas estrategias se basaban en maximizar un rendimiento sostenible (Hilborn et al., 1995). La idea principal del rendimiento máximo sostenible (MSY) es que las poblaciones pueden mantenerse por debajo del valor de K para maximizar la producción y el reclutamiento de nuevos individuos en la población (Williams et al., 2001). Desde una perspectiva numérica, el mismo número de individuos reclutados en la población puede ser cazado sin que se produzca ningún cambio en la abundancia total (Williams et al., 2001). Estas dos filosofías de gestión de la caza representan extremos opuestos, es decir, la estrategia de excedente de caza asume que la caza es completamente compensatoria mientras que la estrategia de rendimiento máximo sostenible asume que la caza es completamente aditiva, sin embargo, ambas se basan en la premisa de la presencia de DD. La diferencia fundamental de estas dos estrategias es que explotan diferentes aspectos de la tasa per cápita de crecimiento poblacional r_t . Estas dos estrategias también crean una falsa dicotomía ya que los gestores raramente saben cuántos animales hay en una población, ya sea con K fijo o variable.

INTRODUCCIÓN

Los mecanismos de retroalimentación biológica experimentados por las poblaciones a medida que alcanzan el valor de K han sido un tema de interés para los ecólogos y gestores de poblaciones durante varias décadas (Eberhardt, 1977). En particular, el papel fundamental de la DD es sorprendentemente coherente. Se predice que los efectos densodependientes afectarán a las poblaciones secuencialmente en el sentido de reducir la supervivencia juvenil, incrementar la edad de la primera reproducción, disminuir las tasas reproductivas de las hembras adultas y reducir la supervivencia de la clase adulta (Eberhardt, 1977; Gaillard et al., 2000). La perspectiva de que las poblaciones varíen a lo largo de su historia a medida que la abundancia general se acerca al valor de K es una extensión lógica de los objetivos de Hobbs y Swift (1985). Hobbs y Swift (1985) demostraron que cuando se considera la interacción entre la calidad y la cantidad de forraje en los modelos que incluyen valores de K , se puede predecir el número máximo de animales que pueden mantener una dieta de calidad determinada o la calidad máxima de dieta para un número determinado de animales. Sin embargo, a pesar de la premisa fundamental de DD, es difícil demostrar el efecto que la densidad tiene sobre la dinámica de las poblaciones de ungulados.

Debido a la dificultad que supone demostrar el efecto que la densidad tiene sobre la dinámica poblacional, utilizamos el **análisis de series temporales** como herramienta para investigar dichos cambios (Post, 2005). Estas aproximaciones trabajan predominantemente con estimaciones del tamaño poblacional para proporcionar una descripción cuantitativa de los patrones en las fluctuaciones poblacionales y para estimar la relación entre el tamaño poblacional y la tasa de crecimiento (Turchin, 2003). El análisis de series temporales puede utilizarse para identificar la DD ya que una relación negativa entre la tasa de crecimiento poblacional y la densidad de la población produce una tendencia apreciable en los datos (Royama, 1992; Bjørnstad y Grenfell, 2001). Bjørnstad y Grenfell (2001) encontraron que los primeros análisis que indicaban la presencia de DD presentaban numerosas dificultades matemáticas y generaban resultados dudosos. En la actualidad los test son más robustos y menos sesgados, incluyendo los modelos autorregresivos (AR) de series temporales (Royama, 1992). Estos modelos consideran los efectos de los retrasos temporales en respuesta a la DD, que pueden ser inducidos por interacciones tróficas (Stenseth et al.,

1998), efectos por las estructuras de edades y tasas reproductivas (Lande et al., 2002), y asincronía en las respuestas demográficas entre sexos (Forchhammer et al., 1998). Sin embargo, los diferentes métodos utilizados para investigar la DD, a menudo nos llevan a resultados que no coinciden utilizando las mismas estimas de abundancia (Wolda y Dennis, 1993; Forchhammer et al., 1998; Simard et al., 2012). Sin embargo, los modelos AR son aún ampliamente utilizados para investigar la dinámica poblacional (Bjørnstad et al., 2008; Ziebarth et al., 2010; Simard et al., 2012).

La utilización de estos análisis genera cuestiones no sólo estadísticas, sino a menudo relacionadas con las mismas series temporales, como la calidad e idoneidad de los datos, que son los principales puntos críticos para obtener estimaciones fiables de la DD (Carrete et al., 2008). Las estimas del tamaño poblacional vienen limitadas por tres factores:

- 1) La escala espacial en la cual se miden las fluctuaciones de la densidad que es generalmente difícil de definir (Carrete et al., 2008).
- 2) Los errores en los censos de la estima poblacional que son generalmente ignorados (Freckleton et al., 2006).
- 3) Los índices relativos a la abundancia poblacional que pueden ser un artefacto de inclusión de sesgos no controlables (Ranta et al., 2008).

Desafortunadamente, los censos fiables para la estima del tamaño poblacional tales como captura-marcaje-recaptura, están limitados por la visibilidad, el comportamiento y otras restricciones logísticas y económicas. La única alternativa posible consiste en utilizar índices relativos de abundancia, realizando un seguimiento de la variación interanual del tamaño de la población que pueden incluir, por ejemplo, el recuento de huellas (Beaudoin et al., 2004), guaridas (Wilson y Delahay, 2001), excrementos (Ellis y Bernard, 2005), o estadísticas de caza (Mysterud et al., 2007). Los índices de abundancia son por tanto comúnmente usados para estimar la tasa de crecimiento poblacional (Kilpatrick et al., 2005), para probar la influencia de la densidad y de los factores medioambientales en el tamaño poblacional (Post, 2005), así como para la gestión de poblaciones (Morellet et al., 2001; Kilpatrick et al., 2005). En la mayoría de las series temporales de poblaciones naturales, una tendencia temporal no estacionaria, a menudo complica los análisis (Wu et al., 2007). Los datos con tendencia no-

INTRODUCCIÓN

estacionaria deben corregirse antes de implementar un modelo autorregresivo (Royama, 1992) aunque en muchos casos la tendencia es una característica importante de la naturaleza de los datos (Wu et al., 2007). Desafortunadamente, nuestra comprensión de las consecuencias de los datos con tendencia en la interpretación de la fuerza de las estimas de la DD es aún limitada (Jonzén et al., 2002).

Durante muchos años, la ecología ha sido testigo de un amplio debate sobre la importancia relativa de los factores intrínsecos (**competencia intraespecífica**) y la existencia de factores extrínsecos como las variaciones medioambientales y la **competencia interespecífica** sobre la determinación de la dinámica de las poblaciones animales (Lack, 1954; Hixon et al., 2002). Sin embargo, encontrar la distinción entre estos dos factores fundamentales puede ser una ardua tarea debido a la complejidad de las interacciones entre la DD y el clima, cuyos efectos pueden variar debido a las diferentes clases demográficas (Coulson et al., 2001; Owen-Smith, 2010).

La heterogeneidad espacial y temporal puede afectar a la fuerza de la DD (Wang et al., 2006; Post, 2005) que va disminuyendo desde las latitudes meridionales hasta las latitudes septentrionales. Los ungulados del Ártico están fuertemente influenciados por la variación estocástica del clima (Aanes et al., 2000), como ocurre con las especies alpinas y poblaciones que habitan en el norte de Europa (Jacobson et al., 2004; Mysterud y Østbye, 2006).

Además de la relación intraespecífica, las poblaciones están influenciadas por especies simpátricas que utilizan los mismos o similares recursos para su subsistencia. Las interacciones entre las poblaciones de herbívoros pueden dar lugar a la exclusión de una especie debido a la competencia con otra, dependiendo de la forma en que las especies se repartan los recursos y la dinámica de renovación de éstos. Puede considerarse que la presencia de un gran herbívoro repercute negativamente sobre la de otra especie debido a la competencia interespecífica por los recursos alimenticios (Yoshihara et al., 2008), pero también hay evidencias de la coexistencia entre ungulados de diferentes especies sin experimentar competencia interespecífica, e incluso facilitándose la convivencia (Arsenault y Owen-Smith, 2002), a causa del diferente uso de los recursos, debido por ejemplo, a las diferencias anatómicas en la estructura y tamaño

de la boca (Prins y Olf, 1998). A pesar de que se sabe poco sobre interacciones interespecíficas entre ungulados de climas mediterráneos, algunos estudios sugieren que el corzo sufre competencia interespecífica por el gamo (Focardi et al., 2006; Imperio et al., 2011). Estos estudios muestran que la reducción de la calidad del hábitat producida por el gamo afecta a la calidad fenotípica del corzo en sus fincas de estudio en la costa italiana. La competencia o no-competencia por los recursos es ampliamente aceptada como un mecanismo conductor de la distribución espacial de ungulados (Sinclair y Norton-Griffiths, 1979). Sin embargo, las pruebas o evidencias de competencia o no-competencia (decrecimiento en la abundancia poblacional debido a la competencia o incremento poblacional debido a la no-competencia) en los niveles de población de las comunidades de herbívoros permanecen escasas.

La mayoría de los estudios citados consideran poblaciones con una climatología ártica, templada y africana, pero hasta el momento son escasos los estudios sobre dinámica poblacional de ungulados en climas mediterráneos (McCullough, 2001; Focardi et al., 2002; Imperio et al., 2011). A diferencia de los climas septentrionales, el clima mediterráneo se caracteriza por inviernos suaves, sin apenas nevadas, veranos moderadamente cálidos y variaciones estacionales limitadas por la temperatura. Por lo tanto, se podría especular que para los ungulados en climas mediterráneos, la DD y la competencia interespecífica pueden ser mucho mayores que para especies que habitan en ambientes con una climatología más extrema.

En ambientes mediterráneos, el factor climático más importante podría ser el asociado a las lluvias de primavera y verano, que son generalmente escasas y vienen asociadas con condiciones de temperaturas elevadas. Se espera que grandes episodios de precipitaciones en estos meses produzcan un efecto positivo en la cantidad de la comida disponible para las hembras de ungulados que están en los últimos meses de gestación y primeros de lactancia. En particular, la supervivencia y fecundidad de las hembras primíparas muestran considerables variaciones en estos ungulados y son los factores claves que motivan los cambios en la población (Gaillard et al., 2000). Por tanto, se esperan efectos negativos en la tasa de crecimiento poblacional debido a la competencia intraespecífica así como a los efectos

INTRODUCCIÓN

negativos de la sequía en los meses de verano, a través de una influencia negativa en la fecundidad de las hembras primíparas. Las especies que suelen parir más de una cría, muestran variaciones más pronunciadas, como por ejemplo en el jabalí, las tasas de supervivencia de los ejemplares juveniles durante los meses de verano tienen una importancia relevante en las fluctuaciones poblacionales. Por tanto, podemos pensar que existe una influencia negativa provocada por las duras condiciones meteorológicas en la época de cría, es decir, por ejemplo, un exceso de precipitaciones en los meses de mayo y junio pueden provocar problemas de termorregulación en las crías recién nacidas y provocarles la muerte (Van Moorter et al., 2009). También se espera que la sequía en los meses de verano tenga una influencia negativa en las tasas de crecimiento de estas especies de ungulados.

Hasta el momento, la detección y la adecuada estimación de la DD siguen siendo un desafío. Por ejemplo, los análisis de DD de series temporales de recuentos poblacionales comúnmente recolectados tienen una falta de independencia entre la variable dependiente (correspondiente al eje de ordenadas) y la variable independiente (correspondiente al eje de abscisas). Esto lleva a una variación de muestreo entre los ejes analizados que, si no se contabiliza, crea un sesgo en la estimación que produce una mayor fuerza (y por lo tanto presencia) de la DD de la que realmente existe (Freckleton et al., 2006). En parte debido a este problema, Krebs (1995) estaba convencido de que la búsqueda de la DD mediante series temporales de estimas de abundancia era la mejor manera de detectarla. Los modelos modernos de espacio de estados han permitido sin embargo a los ecólogos superar los problemas con tales datos descomponiendo la variación del muestreo y la variación del proceso (De Valpine y Hastings, 2002; Clark y Bjørnstad, 2004; Dennis et al., 2006), lo que permite utilizar datos de monitoreo ampliamente disponibles para conocer los mecanismos denso-dependientes y denso-independientes que afectan a la dinámica de la población (Stenseth et al., 2003; Wang et al., 2006; Rotella et al., 2009).

Los grandes herbívoros pueden ser particularmente sensibles a los cambios climáticos ya que la competencia relacionada con la densidad del forraje disponible puede agravar los efectos de la variación denso-independiente en el clima y, conjuntamente, afectar fuertemente los

componentes de la aptitud de los herbívoros y por ende, a la dinámica poblacional (Brock, 2007; Creel y Creel, 2009). No es sorprendente que los modelos de espacio de estados se utilicen cada vez más para perfeccionar nuestra comprensión de cómo el clima, la DD y la caza forman colectivamente la dinámica de la población de herbívoros en un mundo cambiante (Sæther et al., 2007; Colchero et al., 2009). Una extensión lógica sería acoplar análisis con modelos de espacio de estados para proporcionar a los gestores medidas del impacto relativo que cada variable (tasa de caza, precipitaciones, etc.) tiene sobre el equilibrio en la abundancia poblacional (Grant y Benton, 2003).

INTRODUCCIÓN

3 Objetivos e Hipótesis de trabajo

Por todo ello, el **objetivo** general de esta tesis es:

Alcanzar un mayor conocimiento sobre las poblaciones de cérvidos en ambiente mediterráneo de cara a una gestión sostenible, y concretamente evaluar el efecto relativo de la caza, el clima y la densidad sobre el tamaño poblacional de dos especies de cérvidos simpátricos, el ciervo Ibérico (*Cervus elaphus hispanicus*) y el gamo (*Dama dama*) en el sur de España. Todo ello enfocado a obtener información aplicada a la gestión y control de poblaciones en condiciones de sobreabundancia.

Esta Tesis es el primer trabajo en el área de estudio que propone: valorar la eficacia de la caza selectiva en el control de poblaciones, considerando a la vez el clima y los posibles efectos de denso-dependencia, e informar sobre datos de capacidad de carga y tasas de caza efectivas para cérvidos mediterráneos.

Los objetivos específicos se detallan a continuación:

1. Validar un programa estandarizado de monitorización de poblaciones para obtener estimas de abundancia fiables, y registrar información detallada sobre extracciones de caza y datos climáticos (Capítulo 1).
2. Estimar las tasas de crecimiento y detectar la posible existencia de factores denso-dependientes influyentes en la dinámica poblacional, aportando información sobre el valor de K en nuestra zona de estudio (Capítulo 2).
3. Valorar la influencia relativa de factores intrínsecos (denso-dependientes) y extrínsecos tales como climatología, caza y competencia interespecífica, sobre la dinámica poblacional de ciervos y gamos, mediante:

OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE TRABAJO

- a. Un modelo lineal generalizado utilizando las estimas de abundancia obtenidas a través del procedimiento *Distance Sampling* (Capítulo 3).
 - b. Un modelo de espacio de estados bajo un enfoque Bayesiano utilizando los conteos directos de las estimas de abundancia. Este modelo permite corregir los posibles errores de muestreo en estas estimas (Capítulo 4).
4. Determinar las implicaciones de los factores influyentes en la dinámica poblacional sobre la gestión cinegética (Capítulos 2, 3 y 4).

Las **hipótesis** de trabajo que planteamos son las siguientes:

Autores como McCullough (1999), en ecosistemas mediterráneos en condiciones cercanas al límite de la capacidad de carga, detectan denso-dependencia funcionando como un mecanismo de auto-regulación y afectando a las tasas de reclutamiento y crecimiento poblacional. En poblaciones con influencia denso-dependiente la mortalidad decrece o los nacimientos aumentan cuando bajan las densidades de población y vice-versa. Debido a que en las últimas décadas las poblaciones de ungulados de esta zona han registrado altas densidades de población, cercana o incluso por encima de la capacidad de carga ecológica (Azorit, 2005), la principal hipótesis de trabajo es: **(1)** será posible detectar la existencia de denso-dependencia (DD) afectando la dinámica poblacional de ciervos y gamos en ambas fincas de estudio.

Casi en ausencia de depredadores naturales en la zona (Muñoz-Cobo et al., 2000) la caza se convierte en el regulador de las poblaciones de cérvidos, y esperamos: **(2)** detectar una influencia negativa de la caza de hembras sobre las tasas de crecimiento poblacional, constituyendo ésta una herramienta de interés para el control de poblaciones en situación de sobreabundancia.

Como fuente directa de mortalidad, la caza actúa eliminando individuos de la población pero como efecto de la reducción local de la competencia

intraespecífica puede resultar en: incrementos en las tasas reproductivas, disminución de la mortalidad natural o incremento de la supervivencia. Los mecanismos compensatorios pueden dejar el tamaño de la población en niveles similares a los de antes de la caza (Putman et al., 2005). Por ello, una hipótesis adicional **(3)** es: que si hay DD, ésta puede reducir la eficacia de la caza en el control de poblaciones y obligar a los gestores a un manejo más dinámico.

Habiéndose detectado en el área de estudio solapamiento en la dieta de ambas especies de cérvidos (Azorit et al., 2012a) esperamos **(4)** detectar competencia interespecífica especialmente en situaciones con densidades más altas, posiblemente coincidiendo con reducción de recursos disponibles (Fowler, 1987).

En ambientes mediterráneos las restricciones climáticas son especialmente duras debido a la alta xericidad estival y a la sequía, por lo que esperamos **(5)** una fuerte influencia negativa de las restricciones ambientales del verano en lugar de en invierno como ocurre en zonas de climas fríos. También esperamos que la sequía tenga un efecto más alto a medida que las densidades de población son más altas **(6)**. Y **(7)** esperamos un fuerte efecto del clima modulando la fuerza de la DD de manera similar a lo que ocurre con las temperaturas bajas extremas en poblaciones de climas fríos (Aanes et al., 2000).

OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE TRABAJO

4 Metodología General

Como se ha comentado antes, la detección de la existencia de DD en las fluctuaciones poblacionales es muy importante en estudios de teoría ecológica, así como para el control y el manejo de la población. Sin embargo, aún no se ha alcanzado consenso sobre el método más fiable para detectarla. La estimación adecuada de la denso-dependencia sigue siendo un desafío y, en muchos casos, su presencia y/o efectos pasan desapercibidos. Por ello, y para hacer posible una evaluación más global y fiable de los resultados, se ha utilizado un amplio conjunto de métodos e inferencias estadísticas, incluyendo modelos de regresión lineal, modelos lineales generalizados y modelos de espacio de estados bajo enfoque Bayesiano, como se detalla a continuación.

4.1 Modelos para el estudio de factores denso-dependientes

El reciente uso de curvas de crecimiento poblacional se centra en modelos de ecuaciones diferenciales (también llamados “modelos de poblaciones finitas”). Estos modelos son más apropiados que su versión integral en aplicaciones prácticas. Sin embargo, las versiones integrales de las mismas parecen ajustarse mucho mejor a las curvas de crecimiento de los datos, y esto hace cuestionarse la utilidad práctica de sus versiones en ecuaciones diferenciales.

El modelo logístico generalizado es el primer modelo integral considerado en este trabajo dado en Nelder (1961) y Pella y Tomlinson (1969), pero más conocido en Ayala et al. (1973), y el modelo a menudo denominado theta-logístico es:

$$N_t = [K^{-z} - (K^{-z} - N_0^{-z})e^{-rzt}]^{-1/z}.$$

METODOLOGÍA GENERAL

El modelo logístico tradicional es el segundo modelo considerado y se utiliza en la mayoría de los textos de ecología para representar el crecimiento denso-dependiente. Este es un caso particular del modelo logístico generalizado cuando $z = 1$, y tiene tres parámetros, uno de los cuales depende del tamaño poblacional inicial:

$$N_t = \frac{K}{1 + ce^{-rt}}, \quad c = \frac{K}{N_0} - 1.$$

El modelo de Gompertz se ha utilizado ampliamente como un modelo para detectar DD. Su versión integral es de la forma:

$$N_t = Ke^{-at} \log(N_0/K).$$

En los tres modelos anteriores, K es el valor asintótico (capacidad de carga), r es la máxima tasa de crecimiento, z es el parámetro que controla el punto de inflexión en la curva de crecimiento y N_0 representa el tamaño inicial de la población cuando a es un término compuesto.

Utilizamos cinco modelos en forma de ecuaciones diferenciales que pueden expresarse como tasas de crecimiento poblacional (r_t) mediante un simple reordenamiento, es decir,

$$r_t = \frac{N_t}{N_{t-1}} - 1.$$

Teniendo en cuenta los comentarios sugeridos por Eberhardt y Simmons (1992), pensamos que es preferible estimar la tasa de crecimiento poblacional (r_t) asumiendo un modelo geométrico, $\lambda = (1 + r)$, en vez de un modelo exponencial $\lambda = e^r$. La ventaja aparente de utilizar r_t es que elude la necesidad de estimar un tamaño poblacional inicial (N_0). El trabajo de Sibly et al. (2005) se basa en r_t .

Los cinco modelos son de la forma:

El modelo theta-logístico (Thomas et al., 1980):

$$N_t = N_{t-1} \exp\left(r \left[1 - \left(\frac{N_{t-1}}{K}\right)^z\right]\right).$$

Para r “pequeños”, los primeros dos términos de una expansión en serie llevan al modelo logístico generalizado:

$$N_t = N_{t-1} + rN_{t-1} \left[1 - \left(\frac{N_{t-1}}{K}\right)^z\right].$$

El modelo de Ricker (Ricker, 1954), desarrollado como un modelo de reclutamiento es:

$$N_t = N_{t-1} \exp\left(r \left[1 - \left(\frac{N_{t-1}}{K}\right)\right]\right).$$

Los dos primeros términos de la expansión en serie nos llevan al modelo logístico ordinario, expresado como una ecuación diferencial:

$$N_t = N_{t-1} + rN_{t-1} \left[1 - \left(\frac{N_{t-1}}{K}\right)\right].$$

El modelo de Gompertz en la forma utilizada por Dennis et al. (2006) viene dado de la forma:

$$N_t = N_{t-1} \exp(r + b \log(N_{t-1}))$$

y el modelo de Ricker utilizado en Imperio et al. (2011) viene dado por:

$$N_t = N_{t-1} \exp(r + bN_{t-1}).$$

Es conveniente utilizar una transformación logarítmica $X_t = \log(N_t)$ para linealizar el modelo. De esta forma, se puede utilizar un ajuste por mínimos cuadrados para encontrar valores iniciales y usarlos en los ajustes finales utilizando ajustes no-lineales por mínimos cuadrados (la mayoría de los estudios utilizan la forma lineal para realizar test de hipótesis sobre DD).

El método más común para evaluar la DD consiste en ajustar una recta de regresión entre la tasa de crecimiento poblacional en el instante t (variable dependiente) y el tamaño poblacional en el instante $t - 1$, (Fowler, 1987). La medida de la fuerza de la DD requiere determinar el modelo apropiado de DD (May y Oster, 1976), para ver los diferentes modelos existentes. Hasta ahora, la mayoría de los estudios se han centrado en la forma de la DD tanto para la tasa de crecimiento como para el tamaño poblacional (Owen-Smith, 2006). Cuando se utilizan test para probar la existencia o no de DD utilizando tasas demográficas, sólo se utilizan unos pocos modelos, como por ejemplo el lineal (Albon et al., 2000), o el logístico (Festa-Bianchet et al., 2003).

La fuerza de la DD, puede medirse con un simple modelo de regresión lineal (sin considerar grupos de edad). En este modelo la DD se define como la pendiente de la recta de regresión entre el logaritmo natural del tamaño poblacional en el instante t y el logaritmo del tamaño poblacional en el instante $t - 1$. Una pendiente negativa indica DD.

Como vimos anteriormente, los modelos más comunes para detectar la DD son los modelos estocásticos de Ricker y Gompertz. Utilizamos ambos modelos para detectar la presencia de DD (una pendiente negativa indica la presencia de DD), representando gráficamente los índices de densidad N_{t-1} frente a N_t , así como el ajuste de regresión siendo r_t la variable dependiente y N_{t-1} la variable independiente, permitiéndonos una visualización de la DD, como sugiere Turchin (2003). Los parámetros de los modelos se ajustan por mínimos cuadrados.

Una metodología alternativa a los modelos clásicos de Ricker y Gompertz, es el modelo autorregresivo de series temporales. El proceso autorregresivo proporciona un modelo poblacional donde la magnitud de un elemento en serie depende linealmente del valor de uno o más elementos anteriores, más la magnitud de un elemento aleatorio. Para estimar los parámetros del modelo se utilizan las ecuaciones de Yule-Walker (Royama, 1992; Bjørnstad et al., 1995). El tamaño poblacional N_t viene influenciado por el tamaño poblacional en el instante $t - 1, t - 2, \dots, t - k$, mediante los coeficientes $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_k$. La presencia de DD viene dada por el valor β_1 , la

presencia de DD retrasada viene dada por el valor β_2 y así sucesivamente para los diferentes retrasos hasta llegar a k . Utilizamos las gráficas de la función de autocorrelación (ACF) para decidir el orden correcto de los retrasos del modelo autorregresivo AR(k).

Una variante del modelo autorregresivo es la que propusieron Berryman y Turchin (2001), que usaron la función de correlación parcial (PRCF) utilizando como variable dependiente la tasa poblacional, que considera la correlación parcial entre la tasa de crecimiento poblacional $r_t = \log(N_t/N_{t-1})$ y el logaritmo natural de la abundancia en instantes previos, es decir $\log(N_{t-1}), \log(N_{t-2}), \dots, \log(N_{t-k})$ y obtuvieron buenos resultados con el objetivo de detectar DD y DD retrasada.

El modelo más reciente y ampliamente utilizado para la detección de DD es el modelo de espacio de estados, que utiliza el filtro de Kalman (Kalman, 1960) para su construcción. El método consiste en ajustar un modelo de crecimiento poblacional de tipo Gompertz como un modelo de espacio de estados, utilizando las funciones de verosimilitud y verosimilitud restringida dadas en Dennis et al. (2006). El objetivo de este método es intentar corregir, en la medida de lo posible, los errores de medida inherentes en el muestreo de la población que producen sesgo en las estimas de la fuerza de la DD.

4.2 Modelos lineales generalizados para el estudio de los factores denso-dependientes y denso-independientes

Utilizamos los Modelos Lineales Generalizados (GLM) como una extensión de los modelos de regresión lineal múltiple, mediante los cuales observamos si existe relación (y el tipo de esta) de los factores denso-dependientes y denso-independientes sobre el crecimiento poblacional de nuestros ungulados de estudio.

Los modelos de regresión lineales se basan en tres supuestos: los errores siguen una distribución Normal, la varianza es constante y la variable respuesta se relaciona linealmente con las variables independientes.

En muchas ocasiones, sin embargo, nos encontramos con que uno o varios de estos supuestos no se cumplen. Por ejemplo, es muy común que a medida que aumenta la media de la muestra, aumente también su varianza. Estos problemas se pueden solucionar mediante la transformación de la variable respuesta. Sin embargo, estas transformaciones no siempre consiguen corregir la falta de normalidad, la heterocedasticidad (varianza no constante) o la no linealidad de nuestros datos. Además, muchas veces resulta difícil interpretar los resultados obtenidos. Una alternativa a la transformación de la variable respuesta y a la falta de normalidad es el uso de los modelos lineales generalizados. Los modelos lineales generalizados son una extensión de los modelos lineales que permiten utilizar distribuciones no normales de los errores (binomial, Poisson, binomial negativa, gamma, etc) y varianzas no constantes. Ciertos tipos de variables respuesta sufren invariablemente la violación de estos dos supuestos de los modelos normales y los GLM ofrecen una buena alternativa para tratarlos.

4.3 Modelo de espacio de estados bajo un enfoque Bayesiano para el estudio de los factores denso-dependientes y denso-independientes

De manera general, las series temporales de estimas de abundancia para grandes herbívoros incluyen de manera inherente errores de observación y errores de proceso. Para intentar corregir en la medida de lo posible estos errores, utilizamos modelos de espacio de estados bajo un enfoque Bayesiano (BSSM). Utilizaremos estos modelos para encontrar la relación que mantienen los factores denso-dependientes y denso-independientes sobre el crecimiento poblacional, al igual que hacíamos con los GLM. La ventaja de dicho modelo sobre el GLM es que consta de dos niveles para detectar ambos procesos de error. En el primer nivel, el proceso del sistema modela el proceso ecológico subyacente, en este caso el crecimiento poblacional (y por lo tanto la abundancia) a través del tiempo y

su estocasticidad inherente. En el segundo nivel, el proceso de observación considera el error asociado con el método de estimación de la población. La detección del error de observación es la principal ventaja que proporcionan los modelos de espacio de estados con respecto a otros modelos de dinámica poblacional. De manera general, la DD puede detectarse en un enfoque como un proceso de primer orden, por ejemplo, una relación negativa entre N_t y N_{t-1} . Un modelo de espacio de estados ampliamente utilizado para detectar la DD es el modelo autorregresivo de Gompertz de primer orden. El objetivo es determinar los factores que afectan a la variación, descomponiendo las estimaciones del proceso de estado y del proceso de observación, y en general la variación en la DD.

Los modelos de espacio de estados Bayesianos pueden analizarse utilizando un muestreador de Gibbs, que es una modificación del algoritmo de Metropolis-Hastings, esto es, un algoritmo Bayesiano de Monte Carlo vía cadenas de Markov (MCMC). Una cadena de Markov es un modelo matemático de sistemas estocásticos donde los estados dependen de probabilidades de transición, es decir, el estado actual sólo depende del estado anterior. El método de Monte Carlo es un método no determinístico usado para aproximar expresiones matemáticas complejas y costosas de evaluar con exactitud.

Las técnicas de Monte Carlo vía cadenas de Markov permiten generar, de manera iterativa, observaciones de distribuciones que difícilmente podrían simularse utilizando métodos directos. La idea básica es muy simple: construir una cadena de Markov que sea fácil de simular y cuya distribución de equilibrio corresponda a la distribución final que nos interesa. Este método es utilizado por el software Bayesiano WinBugs y por el paquete *R2Jags* implementado en R para simular las distribuciones con las que se obtienen sus resultados. Esto permite la representación de la solución de un problema en función de una población hipotética. Estos problemas dependen de factores aleatorios o se pueden asociar a un modelo probabilístico artificial.

Una cadena de Markov o modelo de Markov es un tipo especial de proceso estocástico discreto en el que la probabilidad de que ocurra un

evento depende del evento inmediatamente anterior. En efecto, las cadenas de este tipo tienen memoria, “recuerdan” el último evento y esto condiciona las posibilidades de los eventos futuros. Esta dependencia del evento anterior distingue a las cadenas de Markov de las series de eventos independientes, como tirar una moneda al aire o un dado.

El algoritmo de Metropolis-Hastings es una cadena de Markov Monte Carlo que se utiliza para la obtención de una secuencia de muestras aleatorias a partir de una distribución de probabilidad para el que el muestreo directo es difícil. Esta secuencia se puede utilizar para aproximar la distribución. El muestreador de Gibbs es un algoritmo para generar una muestra aleatoria a partir de la distribución de probabilidad conjunta de dos o más variables aleatorias. Se trata de un caso especial del algoritmo de Metropolis-Hastings y, por lo tanto, es una MCMC.

La aproximación Bayesiana requiere proporcionar al modelo de espacio de estados unas distribuciones de probabilidad a priori para los parámetros involucrados en el modelo. Las distribuciones a posteriori del modelo se obtienen mediante aplicaciones sucesivas del Teorema de Bayes utilizando un gran número de simulaciones usando el muestreador de Gibbs.

Las distribuciones a posteriori para los parámetros relacionados con la DD y los errores de los procesos de estado y de observación se resumen mediante su media, la distribución de densidad a posteriori para los parámetros y unos intervalos de confianza creíbles al nivel de confianza del 95%, similares a los intervalos de confianza en el enfoque frecuentista.

5 Resultados

RESULTADOS



**5.1 CAPÍTULO 1. ESTIMAS DE ABUNDANCIA,
ANIMALES CAZADOS Y DATOS CLIMÁTICOS**

CAPÍTULO 1

Capítulo 1: Estimaciones de abundancia, animales cazados y datos climáticos

Introducción

Los análisis de series temporales de índices de estimaciones de abundancia son las aproximaciones más utilizadas para investigar los cambios en la población (Post, 2005). Estas aproximaciones proporcionan una descripción cuantitativa de los patrones de fluctuación y se utilizan para estimar la relación entre el tamaño poblacional y la tasa de crecimiento (Turchin, 2003). La calidad e idoneidad de los datos a lo largo del tiempo son a veces cuestionados, y constituyen los principales puntos críticos para obtener inferencias fiables sobre las características de la población (Carrete et al., 2008).

Las estimaciones del tamaño poblacional vienen limitadas por los siguientes tres factores: la escala espacial en la cual se miden las fluctuaciones de la densidad (Carrete et al., 2008), los errores en los censos de la estimación poblacional (Freckleton et al., 2006) y los índices relativos a la abundancia poblacional (Ranta et al., 2008).

La obtención de estimaciones precisas de la abundancia poblacional suele ser un problema debido a la incertidumbre en la obtención de la muestra, ya que resulta muy difícil observar a los animales, y al gran tiempo necesario para poder completar el estudio de la vida de la población de ungulados, (Månsson et al., 2007). Una buena alternativa consiste en utilizar índices relativos de abundancia, realizando un seguimiento de la variación interanual del tamaño de la población. Estos índices son por tanto comúnmente usados para estimar la tasa de crecimiento poblacional (Kilpatrick et al., 2005), para probar la influencia de los factores medioambientales en el tamaño poblacional (Post, 2005), así como para la gestión de poblaciones (Morellet et al., 2001; Kilpatrick et al., 2005).

CAPÍTULO 1

En las últimas décadas, las técnicas de muestreo de vertebrados terrestres han sido aplicadas con intensidad en España para algunos grupos animales, especialmente en aves. Sin embargo, no se ha prestado la misma atención a los grandes mamíferos, probablemente debido a que, como comenta G. Álvarez (Álvarez, 1988), sus amplios dominios vitales, hábitos preferentemente nocturnos, y en muchos casos, reducidos tamaños de población, dificultan su observación, y en consecuencia, la rentabilidad de su estudio.

Las estimas poblacionales se realizan a través de métodos directos o indirectos, basadas en diferentes diseños de muestreo y programas de análisis de datos que dependen de las posibilidades y/u objetivos del investigador. Las técnicas directas aportan no sólo estimas de densidad, sino también información incluso sobre la estructura de la población sex-ratio, estructura de edad y composición de grupo (Braza et al., 1994). Los métodos directos se basan en observación directa de los animales a través de itinerarios de censo, tomando unidades de muestreo representadas en bandas de terreno definidas por el itinerario que recorre un observador. Éste ubica en el espacio a los individuos observados para poder estudiar posteriormente la evolución de su detectabilidad en función de la distancia a su línea de progresión (Tellería, 1986).

Sin embargo, los métodos directos pueden resultar un problema en su aplicación en el terreno: tamaño de las áreas de muestreo, itinerarios, etología y estacionalidad de los movimientos de ungulados, etc. Este impedimento hace optar en ocasiones a otro tipo de herramientas, como son los métodos indirectos. Estos métodos se basan en el recuento de signos o señales de presencia como huellas o excrementos, y en la supuesta correlación lineal y positiva entre la cantidad de signos evidenciados y la abundancia de la especie en cuestión (Caughley, 1977).

Generalmente se estiman densidades mediante programas de tratamientos de datos como Distance Sampling (Thomas et al., 2002; Buckland et al., 2004) para datos procedentes de diseños de muestreos lineales. Este método es utilizado para la obtención de datos de abundancia en ciervos y gamos en las fincas de estudio.

Densidad y tamaño poblacional

Métodos

Desde 1997, en los centros de Lugar Nuevo (LN) y Selladores-Contadero (SC) se han implementado importantes cambios en el tipo de manejo y gestión con el objetivo de solventar el problema de sobreabundancia. Desde entonces la gestión ha ido encaminada a una reducción en la densidad de población de cérvidos a través de planes de caza selectiva y a la supresión de alimentación suplementaria.

Simultáneamente a todas estas medidas se implementó un programa de monitorización de las poblaciones incluyendo muestreos estandarizados para estimas anuales de abundancia y un registro detallado de resultados de extracciones de caza. El objetivo es obtener información sobre los efectos a medio y largo plazo del tipo de gestión aplicada. De este programa se han obtenido series temporales de más de 16 años consecutivos de estimas de densidad a través de métodos Distance Sampling y los datos de los resultados de las cacerías según especie, edad y sexo.

La monitorización de la abundancia a través de métodos de Distance Sampling empezó a implementarse en 1997 y en 1999 se puso a punto el procedimiento estandarizado que se repite anualmente tras realizarse un estudio piloto siguiendo la metodología de Buckland et al. (2004). Los conteos directos de cérvidos se toman a lo largo de transectos lineales desde finales de septiembre hasta principios de octubre, antes del comienzo de las monterías. Se toman 15 transectos lineales en LN (300 km de recorrido) y 12 transectos en SC (240 km de recorrido) durante tres días consecutivos, utilizando cuatro vehículos todoterreno. En cada uno de los cuatro vehículos van dos especialistas que son los encargados de llevar a cabo los conteos, recogiendo la información relativa al número de grupos, tamaño del grupo, sexo y edad de cada individuo, además de las distancias perpendiculares de detección a la línea de transecto.

Distance Sampling es uno de los softwares más usados en el estudio de poblaciones de especies animales, desde invertebrados hasta mamíferos. Este programa modela la probabilidad de detectabilidad de un animal

CAPÍTULO 1

mediante un muestreo a distancia, donde los modelos de función de detectabilidad se obtienen a partir de las distancias del transecto. Distance Sampling se basa en el concepto de que no todos los animales serán observados durante el itinerario debido a barreras visuales (cobertura vegetal, orografía irregular, etc) que puedan causar un error en los observadores (Buckland et al., 2004). Los animales presentan distintas funciones de probabilidad y modelos de detección de probabilidad que dependen de la distancia del observador. En realidad, la función de detectabilidad no depende sólo de la distancia, depende de la habilidad del observador, las características individuales de los animales o las condiciones ambientales del entorno y el momento. Sin embargo, cuando los animales son detectados a distancia cero con certeza, se toma una medida muy ajustada del modelo de la función de detección (Buckland et al., 2004).

Distance Sampling comprende un conjunto de técnicas basadas en la medición de distancias a objetos desde una línea (transecto lineal) o un punto, con objeto de estimar la abundancia de objetos (densidad). En ocasiones, algunos individuos presentes en las parcelas o áreas de muestreo no son detectados, y por tanto, no son registrados, por lo que estimar la probabilidad de detección de los individuos es una parte fundamental de la estima de la abundancia de la población.

Las premisas imprescindibles que se tienen que cumplir para poder utilizar el programa con garantías son las siguientes (Thomas et al., 2010):

1. Los objetos que se localizan justo sobre la línea de progresión siempre son detectados con certeza.
2. Los objetos se detectan (se miden y se registran) en su localización inicial, antes de cualquier reacción o movimiento en respuesta a los observadores. Es importante la detección del individuo antes del movimiento, pues la estima trabaja con distancias perpendiculares de los mismos a su posición en la línea o punto.
3. La medición de la distancia perpendicular (y ángulos en su caso) ha de hacerse correctamente, obteniendo los mayores niveles posibles de exactitud y precisión.

Las características principales del programa (Buckland et al., 2001) son las siguientes:

- Permite diseñar y planificar censos mediante mallas sistemáticas o aleatorias.
- El análisis se realiza sobre individuos o sobre grupos de individuos detectados, en cuyo caso realiza un análisis previo de estimación del tamaño medio de los grupos mediante regresión o media aritmética, si la anterior no es significativa.
- Admite el truncamiento de los datos a partir de una distancia o por porcentaje de datos.
- Si se desea, agrupa los datos en intervalos manuales o automáticos, para obtener un mejor ajuste.
- Las funciones de distribución, en este caso funciones de detectabilidad, que se usan para el análisis son: semi-normal, uniforme, de Hazard y exponencial negativa, todas con ajuste de coseno, polinomial simple o polinomial de Hermite.
- La selección secuencial de los mejores ajustes puede realizarse mediante el criterio de información de Akaike (AIC) o mediante el criterio de información Bayesiano (BIC).
- Se puede estratificar el cálculo de la densidad, la tasa de defecación, la función de detectabilidad y la estimación del tamaño medio del grupo. La estratificación puede ser previa o posterior al análisis. La estratificación se puede aplicar a una o a todas las estimaciones que se realizan en cada análisis, y puede ser aplicada a la estimación del tamaño de grupo (si los animales se agrupan de distinta forma en cada estrato), la función de detección (si la detectabilidad de los animales varía de una zona a otra), el cálculo de la tasa de encuentro (*encounter rate*) o número de contactos (grupos de animales) por unidad de longitud recorrida, o la estimación de la densidad, aunque esta última no se estratifica, ya que es función de las tres estimaciones anteriores.

CAPÍTULO 1

- Se permite hacer un análisis de múltiples covariables, donde además de la distancia, se pueden incluir otras variables, como el tamaño de los grupos, para aumentar el ancho de banda efectivo.

Resultados y discusión

Del estudio preliminar se concluyó que era necesario un recorrido mínimo de 75 km para la obtención de coeficientes de variación por debajo del 20%, tasa considerada indicativa de un nivel de precisión adecuado para propósitos de manejo (Skalski et al., 2005).

Las estimas de abundancia de los 16 años de estudio considerados pueden verse en la Figura 3. La población de ciervos en LN tiende a decrecer mientras que la población de gamos en SC tiende a crecer. Ambas poblaciones de ciervos y gamos fluctúan anualmente aunque se aprecia un decrecimiento más acusado para los ciervos de ambas fincas. En los histogramas de distancias perpendiculares de detectabilidad se observa que las distancias entre 150 y 300 m reflejan buenos resultados de probabilidad de detección (Figura 4).

En LN se observan un promedio de 972 ciervos con límites comprendidos entre 502 y 1739 individuos y 433 gamos con límites comprendidos entre 270 y 598 individuos. En SC se observan un promedio de 801 ciervos con límites comprendidos entre 392 y 1246 individuos y 90 gamos con límites comprendidos entre 21 y 240 individuos, en un promedio de 570, 454, 197 y 38 grupos respectivamente (ver Tablas 1 y 2).

Los valores de la tasa de encuentro (ER_m) presentan siempre una buena influencia en la probabilidad de detección, por encima del tamaño medio del clúster. Los valores más altos de ER_m fueron observados para los ciervos de ambas fincas con una media de 1.98 para los de LN y 1.78 para los de SC. Mientras que para los gamos, los valores medios de ER_m fueron de 0.72 para los de LN y de 0.27 para los de SC, habiendo diferencias significativas entre ellos ($p < 0.0001$) (ver Tablas 1 y 2). Los valores de ER_m están relacionados con los coeficientes de variación de las estimas de

densidad (CV D%), excepto para el caso de los gamos de SC, donde hay algunos valores estimados del CV que están por encima del 20%.

Los valores promedios de la densidad estimada obtenidos por el programa Distance Sampling (DDS), para los ciervos de LN es 22.66 ± 5.93 ciervos/km² y de SC es 17.64 ± 3.93 ciervos/km² (media \pm desviación típica). Los ciervos son más abundantes en LN que en SC con una población total estimada por el programa Distance Sampling (PDS) de 1908.07 ± 509.83 y 1760.80 ± 392.51 ciervos, respectivamente. Los valores de PDS para los gamos son menores que los de los ciervos, con un promedio de 647.33 ± 277.25 gamos en LN y 150.47 ± 141.26 en SC y con una densidad DDS de 7.84 ± 3.32 y 1.59 ± 1.77 gamos/km² respectivamente.

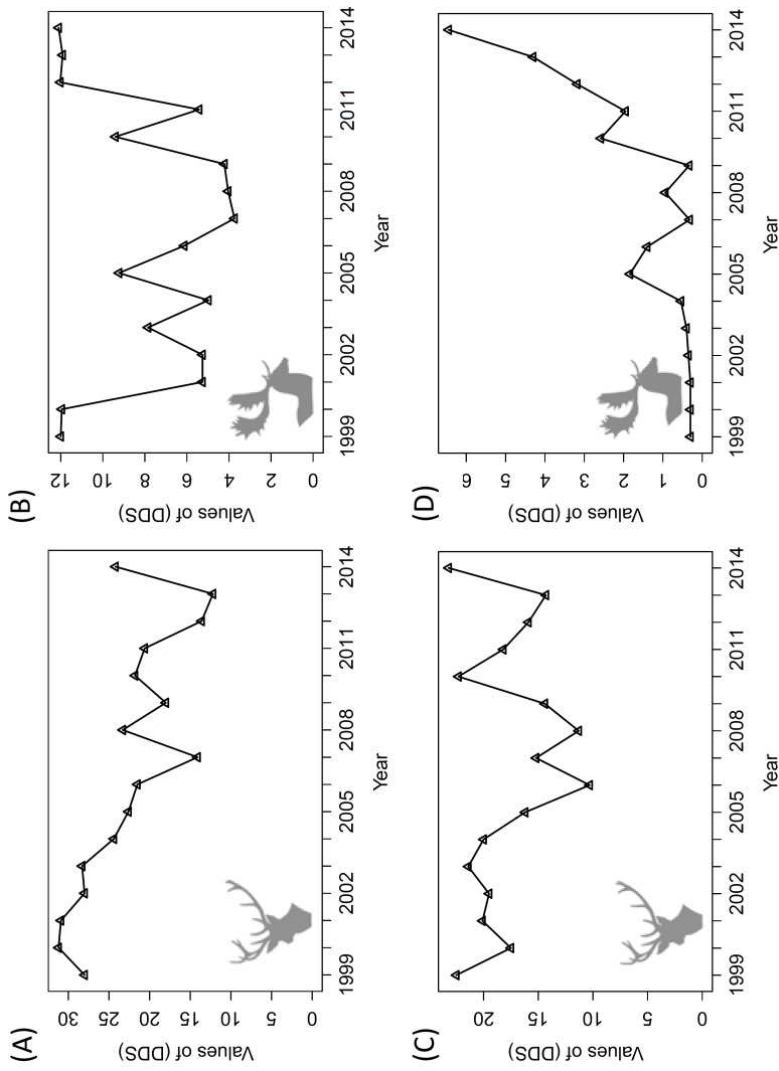


Figura 3: Series temporales de la tendencia poblacional DDS de ciervos (*Cervus elaphus hispanicus*) y gamos (*Dama dama*) a través de los 16 años consecutivos de estudio, A y C corresponden a los ciervos y B y D corresponden a los gamos de LN y SC, respectivamente.

Tabla 1: Resultados del Distance para ciervos de LN y SC. Donde Td: es la distancia de truncamiento, b: número de intervalos iguales para el binning de los datos, ni: número de individuos detectados, nc: número de grupos detectados, mcs: media del tamaño de los grupos obtenidos para cada muestra, Erm: tasa de encuentro, CV D%: coeficiente de variación de la estima de densidad.

Ciervos							
Survey	Td	b	ni	nc	mcs	ERm	CV D%
2014-LN	250	7	720	363	2.03	1.82	7.14
2014-SC	300	6	670	296	2.23	1.85	16.71
2013-LN	290	6	502	260	1.97	1.30	6.58
2013-SC	300	6	392	197	1.89	1.23	12.30
2012-LN	250	7	700	363	1.68	1.05	8.12
2012-SC	300	6	840	407	2.20	1.69	7.75
2011-LN	225	6	792	456	1.79	1.49	7.30
2011-SC	290	5	909	486	1.69	1.86	6.71
2010-LN	200	5	944	558	1.67	1.83	6.38
2010-SC	250	7	1117	556	1.77	2.40	6.12
2009-LN	290	6	845	537	1.53	1.81	4.38
2009-SC	300	5	735	386	1.80	1.60	7.19
2008-LN	290	7	1350	723	1.66	2.40	6.40
2008-SC	300	8	592	317	1.70	1.32	7.34
2007-LN	250	6	728	455	1.53	1.52	9.12
2007-SC	225	6	632	382	1.55	1.59	7.62
2006-LN	300	6	1006	631	1.56	2.22	8.20
2006-SC	250	8	534	338	1.51	1.41	6.43
2005-LN	200	8	905	586	1.43	1.95	5.52
2005-SC	300	10	811	534	1.42	2.23	6.27
2004-LN	225	5	1046	671	1.54	2.24	6.95
2004-SC	225	13	706	440	1.58	1.83	6.43
2003-LN	275	8	1360	807	1.65	2.69	10.80
2003-SC	150	5	808	489	1.65	2.04	8.26
2002-LN	300	4	1739	1000	1.73	3.33	5.45
2002-SC	300	4	1093	551	1.87	2.30	6.99
2001-SC	290	5	1246	665	1.74	1.91	6.54
2000-SC	250	8	795	294	1.84	1.82	10.20
1999-SC	290	0	941	465	1.91	1.87	8.42

CAPÍTULO 1

Tabla 2: Resultados del Distance para gamos de LN y SC. Donde Td: es la distancia de truncamiento, b: número de intervalos iguales para el binning de los datos, ni: número de individuos detectados, nc: número de grupos detectados, mcs: media del tamaño de los grupos obtenidos para cada muestra, Erm: tasa de encuentro, CV D%: coeficiente de variación de la estima de densidad.

Gamos							
Survey	Td	b	ni	nc	mcs	ERm	CV D%
2014-LN	200	5	565	188	2.82	0.94	11.75
2014-SC	290	3	240	83	2.57	0.69	26.30
2013-LN	200	5	499	157	3.02	0.79	11.74
2013-SC	225	4	115	39	3.41	0.32	14.86
2012-LN	200	5	500	270	2.29	0.89	8.79
2012-SC	290	3	140	80	2.34	0.66	14.61
2011-LN	200	5	321	146	1.96	0.55	12.71
2011-SC	200	4	192	72	2.51	0.30	17.31
2010-LN	260	8	598	280	2.17	0.94	9.38
2010-SC	225	4	159	38	2.43	0.36	17.60
2009-LN	200	5	270	132	2.01	0.46	16.30
2009-SC	275	3	25	12	1.85	0.14	37.71
2008-LN	275	4	368	174	1.98	0.58	9.92
2008-SC	275	12	37	23	1.71	0.10	39.89
2007-LN	275	5	249	126	2.06	0.42	13.46
2007-SC	250	3	31	16	1.58	0.07	39.10
2006-LN	300	6	441	204	2.07	0.69	11.28
2006-SC	225	8	75	35	1.84	0.15	20.70
2005-LN	275	10	482	247	2.36	0.82	13.46
2005-SC	200	8	89	57	1.50	0.24	21.29
2004-LN	275	5	342	156	1.92	0.52	11.38
2004-SC	250	14	24	16	1.50	0.07	17.46
2003-LN	300	5	565	261	2.09	0.89	11.34
2003-SC	300	0	26	16	1.63	0.10	35.79
2002-LN	300	8	431	216	1.98	0.72	10.15
2002-SC	120	2	21	9	1.50	0.15	31.97
2001-SC	275	3	23	12	1.75	0.14	35.21
2000-SC	250	3	15	8	1.58	0.07	39.10
1999-SC	-	-	-	-	-	-	-

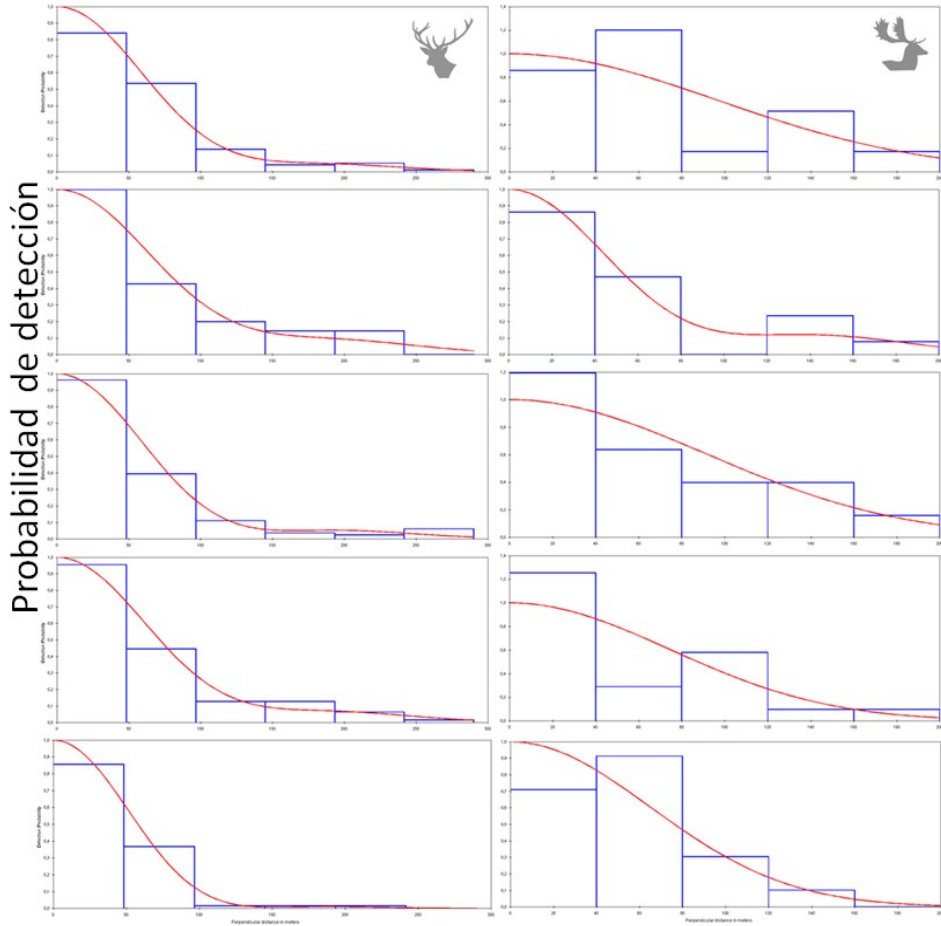


Figura 4: Probabilidad de detección de ciervos y gamos en Lugar Nuevo durante los muestreos de 2014. Los histogramas indican la distribución de los avistamientos y la curva la función de detección del modelo con mejor ajuste para cada tipo de muestreo: la mayoría representan resultados de muestreos lineales generales con post-estratificación, con las observaciones truncadas a 250 o 300 metros y los mejores estimadores han resultado ser la función ajustada al coseno “Hazard-cosine” y las series de Fourier con la función uniforme ajustada al coseno.

Series temporales de ciervos y gamos cazados en el área de estudio

Desde finales de los años 90, la caza selectiva anual se realiza durante los meses comprendidos entre octubre y febrero y de esta forma se reducen los problemas de sobreabundancia poblacional. En LN y SC, la caza de rececho, gestionada año tras año por el mismo personal, ha sido el método más utilizado en lugar de las monterías que se suelen practicar en Sierra Morena.

Con el objetivo de reducir las grandes poblaciones de gamos, se programa un gran esfuerzo de caza de hembras ya que es una especie alóctona en comparación con el ciervo ibérico. Debido al desequilibrio inicial en la edad y el sexo, la caza empezó enfocándose en las hembras, crías y machos que presentaban cornamentas de baja calidad cinegética.

Los resultados de caza recogidos en las dos fincas de estudio son el número total de ciervos y gamos cazados en un año (por edad y sexo). El porcentaje de hembras de ciervo cazadas representan alrededor del 41.12% del total en LN y sobre el 47.38% en SC. El porcentaje de hembras de gamo cazadas representan el 45.71% del total cazado en LN y resultados similares se han obtenido para SC, donde las hembras representan el 39.93% del total cazado. Las crías y los ejemplares juveniles han sido los menos cazados, excepto para los gamos de LN en donde las crías representan alrededor del 28% del total cazado.

La Figura 5 muestra la tendencia temporal del total de ciervos y gamos cazados en las dos fincas durante los años de estudio. Como puede verse, de manera general, la caza de cérvidos tiende a disminuir a lo largo del tiempo a excepción de los gamos en SC.

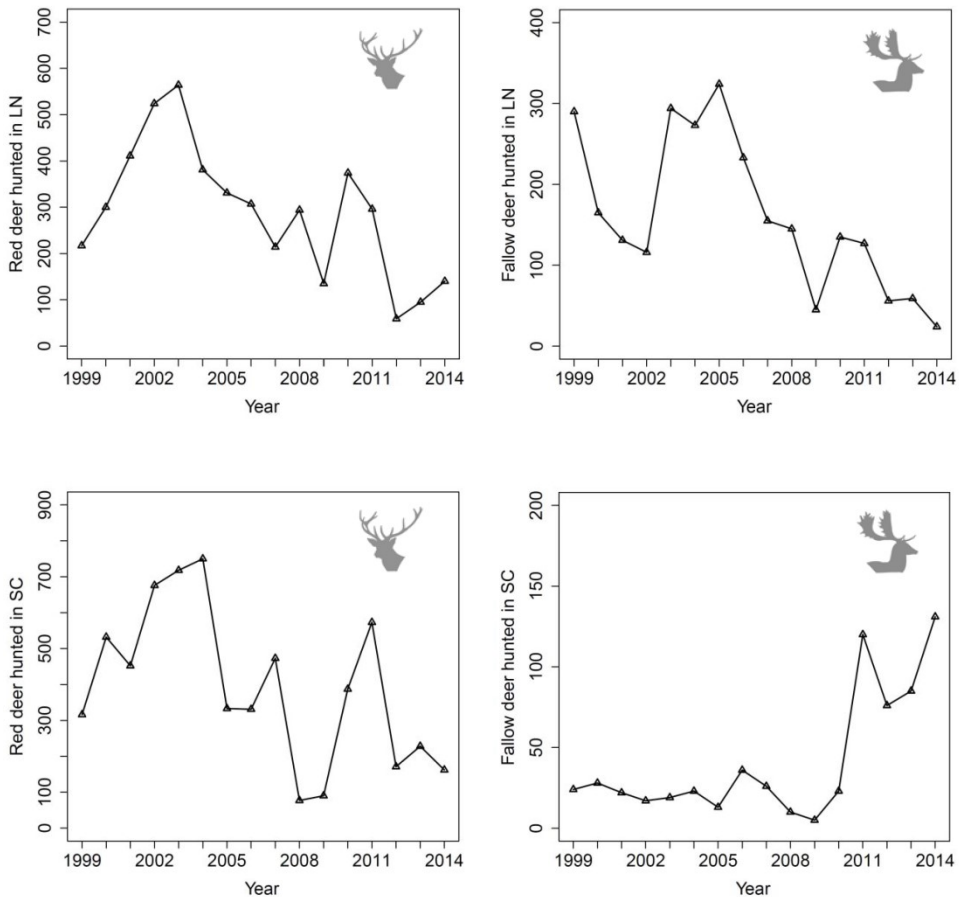


Figura 5: Número total de ciervos y gamos cazados en las dos fincas durante los 16 años de estudio consecutivos.

Las estimas de densidad por Distance Sampling (DDS) se utilizarán en los análisis de detección de denso-dependencia en el Capítulo 2, las estimaciones de población de ciervos (PDS) y los ciervos cazados (machos, hembras y juveniles) se utilizarán en el análisis mediante GLM del Capítulo 3, mientras que en el análisis Bayesiano se utilizará el número total de ciervos y gamos observados y cazados en cada reserva (Capítulo 4).

Variables climáticas

Las estaciones meteorológicas situadas en el área de estudio nos proporcionan, a través de la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET), información sobre la cantidad de lluvia y las temperaturas medias mensuales. Durante los 16 años que dura el estudio en nuestras fincas, disponemos de información sobre las lluvias medidas en (mm) y las temperaturas en (°C) diferenciadas de manera estacional: primavera (marzo-mayo), verano (junio-agosto), otoño (septiembre-noviembre) e invierno (diciembre-febrero) (Figuras 6 y 7). Estas variables climáticas serán utilizadas en los modelos lineales generalizados del Capítulo 3.

También se han obtenido los Índices de Gausson (GI) para cada estación que se calculan como la cantidad total de lluvia (en mm) menos dos veces la temperatura (en °C) (Dajoz, 2006). Este índice es una medida de la aridez que relaciona la temperatura y la humedad en un espacio dado. La aridez aumenta con la temperatura y con la escasez de precipitaciones. El GI puede utilizarse como una aproximación de la disponibilidad de los recursos (Imperio et al., 2011) y también nos proporciona información sobre las restricciones medioambientales (bajas temperaturas y altas condiciones de humedad) que pueden provocar cambios en la termorregulación corporal de ungulados (Van Moorter et al., 2009). Los GI se utilizarán en este trabajo como variables climáticas en los modelos de espacio de estados Bayesianos del Capítulo 4.

Los valores de los GI para nuestras fincas de estudio pueden verse en la Figura 8. De manera general, se observa que los GI de LN son mayores que los de SC. En ambas fincas los valores de los GI son más altos en los meses de primavera y otoño y más bajos en verano por lo que la aridez es mayor.

Esta área se caracteriza por un macroclima mediterráneo con distribución irregular de precipitaciones a lo largo del año. Se alcanzan las tasas más altas de precipitaciones en primavera y otoño-invierno, y existe una casi total falta de lluvia en verano junto con temperaturas muy altas. El régimen de lluvias también es muy irregular a escala temporal dándose una

alta variabilidad interanual, con períodos de sequía alternados con períodos de altas precipitaciones. Las precipitaciones anuales variaron entre 200 y 900 mm. De los años que componen nuestro período de estudio, el año 2008 se caracterizó por importantes precipitaciones (856,2 mm) separadas en dos períodos: la primavera con más del 40% de la precipitación anual y el otoño con alrededor del 30%.

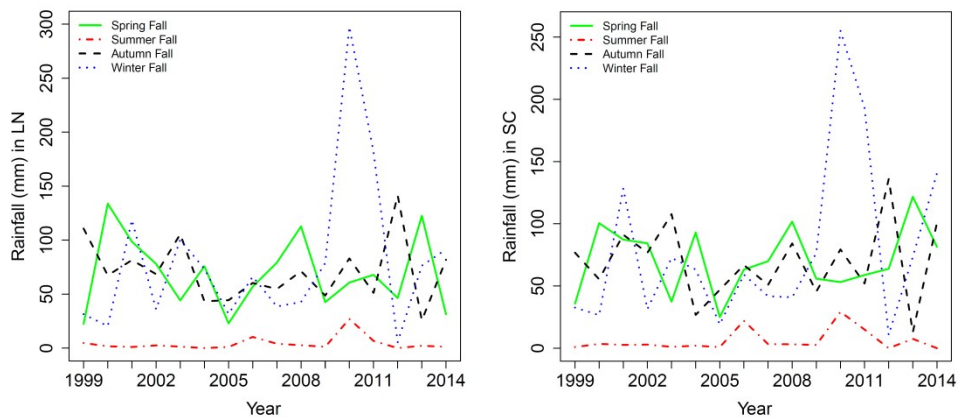


Figura 6: Series temporales de los valores medios de las precipitaciones (en mm) de primavera, verano, otoño e invierno para cada finca de estudio durante los 16 años de estudio consecutivos.

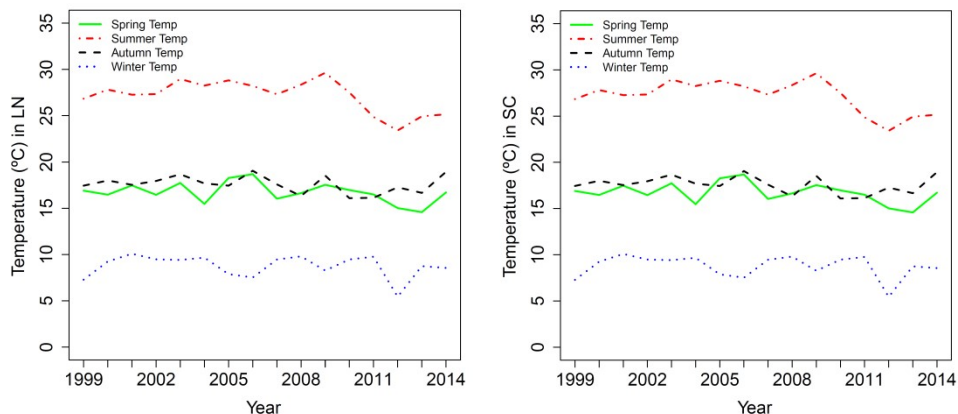


Figura 7: Series temporales de los valores medios de las temperaturas (en °C) de primavera, verano, otoño e invierno para cada finca de estudio durante los 16 años de estudio consecutivos.

CAPÍTULO 1

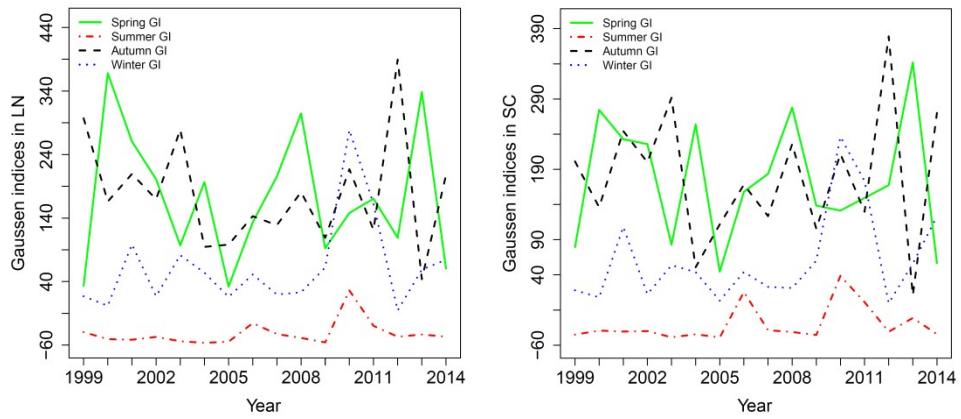


Figura 8: Series temporales de los valores medios de los índices de Gausсен de primavera, verano, otoño e invierno para cada finca de estudio durante los 16 años de estudio consecutivos.



5.2 CAPÍTULO 2. MODELOS LINEALES PARA LA DETECCIÓN DE DENSO-DEPENDENCIA EN POBLACIONES DE CÉRVIDOS

Statistical models to density-dependence detection in Mediterranean deer populations
López-Montoya, A.J., Azorit, C., García-Garrido, I., Gutiérrez, R. and Moro, J. (2013)
28th International Workshop on Statistical Modelling, Palermo (Italia)
(ANEXO X)

CAPÍTULO 2

Capítulo 2: Modelos lineales para la detección de denso-dependencia en poblaciones de cérvidos

Introducción

Los cambios en el tamaño poblacional son un objetivo fundamental en la ecología de poblaciones (White, 2001). Como se ha dicho con anterioridad, el análisis de series temporales puede utilizarse para identificar la existencia de DD (o influencia intraespecífica) ya que una relación negativa entre la tasa de crecimiento poblacional y la densidad de población produce una tendencia apreciable en los datos (Royama, 1992).

Bjørnstad y Grenfell (2001) encontraron que los primeros análisis que indicaban la presencia de DD presentaban numerosas dificultades matemáticas y generaban resultados dudosos. En la actualidad los test son más robustos y menos sesgados, incluyendo los modelos autorregresivos de series temporales (Royama, 1992).

Como se ha visto anteriormente, los modelos de crecimiento poblacional de tipo logístico, asumen la existencia de un umbral de población (K). Este umbral indica la capacidad máxima de individuos que es capaz de soportar la población, por lo que estimarlo es de vital importancia para la gestión de la población. Un concepto fundamental ligado a K es el rendimiento máximo sostenible (MSY), que teóricamente es el mayor rendimiento (o cosecha) que se puede tomar de una población en un período indefinido. Un aspecto fundamental en este concepto es mantener el tamaño de la población en el punto de máxima tasa de crecimiento cosechando sólo una fracción de individuos.

Bajo el supuesto de crecimiento poblacional logístico, se sabe que los recursos no son limitados cuando la población tiene baja densidad ($N < K/2$), lo cual no limita la tasa reproductiva, sin embargo el rendimiento de esa población será pequeño. Cuando la abundancia alcanza un valor cercano a la mitad de la capacidad de carga ($N = K/2$), la tasa de crecimiento de la población está en su punto máximo. Este punto es

CAPÍTULO 2

nombrado como rendimiento máximo sostenible (MSY), y es cuando se puede obtener el máximo de individuos cosechados. Conforme la abundancia aumenta, los factores denso-dependientes comienzan a limitar cada vez más el crecimiento hasta que la población llega al valor de K . En este momento, no hay excedentes que puedan ser cosechados y la producción cae a cero, es decir, la mayor cosecha sostenible no se alcanza cuando la abundancia de la población está al máximo de su K . Nuevamente, lo importante es que la tasa de crecimiento poblacional esté al máximo y esto sucede cuando $N = K/2$.

Es muy difícil obtener una estimación exacta de $K/2$ por cuestiones de muestreo, pero también porque este punto no es estático en el tiempo. Desde el punto de vista de cosecha se recomienda extraer individuos cuando la población se encuentre próxima al MSY.

En este capítulo se analiza la posible existencia de influencia de factores denso-dependientes sobre la dinámica poblacional en el área de estudio, aportando información sobre el valor de K teórico en cada caso. Para ello utilizamos los modelos de crecimiento poblacional de Ricker y Gompertz (Turchin, 2003), junto a un modelo autorregresivo de series temporales (Royama, 1992) y un modelo de espacio de estados (Dennis et al., 2006). Las variables utilizadas en dichos modelos, son índices de abundancia poblacional (N_t) a lo largo del tiempo (16 años de estudio) o la tasa de crecimiento poblacional (r_t) definida anteriormente.

Metodología

Modelos de crecimiento poblacional de Ricker y Gompertz

La detección de DD en una población que varía cada año es de vital importancia en la teoría ecológica así como en el control y gestión de poblaciones. Sin embargo, no existe un consenso claro sobre cuál es el método más fiable en la detección de DD en poblaciones animales (Simard et al., 2012). Por tanto, exploramos si existe DD en nuestras poblaciones de estudio, mediante varios modelos estadísticos de crecimiento poblacional.

La tasa de crecimiento poblacional se define generalmente como $r_t = \log(N_t/N_{t-1})$, es decir, la tasa per cápita del cambio realizado entre los tiempos $t - 1$ y t . Los test para detectar DD en series temporales pueden diferir en su sensibilidad y proporcionar resultados variables pero no se ha demostrado que haya ningún test mejor que otro (Simard et al., 2012).

Utilizando un simple modelo de regresión lineal para poblaciones (sin considerar grupos de edad) podemos cuantificar la fuerza de la DD. En este modelo la DD se define como la pendiente β_1 de la recta de regresión entre el logaritmo natural del tamaño poblacional en el tiempo t y el logaritmo del tamaño poblacional en el tiempo $t - 1$. Una pendiente negativa y estadísticamente significativa de la siguiente expresión indica DD.

$$\log N_t = \beta_0 + \beta_1 \log N_{t-1} + \varepsilon_t.$$

Los modelos tradicionales para detectar la DD son el modelo estocástico de Gompertz, dado por la expresión:

$$N_t = N_{t-1} \exp(a + b \log(N_{t-1}) + \varepsilon_t)$$

y el modelo estocástico de Ricker, definido de la forma:

$$N_t = N_{t-1} \exp(a + bN_{t-1} + \varepsilon_t)$$

donde, en ambos modelos, los errores ε_t se supone que siguen una distribución Normal y que son incorrelados. La linealización de ambos modelos se utiliza para detectar la presencia de DD (una pendiente b negativa indica la presencia de DD) representando gráficamente los índices de densidad N_{t-1} frente a N_t , así como el ajuste de regresión siendo r_t la variable dependiente y N_{t-1} la variable independiente, permitiéndonos una visualización de la DD, como sugiere Turchin (2003).

Ajustamos dichos modelos a las poblaciones de estudio y a las especies (ciervo y gamo) consideradas. Los parámetros de los modelos se ajustan por mínimos cuadrados, utilizando la función *lm* del paquete *stats* implementado en R (R Development Core Team 2015).

Modelo autorregresivo de series temporales

Para detectar la DD, además de los modelos clásicos de Ricker y Gompertz, podemos utilizar un procedimiento de estimación diferente basado en el análisis de series temporales, específicamente un modelo autorregresivo. Este modelo posee además la capacidad de detectar DD retrasada, esto es, que el efecto negativo de la densidad en el año t viene influenciado por la densidad en años no consecutivos, es decir, por ejemplo en el año $t - 2$ o $t - 3$. El proceso autorregresivo proporciona un modelo poblacional donde la magnitud de un elemento en serie depende linealmente del valor de uno o más elementos anteriores más la magnitud de un elemento aleatorio:

$$\log N_t = \beta_0 + \beta_1 \log N_{t-1} + \beta_2 \log N_{t-2} + \dots + \beta_k \log N_{t-k} + \varepsilon_t$$

donde los residuos ε_t se supone que son independientes e idénticamente distribuidos. Para estimar los parámetros $\beta_i, i = 0, 1, \dots, k$, se utilizan las ecuaciones de Yule-Walker (Royama, 1992; Bjørnstad et al., 1995). El tamaño poblacional N_t viene influenciado por el tamaño poblacional en los años $t - 1, t - 2, \dots, t - k$, mediante los coeficientes $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_k$.

La presencia de DD viene dada por el valor β_1 , la presencia de DD retardada viene dada por el valor β_2 y así sucesivamente para los diferentes retardos hasta llegar a k . Para decidir el orden correcto de los retardos del modelo autorregresivo $AR(k)$, utilizamos las gráficas de la función de autocorrelación (ACF).

Berryman y Turchin (2001) sugirieron utilizar la función de correlación parcial (PRCF) utilizando como variable dependiente la tasa poblacional que considera la correlación parcial entre la tasa de crecimiento poblacional $r_t = \log(N_t/N_{t-1})$ y el logaritmo natural de la abundancia en los tiempos (años) previos, es decir $\log(N_{t-1}), \log(N_{t-2}), \dots, \log(N_{t-k})$ y obtuvieron buenos resultados con el objetivo de detectar la DD y la DD retrasada. La PRCF es un índice de los efectos de la DD que relaciona la tasa de crecimiento poblacional actual con el tamaño poblacional de los años anteriores. La significación estadística del modelo viene dada por el número de retrasos que son cortados por las líneas discontinuas horizontales

(líneas que representan un intervalo de confianza al 95%) en los gráficos de autocorrelación parcial.

Modelo de espacio de estados

Uno de los modelos lineales más reciente y ampliamente utilizado para la detección de la DD es el modelo de espacio de estados que utiliza el filtro de Kalman (Kalman, 1960) para su construcción. El método consiste en ajustar un modelo de crecimiento poblacional de tipo Gompertz como un modelo de espacio de estados, utilizando las funciones de verosimilitud y verosimilitud restringida dadas en Dennis et al. (2006). El objetivo de este método es intentar corregir, en la medida de lo posible, los errores de medida inherentes en el muestreo de la población que producen sesgo en las estimas de la fuerza de la DD.

El modelo se define a través del modelo de Gompertz:

$$N_t = N_{t-1} \exp(a + b \log(N_{t-1}) + \varepsilon_t)$$

donde como dijimos anteriormente N_t es la densidad de la población o tamaño poblacional en el año t , a es el intercepto, b es una medida de la fuerza de la DD y ε_t es el error que sigue una distribución Normal de media 0 y varianza τ^2 . Realizando una transformación del tamaño poblacional mediante logaritmos naturales, $X_t = \log N_t$, el modelo de Gompertz se simplifica de la forma:

$$X_{t+1} = a + (1 - b)X_t + \varepsilon_t = a + cX_t + \varepsilon_t$$

donde $c = 1 - b$ es el primer retraso de la autocorrelación de la abundancia poblacional log-transformada cuando el proceso es estacionario. La incertidumbre en las estimas de la población se modelizan mediante una distribución lognormal de tal manera que las estimas de abundancia poblacional log-transformadas Y_1, Y_2, \dots, Y_T vienen dadas por

$$Y_t = X_t + \eta_t$$

donde η_t es el error de muestreo con distribución $\mathcal{N}(0, \sigma^2)$. Este modelo tiene una distribución estacionaria sólo cuando $|c| < 1$. La distribución estacionaria del tamaño poblacional log-transformado es Normal con media $a/(1 - c)$ y varianza $\tau^2/(1 - c^2)$.

Cuando $c = 1$ ($b = 0$), el proceso es denso-independiente, y en la escala logarítmica es un camino aleatorio Gaussiano cuya trayectoria viene dada por a . Todos los parámetros del modelo se ajustan maximizando la función de verosimilitud (ML) y de verosimilitud restringida (REML) dada en (Dennis et al., 2006). El método más apropiado para realizar la inferencia (ML o REML), es el más parsimonioso, y para ello se considera una extensión del criterio de información de Akaike para muestras pequeñas (AICc). Cuanto más pequeño sea este valor, más parsimonioso será el modelo. El ajuste del modelo de espacio de estados se ha realizado utilizando el paquete PROC MIXED implementado en el programa SAS (SAS versión 9.2; SAS Institute, Inc., Cary, NC), siguiendo el código dado en Dennis et al. (2006).

Estimación de la capacidad de carga mediante el modelo logístico

Como vimos anteriormente, el modelo de Ricker, viene dado por la expresión:

$$N_t = N_{t-1} \exp\left(r \left[1 - \left(\frac{N_{t-1}}{K}\right)\right]\right)$$

siendo N_t la población en el año t , r la tasa de crecimiento poblacional y K la capacidad de carga. Operando en la expresión anterior se obtiene:

$$\log\left(\frac{N_t}{N_{t-1}}\right) = r - \frac{r}{K} N_{t-1}.$$

Por tanto, asumiendo una relación lineal entre N_t/N_{t-1} y N_{t-1} se obtiene el siguiente modelo de regresión lineal

$$\log\left(\frac{N_t}{N_{t-1}}\right) = a + bN_{t-1}.$$

Una vez estimados los coeficientes de regresión a y b , y sabiendo la analogía que mantienen con K , podemos ver claramente que $b = -a/K$, por

tanto, una estimación de K viene dada por la expresión $\hat{K} = -a/b$. De manera análoga, considerando el modelo de Gompertz, se obtiene un valor de $\hat{K} = \exp(-a/b)$.

Resultados

Los resultados de los test de DD mediante los modelos de Ricker y Gompertz utilizando las estimas de abundancia poblacionales vienen dados en la Tabla 3. En todos los casos, excepto para los gamos de SC, el modelo de Gompertz detecta una mayor DD que el modelo de Ricker, con unos valores mayores (y negativos) en las pendientes de las rectas de regresión estimadas, que son significativamente distintas de cero con un nivel de confianza del 95%. El test de Shapiro-Wilk nos indica que se cumple la hipótesis del modelo de que los residuos siguen una distribución Normal.

Como se aprecia en la Tabla 3, los test de DD de Ricker y Gompertz para gamos en SC muestran una aparente denso-independencia, ya que las relaciones lineales no son estadísticamente significativas.

Comprobamos la bondad de ajuste de dichos modelos utilizando varios test y también de manera gráfica, mediante el estudio de los residuos de cada modelo (Ricker y Gompertz). Estos resultados pueden verse en el Anexo I.

Los resultados del ajuste de las rectas de regresión pueden verse en las Figuras 9 y 10. En la Figura 9, puede verse la recta de regresión entre la tasa de crecimiento poblacional en el año t y el tamaño poblacional en el año $t - 1$, utilizando las estimas de densidad dadas por DDS. Como se aprecia, la recta de regresión toma una pendiente negativa para todos los casos considerados. Cabe destacar que para el caso de los gamos en SC, dicha pendiente es menos acusada. En la Figura 10, se observan las rectas de regresión entre la tasa de crecimiento poblacional en el año t y el logaritmo natural del tamaño poblacional en el año $t - 1$. Como se aprecia, la recta de regresión tiene una pendiente negativa para todos los casos considerados. Al igual que sucede en la Figura 9, para el caso de los gamos en SC, dicha

CAPÍTULO 2

pendiente es menos acusada en comparación con los demás casos. Esto nos lleva a cuestionar la presencia de DD para los gamos de SC.

Tabla 3: Resultados de los test de detección de DD para las dos poblaciones de ungulados consideradas durante los años 1999-2014, utilizando la densidad de población estimada (DDS), como índice de abundancia. De izquierda a derecha: especie, finca, tipo de modelo (Ricker o Gompertz), valor de la pendiente (b), p-valor (p), coeficiente de determinación (R^2), test de Shapiro-Wilk (SW) para probar la normalidad de los residuos y capacidad de carga ($K = \text{cérvido} \cdot \text{km}^{-2}$).

Espece	Finca	Modelo	b	p	R^2	SW	K
Ciervo	LN	Ricker	-0.0216	0.0959	0.1987	0.8294	22
		Gompertz	-0.5175	0.0471	0.2701	0.4337	21
	SC	Ricker	-0.0439	0.0230	0.3380	0.5510	17
		Gompertz	-0.7213	0.0191	0.3548	0.7005	16
Gamo	LN	Ricker	-0.0825	0.0380	0.2909	0.0753	8
		Gompertz	-0.6461	0.0273	0.3222	0.0615	7
	SC	Ricker	-0.1177	0.5380	0.0297	0.7534	3
		Gompertz	-0.2747	0.2490	0.1006	0.8061	2

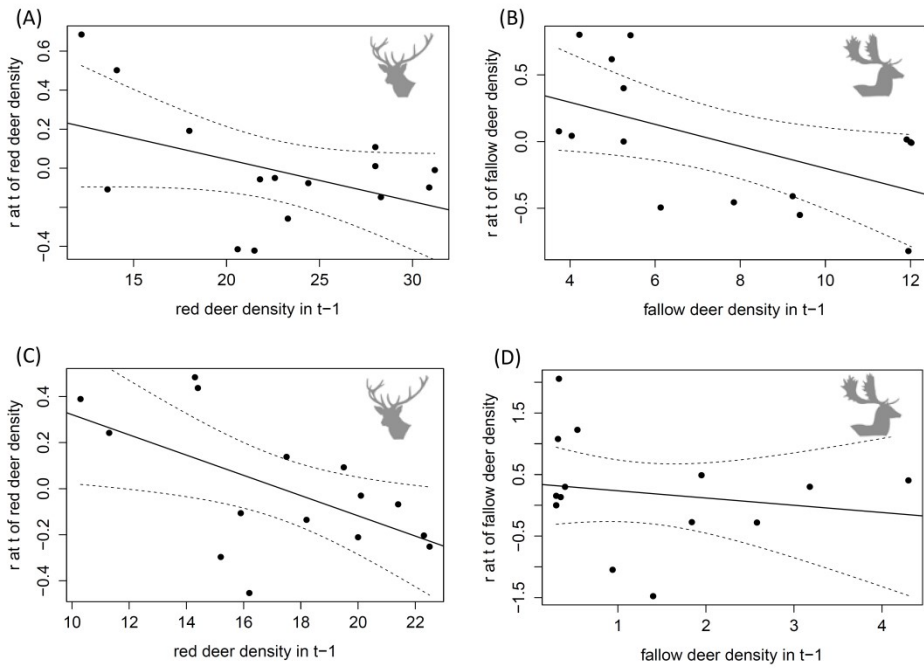


Figura 9: Rectas de regresión entre la tasa de crecimiento poblacional en el instante t y la densidad en el instante $t - 1$, utilizando DDS como estima de la densidad. A y C corresponden a los ciervos y B y D corresponden a los gamos de LN y SC, respectivamente.

CAPÍTULO 2

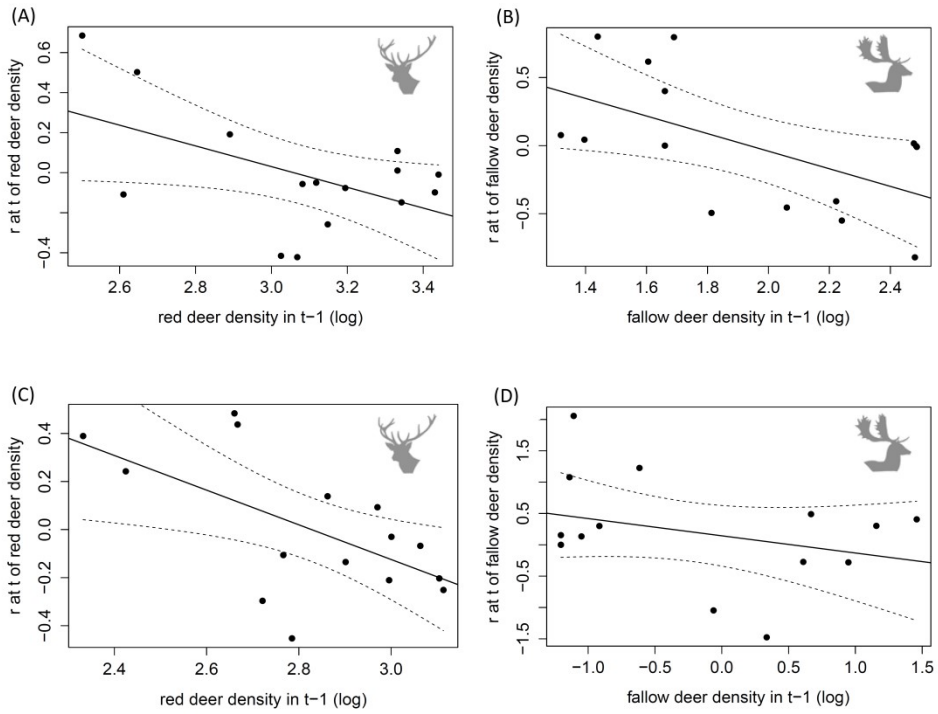


Figura 10: Rectas de regresión entre la tasa de crecimiento poblacional en el instante t y el logaritmo natural de la densidad en el instante $t - 1$, utilizando DDS como estima de la densidad. A y C corresponden a los ciervos y B y D corresponden a los gamos de LN y SC, respectivamente.

Conclusiones similares obtenemos ajustando el modelo AR y utilizando su gráfico de autocorrelación parcial (PRCF). La Figura 11, indica que la DD es una opción viable para los gamos de LN y para los ciervos de SC ya que, para estos casos, las líneas horizontales discontinuas cortan al primer retardo. Este modelo no detecta DD para los ciervos de LN, aunque cabe destacar que por muy poco, poniendo en duda si la DD es una opción viable.

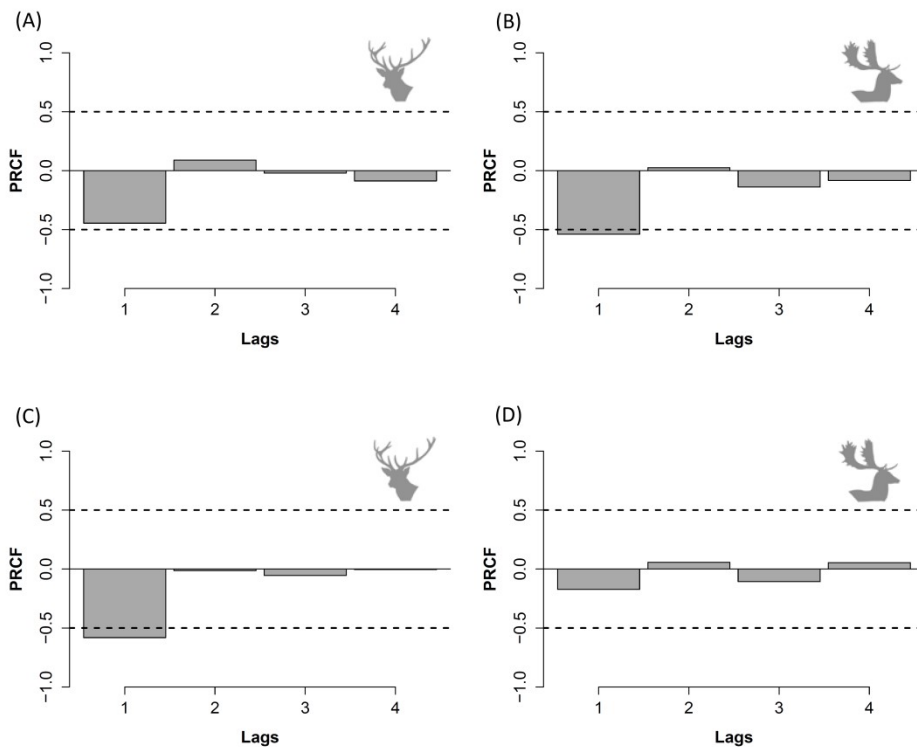


Figura 11: Test gráfico de detección de DD basado en el gráfico de autocorrelación parcial, utilizando DDS como estima de la densidad. A y C corresponden a los ciervos y B y D corresponden a los gamos de LN y SC, respectivamente.

CAPÍTULO 2

Los resultados del ajuste del modelo de espacio de estados basado en el filtro de Kalman se muestran en la Tabla 4. Seleccionamos el método de estimación (ML o REML) basándonos en el menor valor del criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas $AICc$. Para los ciervos de SC y los gamos de LN, encontramos valores de $|c| < 1$, lo que implica la presencia de DD, es decir, el modelo tiene una distribución estacionaria indicando que la tasa de crecimiento poblacional decrece cuando la densidad crece. Aunque los intervalos de confianza para estos parámetros nos indican que con un nivel de confianza del 95% el valor de c podría ser 1, no podemos asegurar la DD para estos modelos. También encontramos valores de $c = 1$ para los ciervos de LN y los gamos de SC, sugiriendo que la denso-independencia es una opción viable para estas poblaciones. Para más información sobre el modelo de espacio de estados ver Anexo II.

Tabla 4: Estimación de los parámetros por máxima verosimilitud (ML) y por máxima verosimilitud restringida (REML) del modelo de espacio de estados de tipo Gompertz durante los años 1999 y 2014, considerando DDS como el índice de abundancia. De izquierda a derecha: especie, finca, método de inferencia estadística, intercepto (a) y coeficiente de regresión (c), varianza de la densidad poblacional (σ^2), varianza del error de observación (τ^2), valores del criterio AICc e intervalo de confianza para (c) al 95%.

Especie	Finca	Inferencia	a	c	σ^2	τ^2	AICc	95% IC
Ciervo	LN	REML	0	1	0	0.0364	----	-----
		ML	0.8391	0.7296	0.0237	0.0270	12.0	(-0.1116, 1.5707)
	SC	REML	1.2998	0.5470	0.0319	0.0188	9.0	(-0.7458, 1.8398)
		ML	2.0474	0.2838	0.0486	0.0017	9.4	(-1.2589, 1.8265)
Gamo	LN	REML	0.4523	0.7853	0.0827	0.0642	25.6	(-0.0024, 1.5731)
		ML	0.9791	0.5157	0.1048	0.0445	27.7	(-0.4001, 1.4316)
	SC	REML	0	1	0	0.0001	----	-----
		ML	0.0080	0.8695	0.3054	0.1929	49.7	(0.5346, 1.2043)

Una idea fundamental del modelo de crecimiento logístico es que, bajo la hipótesis de DD, se disminuye la cantidad de población y esto mejora la supervivencia. Esta es la razón por la cual la caza puede ser considerada como un recurso sostenible. Para cualquier tamaño poblacional por debajo del valor de K , la población produce un exceso disponible para la caza sin que se produzca una reducción en el tamaño poblacional. Quitando sólo este exceso disponible conduciría a una mortalidad compensatoria que no es sostenible con el objetivo de reducir la densidad poblacional. Debido a los posibles cambios en la DD que podrían compensar las pérdidas debidas a la caza, la efectividad de ésta permanece reducida, haciendo necesario mantener los niveles de extracción de cérvidos sobre un umbral dado con el objetivo de lograr mortalidad aditiva y reducir el tamaño poblacional. La comprensión de los efectos de la mortalidad producida por la caza en la supervivencia anual y la identificación de umbrales para la mortalidad aditiva son críticos en el desarrollo de las estrategias de caza sostenibles (Fryxell et al., 2014).

Sin embargo, es muy difícil fijar una proporción de la población o un exceso disponible por encima de un umbral predeterminado. Para obtener información preliminar sobre umbrales para alcanzar la mortalidad aditiva con el objetivo de reducir el tamaño poblacional de nuestras áreas de estudio, se ha calculado un valor teórico del rendimiento máximo sostenible (MSY). Este valor es considerado como la mayor tasa de caza que una población puede alcanzar con su propio reclutamiento, y se ha calculado como un promedio de la población hasta un 50% del valor de K (Williams et al., 2001). Si una población se reduce más del 50% de K , la mortalidad producida por la caza se transformaría en mortalidad aditiva y nos llevaría a la reducción de la población. Los niveles de caza por debajo del valor teórico de MSY hacen que sea difícil alcanzar un nivel de caza aditivo para cérvidos. En la Tabla 5, se muestran los resultados de las estadísticas de caza para cada caso, también se muestra una estimación del valor del MSY obtenido a través del modelo logístico de tipo Gompertz. Es necesario destacar que estos resultados son sólo una aproximación debido a los problemas intrínsecos con el MSY, ya que el concepto ignora aspectos como la estructura de la población, las clases de edad y sus diferentes tasas

de crecimiento, supervivencia y reproducción. Sin embargo, esto muestra que a pesar de las altas tasas de caza, especialmente en las hembras, nunca se alcanza el umbral de caza necesario para que se transforme en aditiva.

Tabla 5: Porcentaje (%) de animales cazados del total desglosados por edad y sexo en cada finca, junto con el valor de la caza máxima sostenible (MSY) como promedio de la población hasta el 50% de la capacidad de carga K , estimada a partir del modelo logístico de tipo Gompertz.

Especie/Finca	Media \pm sd	Máximo	Porcentaje(%) de caza				MSY
			Hembras	Machos	Primalas	Crías	
Ciervos en LN	290.12 \pm 143.97	450	41.12	32.63	13.76	12.47	1075
Ciervos en SC	393.75 \pm 221.02	614	47.38	30.22	9.87	12.52	825
Gamos en LN	351 \pm 193.88	545	45.71	15.09	11.97	27.21	375
Gamos en SC	74.8 \pm 33	107	39.93	35.06	12.83	12.16	125

Discusión

El estudio de la dinámica poblacional de ungulados mediante series temporales es crucial para hacer inferencias precisas (Freckleton et al., 2006). Desafortunadamente, las estimas sesgadas del tamaño poblacional siguen siendo a día de hoy, un reto imposible de solucionar (Gaillard et al., 2003). A pesar de que la interpretación biológica de una serie temporal utilizando diferentes aproximaciones matemáticas debería ser similar, la interpretación estadística entre estos test a menudo diverge (Wolda y Dennis, 1993). Los test de DD se basan en diferentes hipótesis y cada uno tiene una sensibilidad específica a las variaciones temporales en los datos (Royama, 1992). Numerosos estudios encuentran que diferentes modelos a menudo conducen a resultados contradictorios (Forchhammer et al., 1998), incluso si los datos son igualmente buenos. En nuestro caso, encontramos que los test basados en los modelos de Ricker y Gompertz y el modelo autorregresivo de series temporales no coinciden en la detección de DD para los ciervos de LN, aunque sí detectan la DD para los demás casos de estudio. Para el modelo de espacio de estados se encuentran diferencias apreciables, mediante el cual, no se asegura la DD para ningún caso. De manera similar, Forchhammer et al. (1998) utilizaron cinco modelos

CAPÍTULO 2

diferentes para detectar DD, mediante los cuales, sólo encontraron un resultado consistente para una población de estudio.

Los resultados obtenidos comparando las regresiones de r_t frente a N_{t-1} y de r_t frente a $\log(N_{t-1})$ parecen coincidir con Simard et al. (2012), encontrando que el gráfico de la recta de regresión de r_t frente a $\log(N_{t-1})$ proporciona una mejor señal gráfica de DD que la obtenida con la recta de regresión de r_t frente a N_{t-1} . Simard et al. (2012) demostraron mediante un extenso estudio de simulación que debido a que r_t no es independiente de N_{t-1} , una regresión entre estas variables proporciona resultados que sobreestiman la fuerza de la DD. Por tanto, consideramos que la regresión lineal de N_{t-1} frente a N_t es la forma más apropiada para investigar la DD.

La estructura del modelo autorregresivo y la de los modelos de Ricker y Gompertz son de la forma r_t frente a N_{t-1} o $\log(N_{t-1})$ y la del modelo de espacio de estados es de la forma $\log(N_t)$ frente a $\log(N_{t-1})$. Los cuatro modelos investigan la DD, por tanto no es de sorprender que encontremos resultados diferentes a través de los cuatro modelos. La ventaja fundamental del modelo de espacio de estados frente a los demás, es la de que, el procedimiento de estimación de este modelo corrige en parte los errores de medida inherentes en el muestreo de la población, y esto es una gran ventaja ya que estos errores pueden producir un sesgo que sobreestime la fuerza de la DD. Aunque como sucede en nuestro caso, los intervalos de confianza estimados para c en el modelo de espacio de estados, tienen propiedades de cobertura desconocidas para series temporales pequeñas (Dennis et al., 2006). Para series temporales con tamaños muestrales pequeños, la precisión y la fuerza del modelo de espacio de estados es relativamente baja (Knape y De Valpine, 2012).

Conclusiones

La DD es un fenómeno complejo que envuelve varios mecanismos ecológicos. No es de sorprender que las series temporales sean a menudo insuficientes para hacer inferencias en sistemas complejos como en poblaciones de herbívoros (Månsson y Lundberg, 2006; Simard et al., 2012).

Los estudios que tratan de hacer predicciones utilizando análisis de series temporales con precisiones inciertas sólo deben utilizarse para probar hipótesis como la de DD (Berryman y Turchin, 2001; Carrete et al., 2008). Los índices de abundancia relativos pueden incorporar sesgos desconocidos que pueden poner en duda las predicciones realizadas (Freckleton et al., 2006).

En nuestras poblaciones de estudio, los diferentes modelos de detección de DD proporcionan diferentes resultados sobre ésta. Nuestro estudio sugiere que los resultados que sólo utilizan un tipo de test para detectar la DD pueden proporcionar conclusiones incorrectas. Aunque otros estudios encuentran divergencias en las interpretaciones de los diferentes modelos de detección de DD (Forchhammer et al., 1998; Simard et al., 2012), no hay ningún estudio en el que se hayan aplicado los diferentes test de DD a series temporales relativas a ungulados cinegéticos, en nuestra área de estudio.

Cuando se trabaja con poblaciones donde las políticas de gestión son muy importantes, como es nuestro caso, los análisis que utilizan sólo los índices de abundancia relativos deberían ir acompañados con otros análisis en referencia a la condición corporal de dichos animales para proporcionar un enfoque complementario al estudio de la DD (Morellet et al., 2007). Nuestro estudio sugiere que el análisis de la DD mediante series temporales debe ser usado con cautela, no siendo un fin en sí mismo, sino más bien un punto de partida.

CAPÍTULO 2



5.3 CAPÍTULO 3. INFLUENCIA DE FACTORES INTRÍNSECOS Y EXTRÍNSECOS EN LA DINÁMICA POBLACIONAL DE CÉRVIDOS MEDITERRÁNEOS

Understanding the relative hunting effect on sympatric deer population dynamics in
Mediterranean ecosystems

Azorit, C., Moro, J., Gutiérrez-Cobo, R. and López-Montoya, A.J. (en revisión)

Journal of Arid Environments

ISI Journal Citation Reports®

CAPÍTULO 3

Capítulo 3: Influencia de factores intrínsecos y extrínsecos en la dinámica poblacional de cérvidos mediterráneos

Introducción

En la región biogeográfica mediterránea europea, y específicamente en la parte oriental de Sierra Morena, en el sur de España, hay un ecosistema importante que alberga poblaciones estables de varias especies protegidas emblemáticas que coinciden con importantes poblaciones de ungulados cinegéticos. Esta área pertenece a un *Área Especial de Conservación de la red Natura 2000*, donde la caza es una vieja tradición y a día de hoy es la principal actividad económica por encima de la agricultura y la ganadería. Esta área presenta abundantes poblaciones de cérvidos, en parte debido a que el modelo de gestión de la caza, a partir de la década de 1970, se ha caracterizado por el uso de cercados de caza que rodean los perímetros de cada finca, a la alimentación suplementaria y a las altas densidades de población. A partir del año 1997, empezaron a realizarse cambios importantes en la gestión cinegética de ciervos y gamos en las fincas de LN y SC, con el objetivo de resolver el problema de la sobreabundancia poblacional. Estos incluyen: una reducción de la densidad poblacional a través de extracciones anuales, la supresión del alimento suplementario que se proporcionaba hasta entonces, y programas de regeneración forestal (Moro et al., 2007).

En ausencia de predadores naturales, la caza se transforma en la herramienta principal de los gestores poblacionales para controlar la sobreabundancia, y además, la mortalidad ocasionada por la caza intensiva puede ser un factor demográfico dominante que afecta a las poblaciones (Solberg et al., 1999; Bender et al., 2004). Sin embargo, la caza no siempre es eficiente a la hora de reducir el tamaño poblacional (Putman et al., 2005; Nugent et al., 2011; Simard et al., 2013). La comprensión de los efectos de la mortalidad que produce la caza, identificando si la caza es aditiva o es compensatoria es crucial para el desarrollo de las estrategias de caza sostenible en poblaciones con sobreabundancia. Sin embargo, debido a la complejidad de la detección de los procesos denso-dependientes, la gestión

CAPÍTULO 3

de la caza de acuerdo con una teoría logística, no es frecuentemente utilizada para poblaciones de ungulados (Guthery y Shaw, 2013).

En cada finca desarrollamos análisis poblacionales mediante modelos GLM para cuantificar los efectos relativos de los factores endógenos (denso-dependientes) y exógenos (denso-independientes). La eficacia de la caza selectiva en el control de la población de cérvidos, considerando también los efectos del clima y la DD, tiene especial interés ya que es la primera vez que se obtiene este tipo de información en esta área. Las fuertes interacciones intraespecíficas debidas a la DD se han detectado como un efecto que empeora las restricciones de la sequía estival. Las interacciones interespecíficas indican un efecto negativo de ambas especies recíprocamente. A pesar de que en esta área de estudio también cohabitan otras especies de ungulados, no consideradas en este estudio, probablemente afecten a la fuerza de la competencia intra e interespecífica.

Hay pocos estudios que hayan cuantificado los efectos de la densidad sobre las tasas de crecimiento poblacional junto con los efectos climáticos y la presión de la caza (Patterson y Power, 2002), y no existe mucha información sobre dinámica poblacional de cérvidos en entornos mediterráneos (Focardi et al., 2002; Rodríguez-Hidalgo et al., 2010; Imperio et al., 2011) donde la estación más dura son los veranos calurosos y secos en vez de los inviernos fríos como sucede en los entornos árticos (Aanes et al., 2000; Simard et al., 2012).

En el caso del ciervo ibérico (*Cervus elaphus hispanicus*), la especie cinegética más abundante en Sierra Morena, se cazan anualmente un promedio de 9000 en esta área de alrededor de 2000 km², alcanzando niveles de caza aún más altos en años de fuerte sequía con poblaciones probablemente por encima del valor de K (Azorit, 2005). Las densidades de gamo (*Dama dama*) han ido incrementándose desde la década de 1950, donde fueron introducidos y fueron extendiéndose por toda la zona. Debido a que sólo existe una pequeña población de lobos en la zona (Muñoz-Cobo et al., 2000), la caza se ha transformado en la principal herramienta de control de poblaciones de ungulados, en una situación de sobreabundancia poblacional en estas áreas protegidas. En este contexto, la evaluación de la importancia relativa de todos los conductores poblacionales es un gran reto no sólo para la gestión, sino también con fines conservacionistas.

Estudios preliminares reportaron que los niveles de caza en ambas fincas durante los años 2002 y 2009 redujeron las densidades de ciervos pero no sucedió lo mismo con las de gamos, probablemente debido a que se infraestimó su densidad, a pesar de que los efectos de los posibles mecanismos de autorregulación no pudieron ser medidos debido a que la DD no fue considerada (Nugent et al., 2011).

Este trabajo ofrece un análisis original de las variaciones anuales en el tamaño poblacional que valora los efectos de la densidad, el clima, la caza y la competencia interespecífica sobre las fluctuaciones en el crecimiento poblacional, de dos especies de cérvidos, el ciervo ibérico (*Cervus elaphus hispanicus*) y el gamo (*Dama dama*) que viven en simpatria en un entorno mediterráneo. Utilizamos series temporales de 16 años consecutivos de estimas de densidad obtenidas a través de métodos de muestreo basados en el programa Distance Sampling, también utilizamos datos relativos a estadísticas de caza y variables climáticas. Nuestro estudio se centra en dos fincas oficiales cerradas, separadas en Sierra Morena (Jaén), en el sureste de España.

En las últimas décadas, debido a que las poblaciones de ungulados en esta área se encuentran en situación de sobreabundancia alrededor del valor de K (Azorit, 2005), esperamos encontrar DD en ambas especies y en ambas fincas, excepto para las poblaciones de gamos en SC que se han asentado en la zona más recientemente. Esperamos encontrar una influencia negativa de la densidad, la caza de hembras y la sequía estival sobre las tasas de crecimiento poblacional así como interacciones entre ambas variables. Debido a la elevada aridez estival, esperamos encontrar fuertes efectos climáticos que modulen la fuerza de la DD, como sucede en las poblaciones árticas. Los efectos negativos de la falta de lluvias en verano se esperan que sean más influyentes cuando hay altas densidades poblacionales. Finalmente, discutimos la eficacia de la caza como herramienta de control poblacional.

Metodología

Modelos lineales generalizados

Los GLM se utilizan como una extensión de los modelos lineales de regresión, que permiten que los errores del ajuste del modelo de regresión sigan una distribución de probabilidad distinta a la Normal (McCullagh y Nelder, 1989), apropiada para muchos tipos de datos. Para cada especie, probamos la hipótesis de que las tasas de crecimiento poblacional están inversamente relacionadas con el tamaño de la población, la presión de la caza, la sequía, la competencia de otra especie e interacciones entre variables. Probamos que todas las variables climáticas, de competencia intraespecífica y de caza del año anterior influyen sobre la tasa de crecimiento del año en cuestión.

En primer lugar, ajustamos modelos de regresión lineal simple para explorar la relación que mantienen las variables independientes sobre la variable dependiente (tasa de crecimiento poblacional). De manera general, probamos la correlación (signo) que todas las variables independientes tienen sobre la variable dependiente, es decir, la relación (signo) de la población (PDS), la caza (machos, hembras, primas y crías), las variables climáticas (lluvias y temperaturas de primavera, verano, otoño e invierno) y la presencia de otra especie, todas ellas en el año $t - 1$.

Una vez ajustados los modelos GLM, se han encontrado que las siguientes variables (en el año $t - 1$) son estadísticamente significativas a un nivel de confianza del 95%:

- 1) Densidad de la misma especie (DD)
- 2) Caza de hembras
- 3) Climatología: lluvia y temperatura (primavera, verano y otoño)
- 4) Competencia con la otra especie

También hemos encontrado interacciones con un sentido biológico, como son la caza de hembras \times climatología y la DD \times climatología. A continuación, linealizamos todas las variables explicativas utilizando logaritmos naturales, excepto la variable temperatura que posee signos negativos para algunos valores.

En los modelos GLM, hemos utilizado una distribución de los errores de tipo Binomial Negativa con una función link de tipo logarítmica y como término offset se ha utilizado el valor de PDS en el año $t - 1$. Se ha decidido utilizar este tipo de distribución de los errores para evitar el problema de sobredispersión que puede presentar la distribución de Poisson que normalmente es la que se utiliza para estos tipos de datos (Zuur et al., 2009). Los “mejores” modelos se han elegido mediante el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas ($AICc$) y el modelo más apropiado para realizar predicciones es el modelo con un menor valor del mismo. Se han calculado también las diferencias entre modelos de dicho valor dado por $\Delta AICc$, con el objetivo de crear los pesos de Akaike de cada modelo y considerar los ratios evidentes $ER > 0.10$ (Burnham y Anderson, 2002).

La influencia de cada variable explicativa sobre la tasa de crecimiento poblacional de los modelos finales, la valoramos basándonos en los valores y signos de los coeficientes de regresión. La bondad del ajuste de cada modelo se ha realizado utilizando la función *glm.nb* del paquete *MASS* implementado en R (Venables y Ripley, 2002). El test utilizado para evaluar la posible presencia de sobredispersión es la función *odTest* del paquete *pscl* implementado en R. Existe una regla “rule-of-thumb” ampliamente utilizada que dice que debe utilizarse un tamaño muestral mínimo de 10 valores por variable independiente en un modelo de regresión para evitar un problema de sobreajuste (Burnham y Anderson, 2002), pero hay estudios recientes que demuestran que esta regla puede relajarse a menos de 10 valores por variable independiente (Vittinghoff y McCulloch, 2007). Sin embargo, como el tamaño muestral del que disponemos para ajustar los modelos GLM es pequeño en relación con el número de variables explicativas, hemos implementado un test de potencia a los modelos seleccionados con el objetivo de proporcionar confianza en la aceptación de la hipótesis nula de los coeficientes. Los resultados de este test nos indican que no hay gran pérdida en el ajuste de los modelos considerados. El test de potencia ha sido realizado por la función *pwr.f2.test* implementada en el paquete *pwr* de R, utilizando las recomendaciones de (Cohen, 1988).

Resultados y Discusión

La selección de modelos GLM para ciervos y gamos vienen dados en las Tablas 6 y 7. El código en R de dichos modelos puede verse en el Anexo III. La bondad de ajuste de todos los modelos GLM se ha realizado de manera gráfica, mediante un análisis de residuos y puede verse en el Anexo IV. El test de potencia y el de sobredispersión pueden verse en el Anexo V.

Resultados de los GLM para ciervos

Los “mejores” modelos propuestos para explicar los cambios poblacionales en los ciervos, cuentan con la presencia de DD como un factor negativo en el crecimiento poblacional (modelos 1 y 3, de la Tabla 6). Encontramos un efecto positivo de las lluvias de primavera sobre la tasa de crecimiento poblacional (modelos 3, 4 y 5 de la Tabla 6) y un efecto negativo de las lluvias de otoño sobre dicha tasa (modelos 1 y 2 de la Tabla 6). Se ha detectado que la caza de hembras es un recurso efectivo para reducir la población (modelos 2 y 4 de la Tabla 6).

La interacción interespecífica entre el ciervo y el gamo se ha detectado como un factor negativo en la población de ciervos en SC (modelo 5 de la Tabla 6). Existen interacciones con efectos positivos sobre la tasa de crecimiento poblacional, como por ejemplo las encontradas entre las variables climáticas y la población, o las variables climáticas y la caza e incluso la presencia de la otra especie y las variables climáticas, (modelos 1, 2 y 5 de la Tabla 6).

Resultados de los GLM para gamos

Los efectos negativos de la población parecen afectar mucho más a los gamos de LN que a los de SC (modelos 1, 2 y 3 de la Tabla 7). Los efectos de la DD son detectados en todos los modelos a excepción del mejor de los modelos referente a la finca SC (modelo 4 de la Tabla 7), esto coincide con los resultados de los test de DD vistos en el capítulo anterior, donde no se detectaba DD para los gamos de SC.

Las condiciones climatológicas juegan un papel importante así como la caza para los gamos de SC (modelos 4 y 6 de la Tabla 7). Encontramos una influencia negativa de la caza de hembras sobre la tasa de crecimiento poblacional (modelos 2, 4 y 6 de la Tabla 7).

El estudio de dos especies simpátricas en poblaciones que están separadas nos permite valorar los efectos de la densidad, y la presión de la caza en un entorno con una climatología similar. Es importante saber que este estudio se presenta por primera vez en nuestra área, durante un período de 16 años con el objetivo de monitorizar la dinámica poblacional de ciervos y gamos, así como la efectividad de la caza selectiva para controlar el tamaño poblacional, considerando los efectos del clima, la competencia interespecífica y la DD. Desde un punto de vista metodológico, hemos utilizado modelos lineales generalizados, como ha sido habitual en este tipo de estudios (Ueno et al., 2010; Imperio et al., 2011), ya que son capaces de evaluar los impactos de la DD, la caza, el clima y la competencia interespecífica sobre la tasa de crecimiento poblacional de ciervos y gamos de cada finca.

Como se esperaba, casi todos los GLM utilizados para evaluar la DD han detectado la presencia de la misma a excepción de los gamos de SC, quizás debido a que esta población está aún por debajo del valor de K . En estas poblaciones se produce un exceso de animales disponible que puede cazarse sin que esto suponga una reducción del tamaño poblacional. Cazando simplemente este excedente disponible, se produce una compensación de mortalidad que no es adecuada a la hora de reducir la densidad poblacional. La caza no es lo suficientemente efectiva y por tanto, se hace necesario mantener los niveles de caza sobre un cierto umbral con el objetivo de lograr una mortalidad aditiva y por tanto una reducción del tamaño poblacional. De hecho, los esfuerzos de gestión han sido enfocados para reducir la abundancia e incrementar la mortalidad mediante la caza en esta área. No obstante, los resultados de la monitorización de las poblaciones de cérvidos muestran que las poblaciones de ciervos en LN tienden al decrecimiento, mientras que los ciervos en SC y los gamos en LN fluctúan durante los años de estudio, y los gamos en SC claramente tienden al crecimiento (Figura 3).

Tabla 6: Selección de modelos GLM considerando como variable dependiente la estima de abundancia poblacional (PDS) para ciervos de las dos fincas. De izquierda a derecha: Número del modelo, variable explicativa en cada modelo, coeficiente de regresión (β) junto con su error estándar, p-valor (P), diferencia entre el criterio de Akaike de un modelo y el del menor ($\Delta AICc$), pesos de Akaike (ω) y ratio evidente (ER).

Modelo	Variables explicativas para ciervos de LN	β (s.e.)	P	$\Delta AICc$	ω	ER
1	Población $t-1$ Lluvias de otoño $t-1$ Población $t-1 \times$ Lluvias de otoño $t-1$	-4.9995 (1.7214) -7.9050 (2.9598) 1.0704 (0.4077)	0.0036 0.0075 0.0086	0.00	0.67	1.00
2	Caza de hembras $t-1$ Lluvias de otoño $t-1$ Caza de hembras $t-1 \times$ Lluvias de otoño $t-1$	-2.1488 (0.7724) -1.9794 (0.6716) 0.4423 (0.1706)	0.0054 0.0032 0.0095	1.37	0.33	0.49
Modelo	Variables explicativas para ciervos de SC	β (s.e.)	P	$\Delta AICc$	ω	ER
3	Población $t-1$ Lluvias de primavera $t-1$	-0.6030 (0.2221) 0.2692 (0.1198)	0.0066 0.0246	0.00	0.56	1.00
4	Caza de hembras $t-1$ Lluvias de primavera $t-1$	-0.1674 (0.0726) 0.3217(0.1222)	0.0212 0.0085	1.57	0.25	0.45
5	Población $t-1$ <i>Gamo</i> sp. $t-1$ Lluvias de primavera $t-1 \times$ <i>Gamos</i> sp. $t-1$	-0.6341 (0.2151) -0.3222 (0.1069) 0.0677 (0.0239)	0.0032 0.0025 0.0046	2.11	0.19	0.34

Tabla 7: Selección de modelos GLM considerando como variable dependiente la estima de abundancia poblacional (PDS) para gamos de las dos fincas. De izquierda a derecha: Número del modelo, variable explicativa en cada modelo, coeficiente de regresión (β) junto con su error estándar, p-valor (P), diferencia entre el criterio de Akaike de un modelo y el del menor ($\Delta AICc$), pesos de Akaike (ω) y ratio evidente (ER).

Modelo	Variables explicativas para gamos de LN	β (s.e.)	P	$\Delta AICc$	ω	ER
1	Población $t-1$	-0.8595 (0.1966)	0.0000	0.00	0.46	1.00
	Temperatura de verano $t-1$	-3.1578 (1.4886)	0.0339			
2	Población $t-1$	-0.6289 (0.1863)	0.0001	0.62	0.34	0.74
	Caza de hembras $t-1$	-0.2836 (0.1458)	0.0518			
3	Población $t-1$	-0.7408 (0.1928)	0.0001	1.72	0.20	0.43
	Ciervos sp. $t-1$	-0.5658 (0.1458)	0.0808			
Modelo	Variables explicativas para gamos de SC	β (s.e.)	P	$\Delta AICc$	ω	ER
4	Caza de hembras $t-1$	-7.2367 (2.4154)	0.0027	0.00	0.47	1.00
	Lluvias de otoño $t-1$	-6.9609 (2.2488)	0.0019			
	Caza de hembras $t-1 \times$ Lluvias de otoño $t-1$	1.7814 (0.6219)	0.0041			
5	Población $t-1$	-2.5628 (1.2384)	0.0385	0.76	0.32	0.68
	Lluvias de otoño $t-1$	-3.2635 (1.5502)	0.0353			
	Población $t-1 \times$ Lluvias de otoño $t-1$	0.5166 (0.2966)	0.0815			
6	Población $t-1$	-2.7971 (1.1041)	0.0113	1.68	0.21	0.45
	Caza de hembras $t-1$	-3.1445 (1.3780)	0.0224			
	Población $t-1 \times$ Caza de hembras $t-1$	0.7233 (0.3231)	0.0252			

CAPÍTULO 3

Putman et al. (2005) encontraron DD en poblaciones donde la caza las mantiene en un tamaño similar al que tenían antes de la caza. Nuestros resultados también coinciden con estudios sobre otras especies de cérvidos de América del Norte con clima mediterráneo.

En este entorno, donde los veranos son más secos y áridos que en otros ambientes mediterráneos, la sequía del verano se espera que afecte al crecimiento poblacional de manera significativa. La disponibilidad del agua, que se relaciona estrechamente con la disposición de alimentos y la calidad de estos, parece tener un papel importante como factor restrictivo del crecimiento poblacional. Una buena disponibilidad de agua durante los meses de primavera se espera que tenga un efecto positivo sobre el incremento de la tasa poblacional y esto afecta de manera positiva a la calidad del forraje disponible para las hembras de ungulados durante la gestación y la lactancia (Rodríguez-Hidalgo et al., 2010).

Debido a la alta aridez estival, esperamos un fuerte efecto de las condiciones climáticas que modulen la fuerza de la DD. Sorprendentemente, en nuestro estudio, el clima parece tener un efecto significativo aunque de manera débil en la dinámica de las poblaciones, siendo la competencia intraespecífica el principal conductor de la dinámica poblacional, y los peores efectos climáticos suceden cuando la DD en las poblaciones es mayor.

Encontramos un efecto positivo de las lluvias de primavera sobre la tasa de crecimiento poblacional en ciervos de SC (Tabla 6). Sin embargo, encontramos una relación negativa entre las lluvias de otoño y la tasa de crecimiento poblacional para los ciervos de LN y gamos de SC (modelos 1 y 2, Tabla 6 y modelos 4 y 5, Tabla 7), así como un gran efecto negativo de la temperatura de verano de los gamos de LN sobre la tasa de crecimiento poblacional (modelo 1, Tabla 7).

En nuestro estudio las sequías de verano presentan un efecto retardado en la dinámica poblacional, ya que los cérvidos pierden condiciones físicas durante el verano que los debilita para poder soportar las restricciones de las primeras lluvias de otoño. Es probable que la ocurrencia simultánea de las primeras lluvias de otoño sobre los cérvidos que poseen una condición física débil después del verano los haga incapaces de regular

su temperatura corporal y mueran. En poblaciones con sobreabundancia de densidad, encontramos que la DD es el factor regulador más importante. Por otro lado, las poblaciones de cérvidos con menos DD y menos competencia por los recursos aprovechan las lluvias de primavera para conseguir una buena condición corporal. Por tanto, los cérvidos pueden llegar al otoño en buena condición corporal y se compensan las condiciones de la sequía durante el verano.

Encontramos interacciones con sentido biológico entre variables explicativas como son la población \times lluvias de otoño (modelo 1, Tabla 6 y modelo 5, Tabla 7), la caza de hembras \times lluvias de otoño (modelo 1, Tabla 6 y modelo 4, Tabla 7) y la población \times caza de hembras (modelo 6, Tabla 7). La primera interacción, con efecto final positivo en la población, evidencia la modulación de la DD por las lluvias de otoño. La segunda interacción se debe a que el efecto de la caza de hembras sobre la tasa de crecimiento poblacional modula también la influencia de las lluvias de otoño.

De cualquier forma tal y como habíamos previsto, las condiciones climáticas modulan la fuerza de la DD de manera similar a como ocurre con las bajas temperaturas en poblaciones de climas fríos (Aanes et al., 2000). Esto queda de manifiesto con las interacciones encontradas en los GLM.

Conclusiones

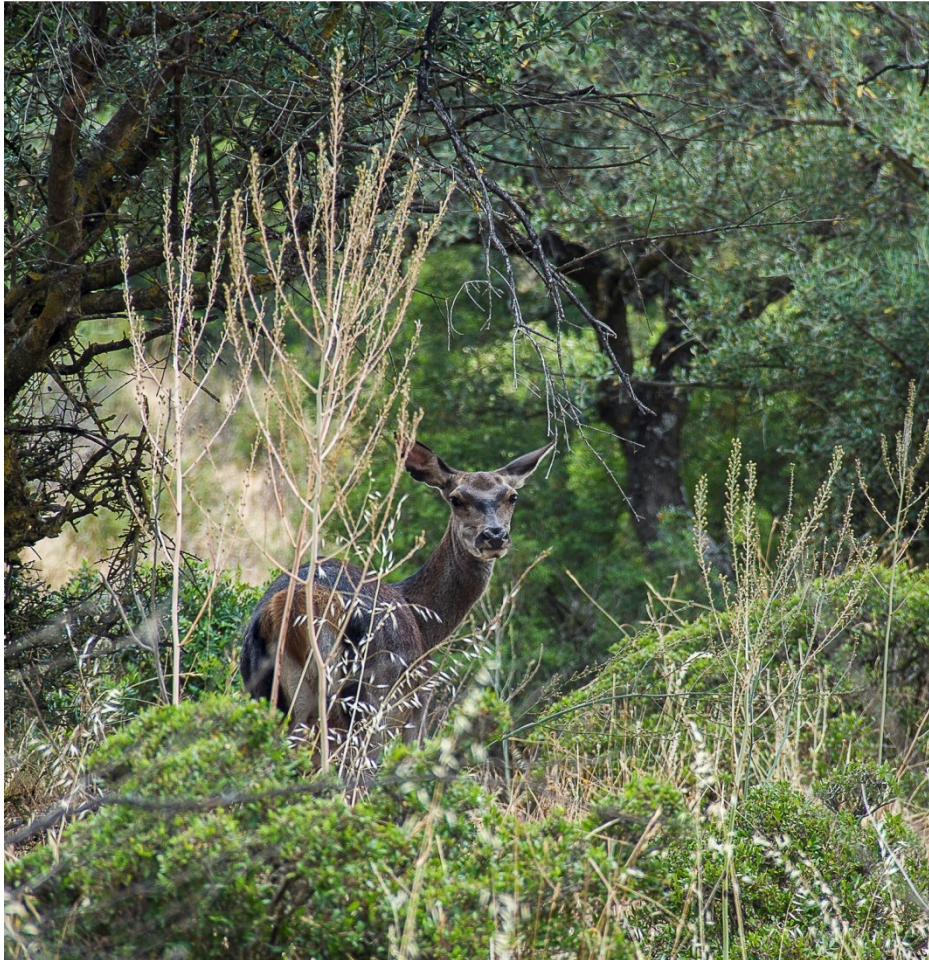
Los GLM se utilizan para evaluar los factores denso-dependientes, el clima, la caza y la competencia interespecífica que nos ayudan a comprender la dinámica poblacional de ungulados.

En general, se detecta que la DD tiene un fuerte efecto sobre la dinámica poblacional, más que los factores climáticos, la caza y la competencia interespecífica. Como se esperaba, los resultados sugieren que la competencia intraespecífica es el factor más influyente sobre la tasa de crecimiento poblacional, y los efectos de la sequía agravan dicho crecimiento conforme aumenta la población de cérvidos.

En estos entornos, la importancia de los factores climáticos puede llegar a ser mucho mayor si la aridez y las densidades se incrementan.

La reducción de la efectividad de la caza mediante los mecanismos denso-dependientes, puede complicar el control de la población en estas áreas protegidas, donde la explotación sostenible de los recursos y la conservación del medioambiente pueden ser compatibles.

Los cambios denso-dependientes compensan la pérdida producida por la caza, reduciendo la efectividad de la caza y necesariamente la extracción de cérvidos sobre el umbral necesario para alcanzar la mortalidad aditiva y reducir el tamaño poblacional. La competencia interespecífica entre el ciervo y el gamo parece afectar a ambas poblaciones de forma negativa posiblemente debido a la competencia por los recursos.



**5.4 CAPÍTULO 4. ESTUDIO DE LA DINÁMICA
POBLACIONAL DE UNGULADOS CINEGÉTICOS
MEDIANTE INFERENCIA BAYESIANA**

Drivers of population growth variations for two Mediterranean sympatric Deer

López-Montoya, A.J., Moro, J. and Azorit, C. (2017)

Ecological Research

ISI Journal Citation Reports®

(ANEXO XI)

CAPÍTULO 4

Capítulo 4: Estudio de la dinámica poblacional de ungulados cinegéticos mediante inferencia Bayesiana

Introducción

Los aumentos de la presión de los herbívoros asociados con las altas densidades ocurren a escala global, teniendo fuertes impactos en los ecosistemas naturales e infligiendo pérdidas económicas en la silvicultura y la agricultura (Côté et al., 2004; Nugent et al., 2011).

Muchos estudios han demostrado que la DD, que actúa como un mecanismo autorregulatorio, afecta a las tasas de reclutamiento y al crecimiento poblacional en grandes herbívoros (Clutton-Brock et al., 1987; McCullough, 1999; Bonenfant et al., 2009). En poblaciones densodependientes, cuando la densidad poblacional decrece, la mortalidad decrece o la natalidad crece y viceversa. Además, las variaciones poblacionales pueden ser resultado de las fluctuaciones medioambientales de un instante temporal al siguiente (Berryman y Turchin, 2001). Un factor ambiental influyente son las variaciones climáticas que pueden afectar al crecimiento poblacional independientemente de la densidad que haya. La complejidad de las interacciones entre la DD y el clima (Coulson et al., 2001; Hixon et al., 2002) así como los impactos producidos por los gestores medioambientales sobre la población a través de la caza controlada, puede provocar que los factores intrínsecos y extrínsecos sean difíciles de distinguir a la hora de producir variaciones poblacionales.

Recientemente, se ha destacado la utilidad de incorporar análisis flexibles en los modelos poblacionales de espacio de estados y la necesidad de incluir variables climáticas en el modelo para realizar una planificación adecuada en la gestión de la vida silvestre (Koons et al., 2015). Sin embargo, debido a la complejidad de la detección de los procesos densodependientes, el manejo de la caza junto con la teoría logística no suele utilizarse para ungulados (Guthery y Shaw, 2013).

CAPÍTULO 4

Este trabajo es novedoso, en el sentido de que hasta entonces no se había realizado ningún estudio que ofreciera por primera vez, un análisis original de las variaciones anuales en el tamaño poblacional y que estableciese los efectos de la densidad, el clima y la caza sobre las fluctuaciones del crecimiento poblacional de dos especies simpátricas que cohabitan en entornos mediterráneos, como son el ciervo ibérico (*Cervus elaphus hispanicus*) y el gamo (*Dama dama*). Para ello hemos utilizado series temporales de 16 años consecutivos de estimas de abundancia y datos de caza en nuestras fincas de estudio. Exploramos la existencia de DD en nuestras fincas, utilizando una versión del modelo de espacio de estados utilizando inferencia Bayesiana (Koons et al., 2015). Este modelo considera la caza de manera implícita, permitiendo una detección mucho más fiable del fenómeno de DD (Iijima y Ueno, 2016).

Esperamos tener un efecto negativo de la densidad y la sequía sobre las tasas de crecimiento poblacional. En estas últimas décadas, debido a que las poblaciones de cérvidos en estas áreas están en una situación de sobreabundancia, cercana o incluso superior al valor de K (Azorit, 2005), esperamos detectar DD en las dos especies y en las dos fincas de estudio. Debido a la alta aridez presente en verano, suponemos que los fuertes efectos de las condiciones climáticas modulan la fuerza de la DD, de manera similar a lo que sucede en las poblaciones árticas (Aanes et al., 2000).

Por otra parte, se espera que los efectos negativos de la falta de lluvias sobre la población sucedan al final del verano y a principios de otoño, en vez de lo que sucede en los ambientes árticos, donde la climatología invernal es la que produce los efectos negativos en esas poblaciones. Nuestros resultados pueden proporcionar una información útil y novedosa en la gestión poblacional de cérvidos en entornos mediterráneos semiáridos frente al cambio climático.

Metodología

Modelo de espacio de estados Bayesiano

Un modelo apropiado para detectar la presencia de DD es el modelo estocástico de Gompertz definido como:

$$N_t = N_{t-1} \exp(a + b \log N_{t-1} + \varepsilon_t)$$

donde se supone que los residuos ε_t son incorrelados y con distribución Normal. Anteriormente hemos utilizado este modelo para detectar la presencia de DD. Siguiendo en el marco del modelo de espacio de estados, el modelo de Gompertz puede linealizarse de la siguiente forma (Dennis et al., 2006):

$$\begin{cases} X_t = X_{t-1} + a + bX_{t-1} + \varepsilon_t \\ Y_t = X_t + \eta_t \end{cases}$$

donde X_t es el logaritmo natural del verdadero tamaño no observado de la población, Y_t es el valor del tamaño poblacional observado, $\varepsilon_t \sim \mathcal{N}(0, \sigma_p^2)$ y $\eta_t \sim \mathcal{N}(0, \sigma_o^2)$ son los términos de error.

Bajo la hipótesis de que la DD y la caza son los principales conductores de la dinámica poblacional, y siguiendo las recomendaciones de (Iijima et al., 2013; Koons et al., 2015; Iijima y Ueno, 2016), añadimos la componente $e_{t-1} = \log(1 - H_{t-1}/N_{t-1})$ al modelo de espacio de estados donde se ha integrado la caza H dentro del logaritmo de la abundancia, sucedidos en el año $t - 1$. Por tanto, el modelo de espacio de estados Bayesiano (BSSM) quedaría de la forma:

$$X_t = X_{t-1} + e_{t-1} + a + b(X_{t-1} + e_{t-1}).$$

Para introducir los efectos de las variables climáticas, decidimos utilizar un modelo similar al utilizado por Koons et al. (2015), de la forma

$$X_t = X_{t-1} + e_{t-1} + \beta_0 + \beta_1(X_{t-1} + e_{t-1}) + \sum_{i=1}^3 \beta_{i+1} Z_{t-1}^{(i)} + \varepsilon_t$$

donde β_0 y β_1 son los parámetros correspondientes para a y b , respectivamente y β_i son los parámetros para las covariables climáticas $Z^{(i)}, i = 1, 2, 3$. El término de error ε_t se define como antes. Utilizando inferencia Bayesiana ajustamos todas las posibles combinaciones del modelo de espacio de estados para los ciervos y para los gamos y consideramos las variables climáticas (índices de Gaussien definidos en el Capítulo 1): GI de primavera $Z^{(1)}$, verano $Z^{(2)}$ y otoño $Z^{(3)}$.

Los modelos de espacio de estados se componen de un proceso de estado y un proceso de observación. El proceso de estado denotado por X_t , con $t = 0, 1, \dots, T$, es un vector no observable que expresa la evolución estocástica del estado ecológico. Cuando se analiza la dinámica de poblaciones, se aplica de forma general un proceso de Markov de primer orden $X_t|X_{t-1}$. El proceso de observación, denotado como Y_t , es un vector observable que está relacionado con X_t pero que fluctúa con el error de observación.

Estos procesos tienen incertidumbres que vienen relacionadas con un conjunto de tres funciones de distribución de probabilidad: $\phi_t(X_t|X_{t-1}; \alpha)$ es el proceso de estado, $\phi_0(X_0; \mu)$ es el estado inicial y $\psi_t(Y_t|X_t; \gamma)$ es el proceso de observación, donde $\theta = (\alpha, \mu, \gamma)$ son los parámetros del modelo.

Implementación del modelo y bondad del ajuste

Bajo un contexto Bayesiano, el objetivo de la inferencia para un modelo de espacio de estados consiste en simular muestras a partir de una función de distribución conjunta a posteriori para las variables del estado X y de los parámetros desconocidos θ , condicionado a los datos observados Y (muestra). Si denotamos la función de distribución de probabilidad a priori, de los parámetros del modelo como $\pi(\theta)$, la distribución conjunta a posteriori puede expresarse de la forma

$$\pi(X|Y) \propto \pi(\theta)\phi_0(X_0; \mu)(\prod_{t=1}^T \phi_t(X_t|X_{t-1}; \alpha)\psi_t(Y_t|X_t; \gamma)).$$

Adoptamos una aproximación Bayesiana de Monte Carlo vía cadenas de Markov (MCMC) (Gelfand y Smith, 1990) mediante JAGS 3.3.0 (Plummer, 2012) utilizando el paquete *R2Jags* implementado en R (R

Development Core Team 2015). Para cada modelo se compilan en paralelo cadenas MCMC y se ponen en funcionamiento 1.000.000 de iteraciones después de una fase inicial de entrenamiento de 500.000 iteraciones. La convergencia del muestreo MCMC se ha evaluado considerando el criterio de que $\widehat{R} < 1.1$ (Gelman et al., 2004). Finalmente, utilizamos un P -valor Bayesiano generado a partir de la distribución a posteriori para validar la bondad del ajuste del modelo, si el P -valor es cercano a 0.5, esto indica un buen ajuste pero un valor cercano a 0 o a 1 sugiere un ajuste dudoso (Kéry y Schaub, 2012). Para más información sobre inferencia Bayesiana ver el Anexo VI. El código en R del modelo de espacio de estados Bayesiano está disponible en el Anexo VII.

Distribuciones a priori

Teniendo en cuenta las consideraciones de Gelman (2006), suponemos unas distribuciones imprecisas a priori para los parámetros del modelo $\beta_0, \beta_1, \beta_2, \beta_3, \beta_4 \sim \mathcal{N}(0, 1000)$, una distribución a priori para la varianza del proceso $\sigma_p \sim \mathcal{U}(0, 100)$, y utilizamos $Y_t \sim \text{Poisson}(\exp(X_t))$ para modelar el error de observación de los conteos. Sin embargo suponemos que β_0 nunca puede exceder del valor $\log(2)$, debido a que la abundancia nunca se dobla en un año, incluso en el caso extremo en el que toda la población fuera de hembras y todas estuviesen preñadas (Iijima y Ueno, 2016). La distribución a priori para β_1 debe truncarse entre los valores -2 y 2 con el objetivo de excluir casos imposibles, ya que la población experimentará DD cuando $-2 < \beta_1 < 0$, pero en 0 sucede la denso-independencia. Los valores de $\beta_1 < -2$ indican que la DD es tan fuerte que esto llevaría a una dinámica poblacional inestable y caótica, valores de $\beta_1 > 0$ indican que la densidad tiene un efecto positivo en la tasa de crecimiento poblacional (Dennis et al., 2006; Koons et al., 2015).

Calculamos los residuos de Pearson con el objetivo de probar la existencia del problema de la sobredispersión. Una manera sencilla consiste en tomar los valores medios de las muestras MCMC y utilizarlas para calcular los residuos de Pearson, ya que es mucho más informativo calcular los residuos de Pearson de cada realización de MCMC individualmente.

Además, también calculamos los residuos “predichos” para cada realización de MCMC obtenida de los datos de abundancia simulada a partir de una distribución de Poisson. Estos últimos seguirán una distribución de Poisson, por lo que no mostrarán sobredispersión (Zuur et al., 2009). Comprobamos todos nuestros modelos mediante el test de sobredispersión y verificamos que no existen problemas de sobredispersión. Las salidas de los test de sobredispersión y los test gráficos de bondad de ajuste vienen recogidos en el Anexo VIII.

Selección del modelo

Es muy difícil encontrar un consenso en cómo abordar la incertidumbre en un modelo de espacio de estados Bayesiano (Link y Barker, 2010). Para lograr esto, decidimos utilizar el *Deviance Information Criteria* (DIC), que permite seleccionar modelos jerarquizados en inferencia Bayesiana (Spiegelhalter et al., 2002). El criterio DIC puede considerarse análogo al AIC utilizado en modelos de regresión considerando un enfoque inferencial frecuentista, por tanto, los modelos con $\Delta\text{DIC} < 2$ pueden considerarse candidatos potenciales para ser el “mejor” modelo (Burnham y Anderson, 2002; Spiegelhalter et al., 2002). Para calcular los parámetros del modelo, calculamos los pesos relativos al DIC, definidos para el modelo p de la forma:

$$w_p = \frac{\exp(-\Delta\text{DIC}_p/2)}{\sum_{m=1}^M \exp(-\Delta\text{DIC}_m/2)}$$

siendo ΔDIC_p la diferencia entre el DIC del modelo con menor valor de este y el DIC del modelo p , y ΔDIC_m son cada una de las diferencias de todos los modelos considerados. Esta aproximación ha sido utilizada en muchos análisis y se ha demostrado que es bastante útil para elegir buenos modelos predictivos (Wilberg y Bence, 2008; Jiao et al., 2009; Moore y Barlow, 2011). Las salidas de los modelos de espacio de estados ajustados a nuestras poblaciones vienen recogidas en el Anexo IX.

Resultados

Los resultados de los modelos ajustados vienen resumidos en las Tablas 8 y 10. Los modelos competitivos ($\Delta\text{DIC} < 2$) (ver Tablas 9 y 11) incluyen parámetros como la tasa intrínseca, la DD y las variables climatológicas. Los valores del P -valor Bayesiano son todos próximos a 0.5, indicando un “buen ajuste” para todos los modelos considerados (ver Anexo IX).

Resultados de los BSSM para ciervos

Para los ciervos de LN, encontramos un modelo con efectos significativos de la DD, el modelo LN2 de la Tabla 8, presenta una media a posteriori de $\beta_0 = 0.375$, $sd = 0.198$, $CI = (0.024, 0.680)$ con efectos estadísticamente significativos, indicando un fuerte potencial de crecimiento poblacional basado en los intervalos creíbles Bayesianos con un nivel de confianza del 95%. La media a posteriori de la variable correspondiente a la DD es $\beta_1 = -0.066$, $sd = 0.039$, $CI = (-0.127, -0.002)$, con efectos marginalmente significativos basados en los intervalos creíbles al 90%, y la media a posteriori correspondiente a la variable climatológica GI de primavera es $\beta_2 = 0.001$, $sd = 0.001$, $CI = (-0.001, 0.003)$ sin efectos estadísticamente significativos. El resto de los modelos sólo presentan una variable significativa, la tasa de crecimiento. Para los ciervos de SC encontramos dos modelos (SC2 y SC3) con efectos significativos de DD y un efecto positivo del GI de primavera. Por ejemplo el modelo SC2 de la Tabla 8, con una media a posteriori de $\beta_0 = 0.377$, $sd = 0.198$, $CI = (0.021, 0.679)$ con efectos significativos, indica un fuerte potencial de crecimiento poblacional, la media a posteriori de la variable correspondiente a la DD es $\beta_1 = -0.093$, $sd = 0.045$, $CI = (-0.178, -0.004)$ débil pero con efectos estadísticamente significativos y la media a posteriori de la variable climática del IG de primavera es $\beta_2 = 0.003$, $sd = 0.001$, $CI = (0.0003, 0.005)$ débil pero con efectos estadísticamente significativos. Otro modelo potencial incluye a la variable climática GI de otoño con efectos significativos negativos sobre el crecimiento poblacional $\beta_4 = -0.003$ (ver los modelos SC4 y SC5, de la Tabla 8).

Tabla 8: Selección de modelos de espacio de estados Bayesianos, que explican la tasa de crecimiento poblacional para ciervos (*Cervus elaphus hispanicus*) en las dos fincas (LN y SC). De izquierda a derecha: Número del modelo, variable explicativa en cada modelo, tipo de finca con los valores medios de los parámetros de cada variable, junto con sus intervalos de confianza creíbles al 95%.

Modelo	VARIABLES Explicativas	Lugar Nuevo	Selladores-Contadero
1	Tasa intrínseca $t-1$	0.3756 (0.0233, 0.6786)^a	0.3926 (0.0250, 0.6813)^a
	Población $t-1$	-0.0416 (-0.0950, 0.0174)	-0.0238 (-0.0845, 0.0445)
2	Tasa intrínseca $t-1$	0.3745 (0.0235, 0.6796)^a	0.3766 (0.0214, 0.6790)^a
	Población $t-1$	-0.0662 (-0.1376, 0.0091)^b	-0.0925 (-0.1780, -0.0044)^a
	GI de primavera $t-1$	0.0009 (-0.0008, 0.0026)	0.0026 (0.0003, 0.0048)^a
3	Tasa intrínseca $t-1$	0.3736 (0.0218, 0.6797)^a	0.3732 (0.0216, 0.6794)^a
	Población $t-1$	-0.0765 (-0.1681, 0.0192)	-0.0907 (-0.1849, 0.0075)^b
	GI de primavera $t-1$	0.0009 (-0.0009, 0.0027)	0.0026 (0.0026, 0.0049)^a
	GI de verano $t-1$	-0.0018 (-0.0109, 0.0072)	0.0004 (-0.0073, 0.0081)
4	Tasa intrínseca $t-1$	0.37096 (0.0229, 0.6788)^a	0.3601 (0.0205, 0.6767)^a
	Población $t-1$	-0.0277 (-0.1313, 0.0788)	-0.0069 (-0.0931, 0.1094)
	GI de primavera $t-1$	0.0006 (-0.0012, 0.0024)	0.0017 (-0.0001, 0.0035)^b
	GI de otoño $t-1$	-0.0011 (-0.0032, 0.0010)	-0.0027 (-0.0045, -0.0008)^a
5	Tasa intrínseca $t-1$	0.3694 (0.0207, 0.6798)^a	0.3612 (0.0188, 0.6779)^a
	Población $t-1$	-0.0348 (-0.1600, 0.0948)	0.0057 (-0.1018, 0.1143)
	GI de primavera $t-1$	0.0006 (-0.0013, 0.0025)	0.0017 (-0.0002, 0.0036)^b
	GI de verano $t-1$	-0.0012 (-0.0105, 0.0080)	-0.0002 (-0.0060, 0.0058)
	GI de otoño $t-1$	-0.0011 (-0.0034, 0.0012)	-0.0027 (-0.0046, -0.0008)^a

^aVariables significativas al 95%.

^bVariables significativas al 90%.

Tabla 9: Selección de modelos de espacio de estados Bayesianos, que explican la tasa de crecimiento poblacional para ciervos (*Cervus elaphus hispanicus*) en las dos fincas (LN y SC). De izquierda a derecha: Número del modelo, variable explicativa en cada modelo, Deviance Information Criteria (**DIC**) y pesos Bayesianos (w). Las variables explicativas en negrita son significativas al 95% o marginalmente significativas al 90% mediante intervalos creíbles (CI) que no contienen al 0.

Modelo LN	Variables explicativas para ciervos LN	DIC	w
1	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$	161.6	0.1859
2	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$	161.7	0.1767
3	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$, GI de verano $t-1$	161.3	0.2160
4	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$, GI de otoño $t-1$	161.3	0.2160
5	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$, GI de verano $t-1$, GI de otoño $t-1$	161.4	0.2054
Modelo SC	Variables explicativas para ciervos en SC	DIC	w
1	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$	158.7	0.1508
2	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$	158.4	0.1751
3	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$, GI de verano $t-1$	157.9	0.2247
4	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$, GI de otoño $t-1$	157.9	0.2247
5	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$, GI de verano $t-1$, GI de otoño $t-1$	157.9	0.2247

Resultados de los BSSM para gamos

Para los gamos de LN, encontramos que todos los modelos presentan efectos significativos de DD y efectos negativos de la climatología GI de verano, sobre el crecimiento poblacional. Por ejemplo, el modelo LN3 de la Tabla 10, presenta una media a posteriori de $\beta_0 = 0.448$, $sd = 0.180$, $CI = (0.056, 0.684)$ con efectos estadísticamente significativos, indicando un fuerte potencial de crecimiento poblacional basado en los intervalos de confianza creíbles Bayesianos con un nivel de confianza del 95%, la media a posteriori para la variable de la DD es $\beta_1 = -0.094$, $sd = 0.058$, $CI = (-0.224, -0.006)$ con efectos estadísticamente significativos, la media a posteriori de la variable climática correspondiente al GI de verano es $\beta_3 = -0.017$, $sd = 0.006$, $CI = (-0.030, -0.005)$. Para los gamos de SC encontramos que no hay ningún modelo que presente DD, pero existe un efecto positivo de la variable climática GI de primavera sobre el crecimiento poblacional. Por ejemplo, el modelo SC2 de la Tabla 10, presenta una media a posteriori de $\beta_0 = 0.448$, $sd = 0.184$, $CI = (0.046, 0.685)$, con efectos estadísticamente significativos, indicando un fuerte potencial de crecimiento poblacional, la media a posteriori de la variable DD es $\beta_1 = -0.2154$, $sd = 0.1347$, $CI = (-0.4851, 0.0478)$ no presenta efectos estadísticamente significativos, y la media a posteriori de la variable climatológica GI de primavera es $\beta_2 = 0.006$, $sd = 0.0024$, $CI = (0.0012, 0.0106)$ con efectos estadísticamente significativos.

Tabla 10: Selección de modelos de espacio de estados Bayesianos, que explican la tasa de crecimiento poblacional para gamos (*Dama dama*) en las dos fincas (LN y SC). De izquierda a derecha: Número del modelo, variable explicativa en cada modelo, tipo de finca con los valores medios de los parámetros de cada variable, junto con sus intervalos de confianza creíbles al 95%.

Modelo	Variables Explicativas	Lugar Nuevo	Selladores-Contadero
1	Tasa intrínseca $t-1$	0.5819 (0.3384, 0.6896)^a	0.4784 (0.0682, 0.6866)^a
	Población $t-1$	-0.0242 (-0.0711, -0.0009)^a	0.0504 (-0.1247, 0.2484)
	Tasa intrínseca $t-1$	0.5150 (0.1274, 0.6878)^a	0.4474 (0.0488, 0.6849)^a
2	Población $t-1$	-0.0479 (-0.1490, -0.0016)^a	-0.2160 (-0.4892, 0.0507)
	GI de primavera $t-1$	0.0014 (-0.0009, 0.0044)	0.0058 (0.0013, 0.0107)^a
	Tasa intrínseca $t-1$	0.4475 (0.0561, 0.6842)^a	0.4164 (0.0324, 0.6831)^a
3	Población $t-1$	-0.0940 (-0.2241, -0.0064)^a	-0.2031 (-0.4658, 0.0474)
	GI de primavera $t-1$	-0.0003 (-0.0028, 0.0025)	0.0041 (-0.0007, 0.0093)^b
	GI de verano $t-1$	-0.0168 (-0.0295, -0.0054)^a	-0.0120 (-0.0290, 0.0043)
	Tasa intrínseca $t-1$	0.4815 (0.0722, 0.6863)^a	0.4350 (0.0429, 0.6848)^a
4	Población $t-1$	-0.0740 (-0.2497, -0.0022)^a	-0.2441 (-0.5823, 0.0899)
	GI de primavera $t-1$	0.0014 (-0.0013, 0.0049)	0.0057 (0.0008, 0.0108)^a
	GI de otoño $t-1$	0.0010 (-0.0020, 0.0049)	0.0007 (-0.0042, 0.0057)
	Tasa intrínseca $t-1$	0.4655 (0.0600, 0.6861)^a	0.4147 (0.0326, 0.6831)^a
5	Población $t-1$	-0.0874 (-0.2584, -0.0032)^a	-0.1749 (-0.5238, 0.1665)
	GI de primavera $t-1$	-0.0003 (-0.0029, 0.0026)	0.0041 (-0.0012, 0.0096)^b
	GI de verano $t-1$	-0.0176 (-0.0310, -0.0056)^a	-0.0130 (-0.0324, 0.0059)
	GI de otoño $t-1$	-0.0005 (-0.0032, 0.0028)	-0.0007 (-0.0060, 0.0046)

^aVariables significativas al 95%.

^bVariables significativas al 90%.

Tabla 11: Selección de modelos de espacio de estados Bayesianos, que explican la tasa de crecimiento poblacional para gamos (*Dama dama*) en las dos fincas (LN y SC). De izquierda a derecha: Número del modelo, variable explicativa en cada modelo, Deviance Information Criteria (*DIC*) y pesos Bayesianos (*w*). Las variables explicativas en negrita son significativas al 95% o marginalmente significativas al 90% mediante intervalos creíbles (CI) que no contienen al 0.

Modelo LN	VARIABLES explicativas para gamos en LN	<i>DIC</i>	<i>w</i>
1	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$	149.5	0.1854
2	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$	149.2	0.2154
3	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$, GI de verano $t-1$	149.8	0.1596
4	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$, GI de otoño $t-1$	148.8	0.2632
5	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$, GI de verano $t-1$, GI de otoño $t-1$	149.6	0.1764
Modelo SC	VARIABLES explicativas para gamos en SC	<i>DIC</i>	<i>w</i>
1	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$	123.8	0.1029
2	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$	122.8	0.1696
3	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$, GI de verano $t-1$	122.1	0.2407
4	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$, GI de otoño $t-1$	122.4	0.2072
5	Tasa intrínseca $t-1$, Población $t-1$, GI de primavera $t-1$, GI de verano $t-1$, GI de otoño $t-1$	121.8	0.2796

Consideramos el modelo con un mayor valor de w para representar a las estimas del modelo de espacio de estados, cuyos valores están cerca de los valores de los conteos en la mayoría de los años, ver Figura 12.

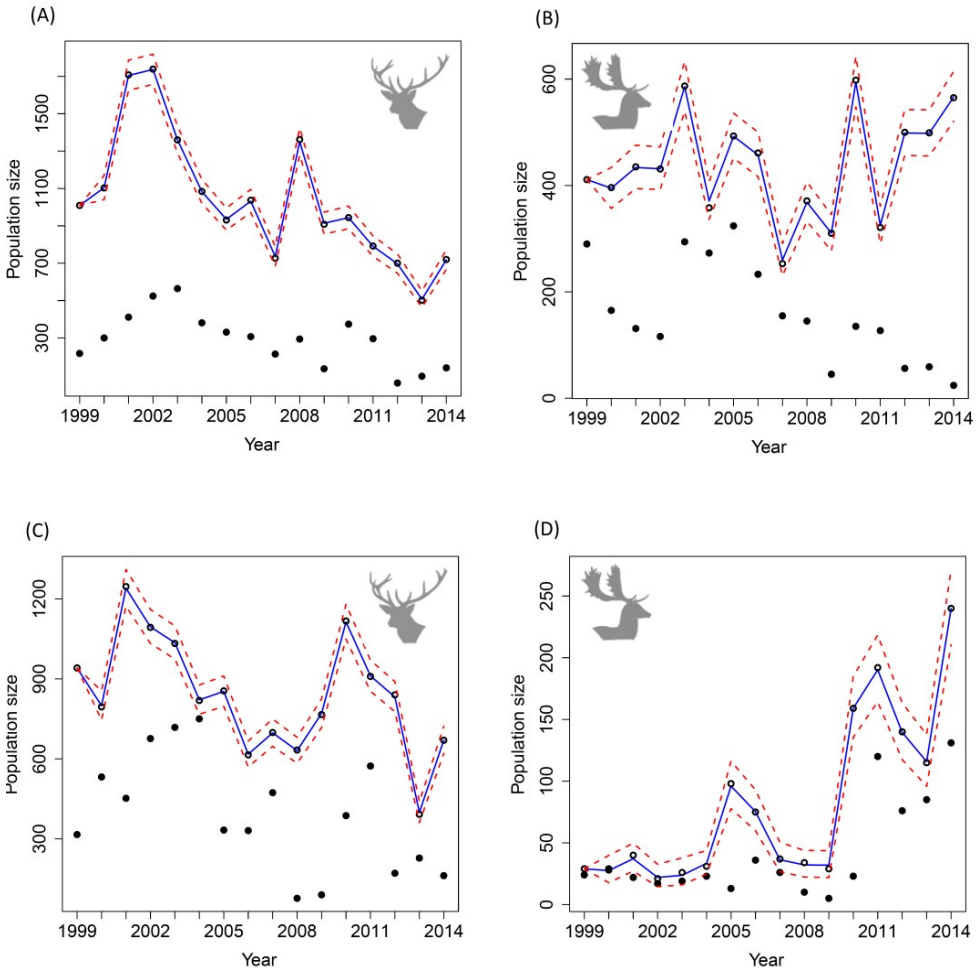


Figura 12: Series temporales de la tendencia poblacional para ciervos y gamos comprendidos entre los años 1999 y 2014. A y C para ciervos y B y D para gamos de LN y de SC respectivamente. Estimaciones de abundancia a través del modelo Bayesiano para ciervos y gamos (líneas continuas con intervalos creíbles al 95% de confianza representados por líneas discontinuas) en relación con los conteos (círculos abiertos) basados en el modelo Bayesiano más parsimonioso. La caza anual viene representada por los círculos cerrados.

Discusión

En el presente capítulo, se evalúan los conductores de la dinámica poblacional de dos especies de ungulados cinegéticos simpátricas, el ciervo ibérico y el gamo, en dos fincas separadas en un ecosistema mediterráneo. En este escenario se presenta una competición intraespecífica, así como la influencia de la caza y la climatología. El estudio de dos especies simpátricas en poblaciones que están separadas nos permite valorar los efectos de la densidad y la presión de la caza en un entorno con una climatología similar. Hasta donde nosotros sabemos, se presenta por primera vez el estudio de dos poblaciones de ungulados cinegéticos en el sur de España, durante un período de casi dos décadas con el objetivo de monitorizar la dinámica poblacional de ciervos y gamos, así como la efectividad de la caza selectiva para controlar el tamaño poblacional, considerando los efectos del clima y de la DD.

Nuestra base de datos con series temporales de 16 años consecutivos está dentro del rango considerado como aceptable para este tipo de estudios (Knape y de Valpine, 2012), y no hay ningún estudio previo basado en series temporales de casi dos décadas en esta área. Desde un punto de vista metodológico, hemos utilizado el modelo estadístico más novedoso y efectivo en la detección de DD, este es el modelo de espacio de estados estimado bajo inferencia Bayesiana. Dicho modelo es capaz de evaluar los impactos de la DD, la caza y el clima en la tasa de crecimiento poblacional sobre las poblaciones de ciervos y gamos de cada finca.

En la Figura 12 se muestra un ajuste general entre las estimas de la abundancia anual de cérvidos basada en el modelo de espacio de estados Bayesiano más parsimonioso y los valores observados (conteos) en las series temporales de la tendencia poblacional de ciervos y gamos, junto con los cupos de caza de 16 años consecutivos. Ambas poblaciones de cérvidos en SC y LN fluctúan durante los años de estudio. En contraste, la población de ciervos en LN tiende a disminuir, mientras que se observa un gran aumento de gamos en SC.

Se han presentado estudios preliminares sobre los niveles de caza entre los años 2002 y 2009 (Nugent et al., 2011), reduciendo las densidades de ciervos mínimamente pero sin efectos sobre el tamaño poblacional de

gamos, aunque la implicación de los mecanismos autorreguladores no pueden medirse debido a que la DD no se ha considerado hasta este momento.

Como se esperaba, casi todos los modelos utilizados para detectar la DD han detectado la presencia de la misma en todos los casos a excepción de los gamos de SC, quizás debido a que esta población está aún por debajo de su umbral, ya que según (McCullough, 2001), el estudio de DD debe llevarse a cabo cuando se sospeche que la población está cerca del valor de K donde es probable que la DD sea más fuerte, y este no parece ser el caso para los gamos de SC. Encontramos menos efectividad en la caza como regulador poblacional para los ciervos de SC y los gamos de LN donde la DD detectada es más alta ($\beta_1 = -0.09$ en los modelos de SC2 y LN2, de las Tablas 8 y 10, respectivamente).

Una idea clave del modelo logístico es que bajo la hipótesis de DD, la abundancia poblacional disminuye, y debería mejorar la supervivencia. Por esta razón, la caza puede considerarse como un recurso sostenible. Para cualquier población que se encuentre por debajo de K , la población produce un exceso de animales disponible, que puede cazarse sin que esto suponga una reducción del tamaño poblacional. Quitando simplemente este excedente disponible, se produce una compensación de mortalidad que no es útil para reducir la densidad poblacional. Los cambios en la DD podrían compensarse por las pérdidas producidas por la caza, aunque su efectividad sea reducida, haciendo necesario mantener los niveles de caza sobre un cierto umbral con el objetivo de lograr una mortalidad aditiva y por tanto una reducción del tamaño poblacional. Nuestros resultados coinciden con los de Ueno et al. (2010) que muestran que son necesarias mortalidades altas producidas por intensas prácticas de caza para prevenir el crecimiento poblacional. De hecho, los esfuerzos de gestión han sido enfocados para reducir la abundancia e incrementar la mortalidad mediante la caza en esta área. Sin embargo, los resultados de la monitorización de las poblaciones de cérvidos muestran que las poblaciones de ciervos en LN tienden al decrecimiento, mientras que las de gamos de SC tienden a crecer, los ciervos en SC y los gamos en LN fluctúan durante los años de estudio (Figura 12). Putman et al. (2005) encontraron mecanismos de compensación en poblaciones donde la caza las mantiene en un tamaño similar al que

tenían antes de la caza. Nuestros resultados también coinciden con estudios sobre especies de cérvidos de Norte América en un clima mediterráneo como el de California. Estas poblaciones muestran que la respuesta de la DD es lo suficientemente robusta como para ser medida y se utiliza en programas de caza (McCullough, 2001). Cuando sucede la DD, se cree que la caza es menos efectiva a la hora de reducir la población debido a una reducción de la población que alivia la competencia intraespecífica por la alimentación, lo que lleva a aumentos en la reproducción y, subsecuentemente, a un crecimiento poblacional rápido. Esta caza debe gestionarse considerando los efectos compensatorios que conlleva la reducción de la densidad, mediante la caza intensiva y los niveles globales de extracciones cercanos al umbral de la mortalidad aditiva, siendo necesario reducir el tamaño poblacional.

En este entorno, donde los veranos son más secos y áridos que en otros ambientes mediterráneos como por ejemplo en Italia (Imperio et al., 2011), esperamos que la sequía del verano afecte al crecimiento poblacional de manera significativa. La disponibilidad del agua, que se relaciona estrechamente con la disposición de alimentos y la calidad de estos, parece tener un papel importante como factor restrictivo del crecimiento poblacional, en comparación con las frías temperaturas durante el invierno en climas más fríos (Fowler, 1987; Coulson et al., 2000; Post, 2005). Se espera que una adecuada disponibilidad de agua durante los meses de primavera, tenga un efecto positivo sobre el incremento de la tasa poblacional y esto afecte de manera positiva a la calidad del forraje disponible para las hembras de ungulados durante la gestación y la lactancia (Rodríguez-Hidalgo et al., 2010).

Encontramos un efecto positivo del GI de primavera sobre la tasa de crecimiento poblacional en ciervos y gamos de SC (Tablas 8 y 10, respectivamente). Sin embargo, encontramos una relación negativa entre el GI de otoño y la tasa de crecimiento poblacional para los ciervos de SC (modelos SC4 y SC5, Tabla 8), así como un gran efecto negativo del GI de verano de los gamos de LN sobre la tasa de crecimiento poblacional (modelos LN3 y LN5, Tabla 10). En nuestro estudio las sequías del verano presentan un efecto retardado en la dinámica poblacional, ya que los cérvidos pierden condiciones físicas durante el verano que los debilita para

soportar las restricciones de las primeras lluvias de otoño. Probablemente, la ocurrencia simultánea de las primeras lluvias de otoño sobre los cérvidos que poseen una condición física débil después del verano los hace incapaces de regular su temperatura corporal y mueren. Los resultados deberían interpretarse junto con otros estudios relacionados con la calidad de la dieta y con la condición corporal (Azorit et al., 2012a,b)

A través de nuestros análisis, encontramos un fuerte potencial de crecimiento poblacional para ambas especies con tasas intrínsecas de crecimiento poblacional con medias comprendidas entre $\beta_0 = (0.3601 - 0.3926$ para ciervos e incluso más altas para gamos comprendidas entre $\beta_0 = 0.4147 - 0.5819$, implicando que los ecosistemas locales pueden soportar la población. En cualquier caso, encontramos que la regulación denso-dependiente es más importante cuanto más abundante es una población.

Las poblaciones de cérvidos con menos DD y menos competición por los recursos adquieren ventajas con las lluvias de primavera para conseguir una buena condición corporal. Por tanto, los cérvidos son capaces de amortiguar las restricciones veraniegas y llegar al otoño en buena condición corporal y compensar las condiciones de la sequía durante el verano que pueden causar la muerte de cérvidos en otoño. Esto es importante tenerlo en cuenta en relación con el cambio climático, ya que las densidades de población deben estar bien controladas para prevenir los efectos negativos de la aridez y los cambios climáticos.

Conclusiones

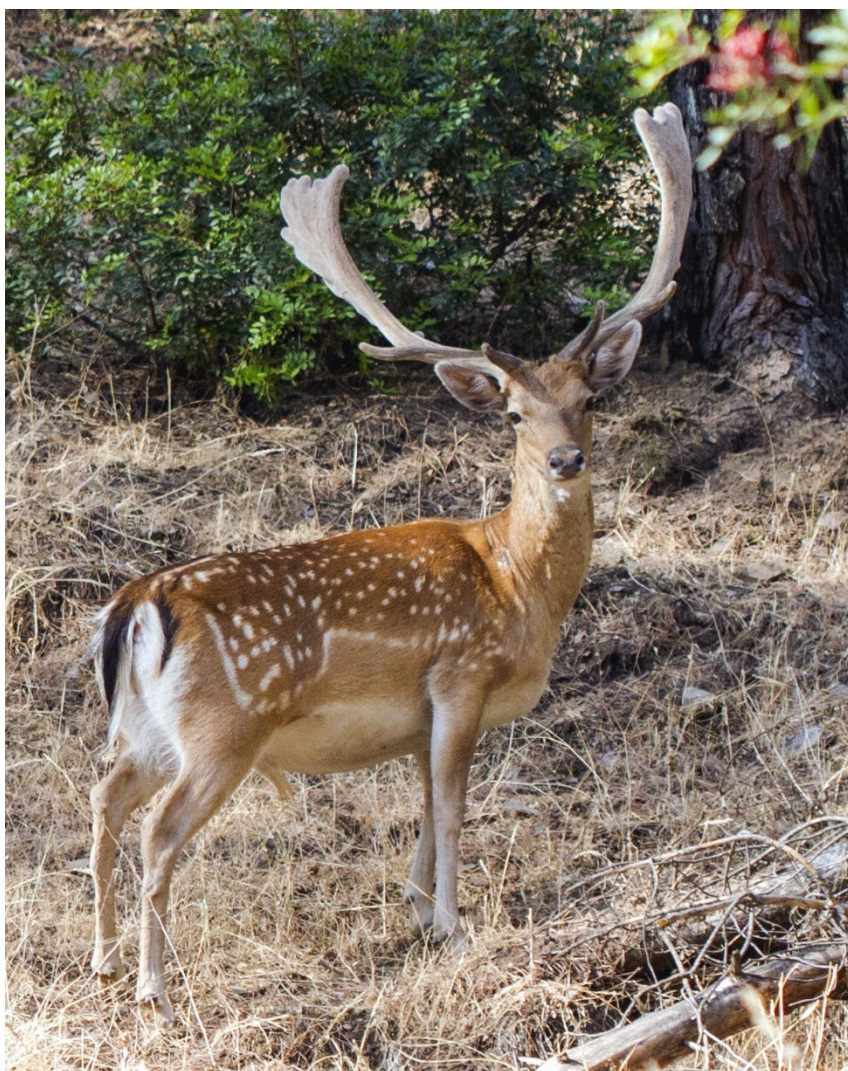
En conclusión, el modelo de espacio de estados Bayesiano aparece como un modelo de análisis poblacional unificado donde se consideran los factores denso-dependientes, el clima y la caza, que nos ayuda a comprender la dinámica poblacional de ungulados.

Obtenemos conclusiones similares a las del Capítulo 3, donde en general, se detecta que la DD tiene un fuerte efecto sobre la dinámica poblacional, más que los factores climáticos y la caza. Como se esperaba, los resultados sugieren que la competencia intraespecífica es el principal conductor de la tasa de crecimiento poblacional, y los efectos de la sequía agravan dicho crecimiento cuanto mayor es la abundancia de cérvidos en la población.

En estos entornos, la importancia de los factores climáticos puede llegar a ser mucho mayor si la aridez y las densidades se incrementan.

La reducción de la efectividad de la caza cuando los mecanismos denso-dependientes están presentes, puede complicar el control de la población en estas áreas protegidas, donde la explotación sostenible de los recursos y la conservación del medioambiente pueden ser compatibles.

Los cambios denso-dependientes compensan la pérdida producida por la caza, reduciendo la efectividad de la caza y necesariamente la extracción de cérvidos sobre el umbral necesario para alcanzar la mortalidad aditiva y reducir el tamaño poblacional.



6 Síntesis de resultados

SÍNTESIS DE RESULTADOS

Los resultados de esta tesis pueden resumirse en:

Los resultados de las estimas de abundancia muestran que los ciervos son más abundantes en LN que en SC con una densidad de 22.66 ± 5.93 (12.1-31.2) y 17.6 ± 3.93 (10.3-23.2) ciervos/km², respectivamente. Las densidades estimadas para los gamos oscilan entre los 7.84 ± 3.32 (3.7-12.2) gamos/km² en LN y los 1.59 ± 1.77 (0.3-6.5) gamos/km² en SC.

En el período de estudio, la población de ciervos de LN muestra una tendencia a decrecer mientras no se aprecian grandes variaciones a pesar de las fluctuaciones interanuales para los ciervos en SC y gamos en LN. La población de gamos en SC ha mostrado un crecimiento muy acentuado especialmente en los últimos 10 años.

Por término medio se han cazado en LN unos 290 ciervos y 351 gamos, mientras que en SC se han cazado una media de 393 ciervos y 74 gamos anuales a lo largo de los 16 años de estudio. Estos resultados indican que a pesar de haber una mayor densidad de cérvidos en LN, la intensidad de caza ha sido mayor en SC por término medio. En ningún caso, a excepción de los gamos en SC, los niveles máximos de caza han alcanzado el máximo rendimiento sostenible (MSY), considerado por muchos autores como el umbral por debajo del cual la caza no resulta en mortalidad aditiva.

Entre los resultados del capítulo 2, caben destacar las gráficas de las rectas de regresión de r_t frente a N_{t-1} , donde podemos apreciar que las pendientes de dichas rectas son negativas para los cuatro casos considerados, aunque en gamos de SC, la pendiente es poco acusada y no es estadísticamente significativa, indicando que la denso-independencia es una opción viable para esta población. Similares resultados obtenemos con las gráficas de las rectas de regresión de r_t frente a $\log(N_{t-1})$. Los gráficos de autocorrelación parcial del modelo AR de series temporales muestran que la DD sería una opción viable para los gamos de LN y para los ciervos de SC, aunque no detecta DD para los ciervos de LN y para los gamos de SC. Los resultados del modelo de espacio de estados estimado por máxima verosimilitud y por máxima verosimilitud restringida indican la presencia de DD en ciervos de SC, con un valor de la pendiente $c = 0.5470$, y en gamos

SÍNTESIS DE RESULTADOS

de LN con un valor de la pendiente $c = 0.7853$, con ciertas dudas en la significación estadística de dichas pendientes, debido a que el tamaño muestral es pequeño. Estos resultados sugieren la presencia de DD en los ciervos de SC y en los gamos de LN. También se deduce que los resultados que sólo utilizan un tipo de test para detectar la DD pueden proporcionar conclusiones incorrectas.

Los resultados obtenidos en el capítulo 3 utilizando los modelos GLM, muestran DD para todos los modelos a excepción de los gamos de SC. Encontramos que las lluvias de otoño ejercen un efecto negativo sobre la tasa de crecimiento poblacional, en los gamos de SC y en los ciervos de LN, también encontramos efectos positivos de las lluvias de primavera sobre la tasa de crecimiento poblacional para los ciervos de SC. Las restricciones debidas a las temperaturas de verano, parecen afectar negativamente a los gamos de LN. La caza de hembras resulta ser una buena herramienta como control poblacional, ya que aparece significativamente en todos los modelos. Encontramos la presencia de competencia interespecífica por parte de los gamos sobre los ciervos de SC y por parte de los ciervos sobre los gamos de LN.

Encontramos interacciones con sentido biológico entre variables explicativas como son la población×lluvias de otoño (modelo 1, Tabla 6 y modelo 5, Tabla 7), la caza de hembras×lluvias de otoño (modelo 1, Tabla 6 y modelo 4, Tabla 7) y la población×caza de hembras (modelo 6, Tabla 7). En la primera interacción, con efecto final positivo en la población, se evidencia la modulación de la DD por las las lluvias de otoño. La segunda interacción se debe a que el efecto de la caza de hembras sobre la tasa de crecimiento poblacional queda modulado también por la influencia de las lluvias de otoño. También a través de interacciones entre población y caza de hembras se observa la influencia de la densidad en la modulación de la eficacia de la caza en algunos casos.

Los resultados obtenidos en el capítulo 4, detectan un fuerte potencial de crecimiento intrínseco para ambas especies (para ciervos $\beta_0 = 0.360 - 0.393$ e incluso mayor para gamos $\beta_0 = 0.415 - 0.582$), lo que implica que los ecosistemas locales pueden albergar poblaciones robustas de cérvidos. Detectamos que la DD tiene un efecto más fuerte que la caza y los factores climáticos, especialmente para las poblaciones en

situación de sobreabundancia o cercanas a su capacidad de carga. Este parece ser el caso sobre todo en los gamos de LN. Los mecanismos dependientes de la densidad compensan las extracciones, lo que reduce la eficacia de la caza.

Encontramos que el índice de Gausson de otoño ejerce un efecto negativo sobre la tasa de crecimiento poblacional en los ciervos de SC, también encontramos efectos positivos del índice de Gausson de primavera sobre la tasa de crecimiento poblacional para los ciervos y gamos de SC. El índice de Gausson de verano afecta negativamente sobre la tasa de crecimiento poblacional de gamos de LN.

De manera general se confirma que la denso-dependencia tiene un mayor efecto sobre la tasa de crecimiento poblacional que las variables climáticas y la caza, habiéndose también detectado competencia interespecífica. Como se esperaba, las lluvias de primavera tienen un efecto positivo sobre las poblaciones. Sin embargo, son las lluvias de otoño las que han mostrado un efecto significativo negativo sobre el crecimiento poblacional como una consecuencia retardada de la xericidad y restricciones estivales. En situaciones de mayor restricción de recursos, los cérvidos agotan su condición corporal en verano y mueren con las primeras lluvias de otoño. En las poblaciones de cérvidos de entornos mediterráneos los efectos del clima son más importantes cuanto mayor es la densidad de población, lo que puede verse agravado en un contexto de cambio climático.

SÍNTESIS DE RESULTADOS



7 Conclusiones generales

CONCLUSIONES GENERALES

Las conclusiones generales que obtenemos de esta tesis son las siguientes:

1. Los cérvidos en ambiente mediterráneo presentan un fuerte potencial de crecimiento intrínseco (mayor incluso para gamos $\beta_0 = 0.415 - 0.582$ que para ciervos $\beta_0 = 0.360 - 0.393$), lo que implica que estos ecosistemas pueden albergar poblaciones robustas.
2. En general, se detecta que la DD tiene un fuerte efecto sobre la dinámica poblacional de los cérvidos del área de estudio. Esta influencia es mayor que la de los factores climáticos, la caza o la competencia interespecífica.
3. Detectamos que la DD tiene un efecto más fuerte que la caza y los factores climáticos, especialmente para las poblaciones en situación de sobreabundancia o cercanas a su capacidad de carga.
4. Se detecta competencia interespecífica entre ciervos y gamos especialmente en situaciones con densidades más altas, posiblemente coincidiendo con la reducción relativa de recursos disponibles.
5. Las lluvias de primavera afectan de manera positiva a la tasa de crecimiento poblacional. Sin embargo, las lluvias de otoño afectan negativamente, probablemente por un efecto retardado de la pérdida de condición corporal de los cérvidos después de las duras condiciones estivales.
6. El efecto del clima es más importante cuanto más abundantes son los cérvidos. En el contexto del cambio climático, en los ambientes mediterráneos la importancia de los factores meteorológicos podría llegar a ser mucho mayor si aumentan las densidades de ungulados.
7. En el área de estudio, que está sujeta a estocasticidad ambiental creciente, la gestión ha de ser flexible y adaptable. La caza de hembras influye negativamente sobre el crecimiento poblacional pero la denso-

CONCLUSIONES GENERALES

dependencia y sus efectos compensatorios disminuyen la eficacia de la misma. Esto obliga a los gestores a un manejo más dinámico.

8. Las tasas de extracción de caza deben ser calculadas teniendo en cuenta lo anterior, siendo necesario llegar a un umbral concreto para conseguir mortalidad aditiva y por tanto reducción del tamaño poblacional para una mejor conservación de los ecosistemas mediterráneos.
9. Estos niveles de caza son a veces tan altos que conllevan conflictos desde el punto de vista técnico y desde el punto de vista social. Sin embargo, los gestores han de hacer ver a la opinión pública que el control de las poblaciones es imprescindible para modular los efectos negativos del clima sobre los propios cérvidos y sobre la conservación de los ecosistemas.
10. En cuanto a la metodología utilizada:
 - a. El programa estandarizado de monitorización del tamaño poblacional resulta eficaz y suficientemente preciso, con niveles de $CV < 20\%$, en todos los casos excepto para los gamos de SC. Para este caso se deberían implementar metodologías más eficientes.
 - b. Los resultados de los test empleados para detectar la DD, como son los modelos lineales de regresión, los modelos autorregresivos y el modelo de espacio de estados, muestran que los resultados que sólo utilizan un tipo de test para detectar la DD pueden proporcionar conclusiones incorrectas, por lo que el análisis de la DD mediante series temporales debe ser usado con cautela, no siendo un fin en sí mismo, sino más bien un punto de partida.
 - c. Los análisis realizados mediante extensiones de los modelos anteriores, como son los modelos lineales generalizados y los modelos de espacio de estados bayesianos, proporcionan resultados similares, por lo que esto nos lleva a reforzar las conclusiones obtenidas.



8 Bibliografía

BIBLIOGRAFÍA

- Aanes R, Sæther B-E, Oristland NA (2000) Fluctuations of an introduced population of Svalbard reindeer: the effects of density dependence and climatic variation. *Ecography* 23:437–443.
- Acevedo P, Ruiz-Fons F, Vicente J, Reyes-García AR, Alzaga V, Gortázar C (2008) Estimating red deer abundance in a wide range of management situations in Mediterranean habitats. *Journal of Zoology* 276: 37–47.
- Ahlén I (1975) Winter habitats of moose and deer in relation to land use in Scandinavia. *Swedish Wildlife Research*, 9: 45–192.
- Albon SD, Coulson TN, Brown D, Guinness FE, Pemberton JM, Clutton-Brock TH (2000) Temporal changes in key factors and key age groups influencing the population dynamics of female red deer. *Journal of Animal Ecology* 69: 1099–1110.
- Álvarez G, (1988) Problemas asociados a la aplicación del transecto lineal para el censo de las poblaciones de cérvidos en un biotopo mediterráneo (Quintos de Mora, Montes de Toledo). *Ecología*, Nº 2. 233–249. Icona, Madrid.
- Álvarez G, Ramos J (1991) Estrategias alimentarias del ciervo (*Cervus elaphus* L.) en Montes de Toledo. *Doñana Acta Vertebrata* 18(1): 63–99.
- Arenzana O, García F, Fraile JL (1965) Repoblaciones de caza mayor. Bol. Téc. Serie cinegética. SNPFC. Ministerio de agricultura. Madrid.
- Arsenault R, Owen-Smith N (2002) Facilitation versus competition in grazing herbivore assemblages. *Oikos* 97: 313–318.
- Ayala FJ, Gilpin ME, Ehrenfeld JG (1973) Competition between species: Theoretical models and experimental tests. *Theoretical Population Biology* 4(3): 331–356.
- Azorit C (1999) Determinación de la edad y su aplicación a la gestión de la caza del ciervo (*Cervus elaphus hispanicus*) en Sierra Morena Oriental. Tesis Doctoral. Universidad de Jaén, España.
- Azorit C (2005) La importancia de la gestión de los ciervos en sierra morena oriental. *Anales* 18 (1): 15–21.
- Azorit C, Analla M, Carrasco R, Muñoz-Cobo J (2002) Influence of age and environment on antler traits in Spanish red deer (*Cervus elaphus hispanicus*). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 48: 137–144.
- Azorit C, Tellado S, Oya A, Moro J (2012a) Seasonal and specific diet variations in sympatric red and fallow deer of southern Spain: a preliminary approach to feeding behaviour. *Animal Production Science* 52: 720–727.
- Azorit C, Oya A, Tellado S, Carrasco R, Moro J (2012b) Mandibular osteomyelitis in red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) and fallow deer

BIBLIOGRAFÍA

- (Dama dama): occurrence and associated factors in free-living populations in southern Spain. *Journal of Wildlife Diseases* 48(1): 77–86.
- Beaudoin C, Crête M, Huot J, Etcheverry P, Côté SD (2004) Does predation risk affect habitat use in snowshoe hares?. *Écoscience* 11: 370–378.
- Bender LC, Lewis JC, Anderson DP (2004) Population ecology of Columbian black-tailed deer in urban Vancouver, Washington. *Northwestern Naturalist* 85: 53–59.
- Bergman EJ, Doherty PF, White GC, Holland AA (2015) Density dependence in mule deer: a review of evidence. *Wildlife Biology* 21: 18–29.
- Berryman AA, Turchin P (2001) Identifying the density-dependent structure underlying ecological time series. *Oikos* 92: 265–270.
- Bjørnstad ON, Falck W, Stenseth NC (1995) A geographic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modelling approach. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 262: 127–133.
- Bjørnstad ON, Grenfell B (2001) Noisy clockwork: time series analysis of population fluctuations in animals. *Science* 293: 638–643.
- Bjørnstad ON, Liebhold AM, Johnson DM (2008) Transient synchronization following invasion: revisiting Moran's model and a case study. *Population Ecology* 50: 379–389.
- Blanco JC (1998) Mamíferos de España. Tomo II. Geo-Planeta. Barcelona.
- Braza F (2002) Dama dama (Linnaeus, 1758). En: Atlas de los mamíferos terrestres de España. (Ed) Palomo L. J. y Gisbert J. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEMSECEMU, Madrid. pp: 314–317.
- Braza F (2011) Gamo (Dama dama). En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. (Ed). Salvador, A., Cassinello, J. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Braza F, Soriguer RC, San José C, Delibes JR, Aragón S, Fandos P, León L (1994) Métodos para el estudio y manejo de cérvidos. Junta de Andalucía. Consejería de Agricultura y Pesca, Sevilla.
- Brooks SP, King R, Morgan BJT (2004) A Bayesian approach to combining animal abundance and demographic data. *Animal Biodiversity and Conservation* 27.1: 515–529.
- Bonenfant C, Gaillard JM, Coulson TH, Festa-Bianchet M, Loison A, Garel M, Loe LE, Blanchard P, Pettorelli N, Owen-Smith N, Du Toit J, Duncan P (2009) Empirical evidences of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research* 41: 313–357.

- Boyce MS, Sinclair ARE, White GC (1999) Seasonal compensation of predation and harvesting. *Oikos* 87: 419–426.
- Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL, Borchers DL, Thomas L (2001) *Introduction to Distance Sampling*, Oxford: Oxford University Press.
- Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL, Borchers DL, Thomas L (2004) *Advanced Distance Sampling*. Oxford University Press, Oxford.
- Bugalho MN, Milne JA (2003) The composition of the diet of red deer (*Cervus elaphus*) in a Mediterranean environment: a case of summer nutritional constraint? *Forest Ecology and Management* 181, 23–29.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York.
- Burthey A (1991) Étude du regime alimentaire du cerf de Barbarie par analyse des feces. Diplome d'Études. École nationale des Hautes Études. France.
- Cabrera A (1914) *Fauna Ibérica. Mamíferos*. Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN). Madrid.
- Carranza J (2002) *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758. Ciervo rojo. En: Atlas de los mamíferos terrestres de España. (Ed) Palomo L.J. y Gisbert J. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-SECEM-SECEMU, Madrid. Pp: 310–313.
- Carranza J (2004) Ciervo (*Cervus elaphus*). En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. (Ed) Carrascal L.M. y Salvador A. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Carranza J (2007) Calidad en la gestión cinegética del ciervo. En: Criterios para la certificación de la calidad cinegética en España. (Ed) Carranza J. y Vargas J.M. Universidad de Extremadura, Cáceres.
- Carrete M, Tella JL, Sanchez-Zapata JA, Moleon M, Gil-Sanchez JM (2008) Current caveats and further directions in the analysis of density-dependent population regulation. *Oikos* 117: 1115–1119.
- Castro AG, Rodríguez -Berrocal J, Collado J, Medina CM, Peinado LE (1978) The Mediterranean shrubby vegetation and its valoration. VII. Variation in chemical content of *Cistus ladanifer* L. *Archiv Zootecnia* 27(107): 1–5.
- Caughley G (1977) *Analysis of Vertebrate populations*. Wiley. London.
- Clark JS, Bjørnstad CN (2004) Population time series: process variability, observation errors, missing values, lags, and hidden states. *Ecology* 85: 3140–3150.

BIBLIOGRAFÍA

- Clutton-Brock TH, Coulson T, Milner JM (2004) Red deer stocks in the Highlands of Scotland. *Nature*, 429: 261–262.
- Clutton-Brock TH, Major M, Albon SD, Guinness FE (1987) Early development and population dynamics in red deer. Density-dependent effects on juvenile survival. *Journal of Animal Ecology* 56: 53–67.
- Cohen J (1988) *Statistical power analysis for the behavioral sciences* (2nd ed.). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Colchero F, Medellin RA, Clark JS, Lee R, Katul GG (2009) Predicting population survival under future climate change: density dependence, drought and extraction in an insular bighorn sheep. *Journal of Animal Ecology* 78: 666–673.
- Coulson TN, Catchpole EA, Albon SD, Morgan BJT, Pemberton JM, Clutton-Brock TH, Crawley MJ, Grenfell BT (2001) Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* 292: 1528–1531.
- Coulson TN, Milner-Gulland EJ, Clutton-Brock TH (2000) The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267: 1771–1779.
- Côté SD, Rooney TP, Tremblay J-P, Dussault C, Waller DM (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 113–147.
- Creel S, Creel M (2009) Density dependence and climate effects in Rocky Mountain elk: an application of regression with instrumental variables for population time series with sampling error. *Journal of Animal Ecology* 78: 1291–1297.
- Dajoz R (2006) *Précis d'écologie*. Dunod, Paris.
- De Valpine P, Hastings A (2002) Fitting population models incorporating process noise and observation error. *Ecological Monographs* 72: 57–76.
- Dennis B, Ponciano JM, Lele SR, Taper ML, Staples DF (2006) Estimating density dependence, process noise, and observation error. *Ecological Monographs* 76: 205–224.
- Eberhardt LL (1977) “Optimal” management policies for marine mammals. *Wildlife Society Bulletin* 5: 162 – 169.
- Eberhardt LL, Simmons MA (1992) Assessing rates of increase from trend data. *Journal of Wildlife Management* 56: 603–610.
- Ellis AM, Bernard RTF (2005) Estimating the density of kudu (*Tragelaphus strepsiceros*) in subtropical thicket using line transect surveys of dung and Distance software. *African Journal of Ecology* 43: 362–368.

- Festa-Bianchet M, Gaillard JM, Côté SD (2003) Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *Journal of Animal Ecology* 72: 640–649.
- Fierro Y, Gortázar C, Landete-Castillejos T, Vicente J, García A, Gallego L (2002) Baseline values for cast antlers of Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*). *Zeitschrift für Jagdwissenschaft* 48: 244–251.
- Focardi S, Aragno P, Montanaro P, Riga F (2006) Inter-specific competition from fallow deer *Dama dama* reduces habitat quality for the Italian roe deer *Capreolus capreolus italicus*. *Ecography* 29: 407–417.
- Focardi S, Pelliccioni E, Petrucco R, Toso S (2002) Spatial patterns and density dependence in the dynamics of a roe deer (*Capreolus capreolus*) population in central Italy. *Oecologia* 130(3): 411–419.
- Forchhammer MC, Stenseth NC, Post E, Langvatn R (1998) Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 265: 341–350.
- Fowler CW (1987) A review of density dependence in populations of large mammals. *Current Mammalogy* 1: 401–441.
- Freckleton RP, Watkinson AR, Green R, Sutherland WJ (2006) Census error and the detection of density dependence. *Journal of Animal Ecology* 75: 837–851.
- Fryxell JM, Sinclair ARE, Caughley G (2014) *Wildlife Ecology, Conservation, and Management*, 3rd Ed. Chichester, West Sussex, Wiley-Blackwell.
- Fuller RJ, Gill RMA (2001) Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry*, 74: 193–199.
- Gaillard JM, Festa-Bianchet M, Yoccoz NG, Loison A, Toigo C (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 367–393.
- Gaillard JM, Loison A, Toigo C (2003) Variation in life history traits and realistic population models for wildlife management: The case of ungulates. In *Animal Behavior and Wildlife Conservation*, M. Festa-Bianchet, and M. Apollonio (eds). Washington, DC: Island Press, p. 115.
- Geist V (1998) *Deer of the world. Their evolution, behavior, and ecology*. Stackpole Books. Mechanicsburg. USA.
- Gelfand AE, Smith AFM (1990) Sampling-based approach to calculating marginal densities. *Journal of the American Statistical Association* 85: 398–409.

BIBLIOGRAFÍA

- Gelman A (2006) Prior distributions for variance parameters in hierarchical models, *Bayesian Analysis* 1: 1–19.
- Gelman A, Carlin JB, Stern HS, Rubin DB (2004). *Bayesian Data Analysis*, CRC Press.
- Gill R (1990) Monitoring the Status of European and North American Cervids. *The Global Environment Monitoring System Information Series 8*. United Nations Environment Programme, Nairobi, Kenya.
- Gortazar C, Herrero J, Villafuerte R, Marco J (2000) Historical examination of the status of large mammals in Aragon, Spain. *Mammalia* 64: 411–422.
- Gotelli NJ (2008) *A primer of ecology*, 4th edn. Sinauer.
- Grant A, Benton TG (2003) Density-dependent populations require density-dependent elasticity analysis: an illustration using the LPA model of *Tribolium*. *Journal of Animal Ecology* 72: 94–105.
- Guthery SF, Shaw RD (2013) Density Dependence: Application in Wildlife Management. *Journal of Wildlife Management* 77(1): 33–38.
- Hilborn R, Walters CJ, Ludwig D (1995) Sustainable exploitation of renewable resources. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 45–67.
- Hilzheimer M (1909) Neigen inselbewohnende Säugetiere zu einer Abnahme der Körpergrösse? *Arch Rass Gessell Biol* 3: 305–321.
- Hixon M A, Pacala SW, Sandin SA (2002) Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology* 83:1490–1508.
- Hobbs NT, Swift DM (1985) Estimates of habitat carrying capacity incorporating explicit nutritional constraints. *Journal of Wildlife Management* 49: 814–822.
- Iijima H, Nagaike T, Honda T (2013) Estimation of deer population dynamics by Bayesian state-space model with multiple abundance indices. *Journal of Wildlife Management* 77: 1038–1047.
- Iijima H, Ueno M (2016) Spatial heterogeneity in the carrying capacity of sika deer in Japan. *Journal of Mammalogy* 97: 734–743.
- Imperio S, Focardi S, Santini G, Provenzale A (2011) Population dynamics in a guild of four Mediterranean ungulates: density-dependence, environmental effects and inter-specific interactions. *Oikos* 121:1613–1626.
- Jacobson A, Provenzale A, Von Hardenberg A, Bassano B, Festa-Bianchet M (2004) Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology* 85(6): 1598–1610.
- Jiao Y, Reid K, Smith E (2009) Model selection uncertainty and Bayesian model averaging in fisheries recruitment modeling. *The future of*

- Fisheries Science in North America, Fish and Fisheries Series (eds RJ Beamish and BJ Rothschild), 505–524. Springer, Berlín.
- Jonzén N, Hedenström A, Hjort C, Lindström A, Lundberg P, Andersson A (2002) Climate patterns and the stochastic dynamics of migratory birds. *Oikos* 97: 329–336.
- Kalman RE (1960) A new approach to linear filtering and prediction problems. *Journal of Basic Engineering* 82: 34–45.
- Kéry M, Schaub M (2012) Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective. Academic Press, Salt Lake City, UT.
- Kilpatrick HJ, LaBonte AM, Barclay JS (2005) Factors affecting harvest-reporting rates for white-tailed deer. *Wildlife Society Bulletin* 33: 974–980.
- King R (2009) Bayesian Analysis for Population Ecology, CRC Press.
- Knape J, de Valpine P (2012) Are patterns of density dependence in the global population dynamics database driven by uncertainty about population abundance?. *Ecology Letters* 15: 17–23.
- Kokko H, Lindström J (1998) Seasonal density dependence, timing of mortality, and sustainable harvesting. *Ecological Modelling* 110: 29–304.
- Koons DN, Colchero F, Hersey K, Gimenez O (2015) Disentangling the effects of climate, density dependence, and harvest on an iconic large herbivore's population dynamics. *Ecological Applications* 25(4): 956–967.
- Krebs CJ (1995) Two paradigms of population regulation. *Wildlife Research* 22: 1–10.
- Lack D (1954) The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Lande R, Engen S, Sæther B-E, Filli F, Matthysen E, Weimerskirch H (2002) Estimating density dependence from population time series using demographic theory and life-history data. *The American Naturalist* 159: 321–337.
- Langvatn R, Loison A (1999) Consequences of harvesting on age structure, sex ratio and population dynamics of red deer *Cervus elaphus* in central Norway. *Wildlife Biology*, 5: 213–223.
- Leduc D, Klein F (2004) L'origine du cerfs français de 1900 à nos jours. *Faune Sauvage*, 264: 27–29.
- Link WA, Barker RJ (2010) Bayesian Inference with Ecological Applications. Academic, London.
- Lukacs PM, White GC, Watkins BE, Kahn RH, Banulis BA, Finley DJ, Holland AA, Martens JA, Vayhinger J (2009) Separating components

BIBLIOGRAFÍA

- of variation in survival of mule deer in Colorado. *Journal of Wildlife Management* 73: 817–826.
- Malthus TR (1798) An essay on the principle of population. Chapter 1, p.13 in Oxford World's Classics reprint.
- Månsson L, Lundberg P (2006) An analysis of herbivore population dynamics. *Oikos* 113: 217–225.
- Månsson L, Ripa J, Lundberg P (2007) Time series modelling and trophic interactions: rainfall, vegetation and ungulate dynamics. *Population ecology* 49(4): 287–296.
- May R, Oster G (1976) Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *The American Naturalist* 110: 573–600.
- McCarthy MA (2007) *Bayesian Methods for Ecology*, 1 ed., Cambridge University Press.
- McCorquodale SM, Wiseman R, Marcum CL (2003) Survival and harvest vulnerability of elk in the Cascade Range of Washington. *Journal of Wildlife Management*, 67, 248–257.
- McCullough DR (1999) Density dependence and life-history strategies of ungulates. *Journal of Mammalogy* 80: 1130–1146.
- McCullough DR (2001) Population manipulations of North America deer *Odocoileus* spp.: balancing high yield with sustainability. *Wildlife Biology* 7(3):161–170.
- McCullagh P, Nelder JA (1989) *Generalised Linear Models*. 2nd edn. Chapman and Hall, London.
- Milner JM, Bonenfant C, Mysterud A, Gaillard J-M, Csányi S, Stenseth NC (2006) Temporal and spatial development of red deer harvesting in Europe: biological and cultural factors. *Journal of Applied Ecology* 43: 721–734.
- Moore JE, Barlow J (2011) Bayesian state-space model of fin whale abundance trends from a 1991-2008 time series of line-transect surveys in the California Current. *Journal of Applied Ecology* 48:1195–1205.
- Morellet N, Champely S, Gaillard J-M, Ballon P, Boscardin Y (2001) The browsing index: new tool uses browsing pressure to monitor deer populations. *Wildlife Society Bulletin* 29(4): 1243–1252.
- Morellet N, Gaillard J-M, Hewison AJM, Ballon P, Boscardini Y, Duncan P, Klein F, Maillard D (2007) Indicators of Ecological Change: New Tools for Managing Populations of Large Herbivores. *Journal of Applied Ecology* 44: 634–643.
- Moro J, Gutiérrez R, Cuenca E, Muñoz LM, García RJ, Guerrero F, Novoa P, Salas JA, García G, Azorit C (2007). Planificación y objetivos de gestión en los Centros de Lugar Nuevo y Contadero-Selladores, Parque Natural de la Sierra de Andujar, Jaén. En: *Caza, Desarrollo*

- Rural y Sostenibilidad Ambiental en la Andalucía del siglo XXI. Congreso Andaluz de Caza. 3–5 octubre, Córdoba, España.
- Muñoz-Cobo J (1991) Sierra Morena/ Jaén. Actas de las I jornadas Medioambientales del Parque Natural “Sierra de Andújar”. Pp: 83–98.
- Muñoz-Cobo J, Azorit C, Calvo JA, Carrasco R (2000) El lobo en Sierra Morena: estado actual, amenazas y medidas de conservación. Publicaciones de Biología de la Universidad de Navarra, Serie Zoológica 26: 101–127.
- Mysterud A, Langvatn R, Yoccoz NG, Stenseth NC (2002) Large-scale habitat variability, delayed density effects and red deer populations in Norway. *Journal of Animal Ecology*, 71: 569–580.
- Mysterud A, Meisingset EL, Veiberg V, Langvatn R, Solberg EJ, Loe LE, Stenseth NC (2007) Monitoring population size of red deer *Cervus elaphus*: an evaluation of two types of census data from Norway. *Wildlife Biology* 13: 285–299.
- Mysterud A, Østbye E (2006) Effect of climate and density on individual and population growth of roe deer *Capreolus capreolus* at northern latitudes: the Lier valley, Norway. *Wildlife Biology*, 12: 321–329.
- Mysterud A, Stenseth NC, Yoccoz NG, Ottersen G, Langvatn R (2003) The response of the terrestrial ecosystems to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. *The North Atlantic Oscillations Climatic Significance and Environmental Impact* (eds J.W. Hurrell, A. Belgrano, G. Ottersen & Y. Kushnir), pp. 235–262. American Geophysical Union, Washington DC.
- Nelder JA (1961) The fitting of a generalization of the logistic curve. *Biometric* 17: 89–110.
- Nugent G, McShea WJ, Parkes J, Woodley S, Waithaka J, Moro J, Gutierrez R, Azorit C, Mendez-Guerrero F, Flueck WT, Smith-Flueck JM (2011) Policies and management of overabundant deer, (native or exotic) in protected areas. *Animal Production Science* 51: 384–389.
- O’Gara BW (2002) Hunting red deer and elk: old and new worlds. *North American Elk Ecology and Management* (eds D.E. Toweill & J.W. Thomas), pp. 649–699. Wildlife Management Institute, Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Owen-Smith N (2006) Demographic determination of the shape of density dependence for three African ungulate populations. *Ecological Monographs* 76: 93–109.
- Owen-Smith N (2010) Dynamics of large herbivore populations in changing environments. Wiley.

BIBLIOGRAFÍA

- Patterson BR, Power VA (2002) Contributions of forage competition, harvest, and climate fluctuation to changes in population growth of northern white-tailed deer. *Oecologia* 130: 62–71.
- Peek JM, Schmidt KT, Dorrance MJ, Smith BL (2002) Supplemental feeding and farming of elk. *North American Elk Ecology and Management* (eds D.E. Toweill & J.W. Thomas), pp. 617–647. Wildlife Management Institute, Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Pella JJ, Tomlinson PK (1969) A generalized stock production model. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin* 13: 419–496.
- Plummer M (2012) JAGS version 3.3.0 user manual. <http://mcmcjags.sourceforge.net>.
- Post E (2005) Large-scale spatial gradients in herbivore population dynamics. *Ecology* 86: 2320–2328.
- Prins HHT, Olf H (1998) Species richness of African grazer assemblages: towards a functional explanation. In: Newbury, D.M. et al. (eds), *Dynamics of tropical communities*. Blackwell, pp. 449–490.
- Putman RJ (1988) *The natural history of deer*. Christopher Helm, London (UK).
- Putman RJ, Duncan P, Scott R (2005) Demographic changes in a Scottish red deer population (*Cervus elaphus* L.) in response to sustained and heavy culling: an analysis of trends in deer populations of Creag Meagaidh National Nature Reserve 1986–2001. *Forest Ecology and Management* 206: 263–281.
- R Development Core Team R (2015) *A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org/>.
- Ranta E, Lindström E, Lindén H, Helle P (2008) How reliable are harvesting data for analyses of spatio-temporal population dynamics?. *Oikos* 117: 1461–1468.
- Ricker WE (1954) Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 11: 624–651.
- Rodríguez-Berrocal J (1978) Introducción al estudio y valoración de los recursos forestales y arbustivos para el ciervo en el área ecológica de Sierra Morena: I, Estudio de la dieta del ciervo. *Archivos de Zootecnia* 27: 73–82.
- Rodríguez-Hidalgo P, Gortázar C, Vicente-Baños J (2010) Effects of density, climate, and supplementary forage on body mass and pregnancy rates of female red deer in Spain. *Oecologia* 164(2): 389–398.

- Rotella JJ, Link WA, Nichols JD, Hadley GL, Garrott RA, Proffitt KM (2009) An evaluation of density-dependent and density-independent influences on population growth rates in Weddell seals. *Ecology* 90: 975–984.
- Royama T (1992) *Analytical population dynamics*. Chapman and Hall, London, UK.
- SAS Institute, Inc. (2008) *SAS/STAT user's guide, version 9.2*. SAS Institute. Cary, North Carolina.
- Sæther B-E, Lillegård M, Grøtan V, Filli F, Engen S (2007) Predicting fluctuations of reintroduced ibex populations: the importance of density dependence, environmental stochasticity and uncertain population estimates. *Journal of Animal Ecology* 76: 326–336.
- Sibly RM, Barker D, Denham MC, Hone J, Pagel M (2005) On the regulation of populations of mammals, birds, fish, and insects. *Science* 309: 607–610.
- Sinclair ARE, Norton-Griffiths M (1979) *Serengeti: dynamics of an ecosystem*. University of Chicago Press.
- Simard MA, Côté SD, Gingras A, Coulson T (2012) Tests of density dependence using indices of relative abundance in a deer population. *Oikos* 121: 1351–1363.
- Simard MA, Dussault C, Huot J, Côté SD (2013) Is hunting an effective tool to control overabundant deer? A test using an experimental approach. *Journal of Wildlife Management* 77(2): 254–269.
- Solberg EJ, Sæther BE, Strand O, Loison A (1999) Dynamics of a harvested moose population in a variable environment. *Journal of Animal Ecology* 68: 186–204.
- Soriguer R, Fandos P, Bernaldez E, Delibes J (1994) *El ciervo en Andalucía*. Ediciones Consejería de Agricultura y Pesca, Jerez de la Frontera.
- Skalski JR, Millspaugh JJ, Spencer RD (2005) Population estimation and biases in paintball, mark-resight surveys of elk. *J Wildlife Manage* 69(3):1043–1052.
- Spiegelhalter DJ, Best NG, Carlin BP, Van Der Linde A (2002) Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B* 64: 583–639.
- Stenseth NC, Falck W, Bjørnstad ON, Tong H, O'Donoghue M, Boonstra R, Boutin S, Krebs CJ, Yoccoz NG (1998) From pattern to process: phase- and density-dependence in the canadian lynx cycle. *Proceedings of the National Academy of Science (USA)* 95: 15430–15435.

BIBLIOGRAFÍA

- Stenseth NC, Viljugrein H, Saitoh T, Hansen TF, Kittilsen MO, Bølviken E, Glöckner F (2003) Seasonality, density dependence, and population cycles in Hokkaido voles. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100: 11478–11483.
- Tellería JL (1986) *Manual para el censo de vertebrados terrestres*, Raices, Madrid.
- Thomas L, Buckland ST, Rexstad EA, Laake JL, Strindberg S, Hedley SL, Burnham KP (2010) *Distance software: design and analysis of distance sampling surveys for estimating population size*, 5–14.
- Thomas L, Laake JL, Strindberg S, Marques FFC, Buckland ST, Borchers DL, Anderson DR, Burnham KP, Hedley SL, Pollard JH (2002). *Distance 4.0 Release 2*. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, England.
- Thomas WR, Pomerantz MI, Gilpin ME (1980) Chaos, asymmetric growth and group selection for dynamical stability. *Ecology* 61:1312–1320.
- Turchin P (2003) *Complex population dynamics*. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Ueno M, Kaji K, Saitoh T (2010) Culling versus density effects in management of a deer population. *Journal of Wildlife Management* 74(7): 1472–1483.
- Van der Made J (2001) Les ongles d'Atapuerca. *Statigraphie et biogeography. Anthropologie*. 105: 95–113.
- Van Moorter B, Gaillard JM, McLoughlin PD, Delorme D, Klein F, Boyce MS (2009) Maternal and individual effects in selection of bed sites and their consequences for fawn survival at different spatial scales. *Oecologia* 159: 669–678.
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern applied statistics with S*. Springer. 4th edition, New York.
- Vittinghoff E, McCulloch CE (2007) Relaxing the rule of ten events per variable in logistic and Cox regression. *American Journal of Epidemiology* 165(6): 710–718.
- Wang G, Hobbs NT, Boone RB, Illius AW, Gordon IJ, Gross JE, (2006) Spatial and temporal variability modify density dependence in populations of large herbivores, *Ecology* 87(1): 95–102.
- White TCR (2001) Opposing paradigms: regulation or limitation of populations. *Oikos* 93: 148–152.
- Willberg MJ, Bence JR (2008) Performance of deviance information criterion model selection in statistical catch-at-age analysis. *Fisheries Research* 93, 212–221.
- Williams BK, Nichols JD, Conroy MJ (2001) *Analysis and management of animal populations*. Academic press. San Diego, USA.

- Wilson GJ, Delahay R J (2001) A review of methods to estimate the abundance of terrestrial carnivores using field signs and observations. *Wildlife Research* 28: 151–164.
- Wolda H, Dennis B (1993) Density dependence tests, are they?, *Oecologia* 95: 581–591.
- Wu Z, Huang NE, Long SR, Peng C-K (2007) On the trend, detrending, and variability of nonlinear and nonstationary time series. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 14889–14894.
- Yoshihara Y, Chimeddorj B, Buuueibaatar B, Lhaquasuren B, Takatsuki S (2008) Effects of livestock grazing on pollination on a steppe in eastern Mongolia. *Biological Conservation*, 141: 2376–2386.
- Ziebarth NL, Abbott KC, Ives AR (2010) Weak population regulation in ecological time series. *Ecology Letters* 13: 21–31.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Savelier AA, Smith G (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York.

BIBLIOGRAFÍA



9 Anexos

ANEXOS

ANEXO I

```
#####
## RESULTADOS DE LOS AJUSTES EN R, DE LOS MODELOS ##
##### LINEALES DE RICKER Y GOMPERTZ PARA LA #####
##### DETECCIÓN DE LA DENSO-DEPENDENCIA, #####
##### UTILIZANDO EL ÍNDICE DE ABUNDANCIA #####
### OBTENIDO POR EL PROGRAMA DISTANCE SAMPLING ##
#####
```

AJUSTES DE REGRESIÓN PARA CIERVOS DE LUGAR NUEVO**Ajuste del modelo de Gompertz:**

Call:

lm(formula = y ~ x)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.43252	-0.12813	-0.00124	0.17002	0.39652

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	1.5829	0.7293	2.170	0.0491 *
x	-0.5175	0.2359	-2.193	0.0471 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.2639 on 13 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.2701, Adjusted R-squared: 0.214

F-statistic: 4.811 on 1 and 13 DF, p-value: 0.04707

```
#####
##### Test diagn3sticos del modelo #####
#####
```

> ##### Evaluaci3n de la Normalidad de los residuos del modelo #####

ANEXOS

```
> ##### Si p>0.05, aceptamos la Normalidad
> ##### Test de Normalidad de Shapiro-Wilk
> shapiro.test(residuals(regres1,type=c("deviance")))
data: residuals(regres1, type = c("deviance"))
W = 0.9439, p-value = 0.4337

> ##### Evaluación de la homoscedasticidad #####
> ##### Si p>0.05, aceptamos la homoscedasticidad #####
> ncvTest(regres1)
Variance formula: ~ fitted.values
Chisquare = 2.579449 Df = 1 p = 0.1082593

> ##### Evaluación de la presencia de Outliers #####
> ##### Si p>0.05, aceptamos la no presencia de outliers #####
> outlierTest(regres1)
No Studentized residuals with Bonferonni p < 0.05
Largest |rstudent|:
  rstudent unadjusted p-value Bonferonni p
15 2.052683      0.062575      0.93862

> ##### Evaluación de que los errores no estén autocorrelados #####
> ##### Si p>0.05, aceptamos la no autocorrelación #####
> ### 2 No autocorrelación (entre 1.5 y 2.5)
> ### 4 autocorrelación negativa
> ### 0 autocorrelación positiva
> durbinWatsonTest(regres1)
lag Autocorrelation D-W Statistic p-value
1 -0.09927792 1.956054 0.762
Alternative hypothesis: rho != 0
```

Ajuste del modelo de Ricker:

Call:

```
lm(formula = y ~ z)
```

Residuals:

```
   Min     1Q  Median     3Q    Max
-0.44808 -0.14799 -0.01442  0.16250  0.47019
```

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	0.47886	0.28137	1.702	0.1125
z	-0.02165	0.01206	-1.795	0.0959

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.2765 on 13 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.1987, Adjusted R-squared: 0.137

F-statistic: 3.223 on 1 and 13 DF, p-value: 0.09589

```
#####
##### Test diagn3sticos del modelo #####
#####
```

```
> ##### Evaluaci3n de la Normalidad de los residuos del modelo #####
```

```
> ##### Si p>0.05, aceptamos la Normalidad de los residuos
```

```
> ##### Test de Normalidad de Shapiro-Wilk
```

```
> shapiro.test(residuals(regres2,type=c("deviance")))
```

```
data: residuals(regres2, type = c("deviance"))
```

```
W = 0.9681, p-value = 0.8294
```

```
> ##### Evaluaci3n de la homoscedasticidad #####
```

```
> ##### Si p>0.05, aceptamos la homoscedasticidad #####
```

```
> ncvTest(regres2)
```

```
Non-constant Variance Score Test
```

```
Variance formula: ~ fitted.values
```

```
Chisquare = 3.134997 Df = 1 p = 0.07662852
```

```
> ##### Evaluaci3n de Outliers #####
```

```
> ##### Si p>0.05, aceptamos la no presencia de outliers #####
```

```
> outlierTest(regres2)
```

```
No Studentized residuals with Bonferonni p < 0.05
```

```
Largest |rstudent|:
```

```
    rstudent unadjusted p-value Bonferonni p
```

```
15 2.295186    0.040549    0.60824
```

```
> ##### Evaluaci3n de la Autocorrelaci3n #####
```

ANEXOS

```
> ##### Si p>0.05, aceptamos la no autocorrelacion #####
> ### 2 No autocorrelación (entre 1.5 y 2.5)
> ### 4 autocorrelación negativa
> ### 0 autocorrelación positiva
> durbinWatsonTest(regres2)
lag Autocorrelation D-W Statistic p-value
 1 -0.1381538 1.998111 0.774
Alternative hypothesis: rho != 0
```

AJUSTES DE REGRESIÓN PARA GAMOS DE LUGAR NUEVO

Ajuste del modelo de Gompertz:

Call:

```
lm(formula = y ~ x)
```

Residuals:

```
  Min   1Q Median   3Q   Max
-0.5739 -0.3380 -0.1787  0.3576  0.6372
```

Coefficients:

```
      Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)  1.2513    0.5148   2.430  0.0303 *
x            -0.6461    0.2599  -2.486  0.0273 *
```

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.4223 on 13 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.3222, Adjusted R-squared: 0.27

F-statistic: 6.179 on 1 and 13 DF, p-value: 0.02731

```
#####
##### Test diagnósticos del modelo #####
#####
```

```
> ##### Evaluación de la Normalidad de los residuos #####
```

```
> ##### Si p>0.05, aceptamos la Normalidad
```

```
> shapiro.test(residuals(regres1,type=c("deviance")))
```

```
data: residuals(regres1, type = c("deviance"))
```

W = 0.8875, p-value = 0.06155

> ##### Evaluación de la homoscedasticidad #####
 > ##### Si $p > 0.05$, aceptamos la homoscedasticidad #####

> ncvTest(regres1)

Non-constant Variance Score Test

Variance formula: ~ fitted.values

Chisquare = 0.01907485 Df = 1 p = 0.8901521

> ##### Evaluación de Outliers #####

> ##### Si $p > 0.05$, aceptamos la no presencia de outliers #####

> outlierTest(regres1)

No Studentized residuals with Bonferonni $p < 0.05$

Largest |rstudent|:

rstudent unadjusted p-value Bonferonni p

13 1.690444 0.11673 NA

> ##### Evaluamos la autocorrelación #####

> ##### Si $p > 0.05$, aceptamos la no autocorrelation #####

> ### 2 No autocorr (entre 1.5 y 2.5)

> ### 4 autocorr negativ

> ### 0 autocorr positiv

> durbinWatsonTest(regres1)

lag Autocorrelation D-W Statistic p-value

1 -0.09843971 2.086512 0.98

Alternative hypothesis: $\rho \neq 0$

Ajuste del modelo de Ricker:

Call:

lm(formula = y ~ z)

Residuals:

Min 1Q Median 3Q Max
 -0.6128 -0.3357 -0.1905 0.3680 0.6192

Coefficients:

ANEXOS

```
Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 0.62461 0.29232 2.137 0.0522 .
z -0.08254 0.03574 -2.309 0.0380 *
```

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.4319 on 13 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.2909, Adjusted R-squared: 0.2364
F-statistic: 5.334 on 1 and 13 DF, p-value: 0.03798

```
#####  
##### Test diagn3sticos del modelo #####  
#####
```

```
> ##### Evaluaci3n de la Normalidad de los residuos #####  
> ##### Si  $p > 0.05$ , aceptamos la Normalidad  
> shapiro.test(residuals(regres2,type=c("deviance"))  
data: residuals(regres2, type = c("deviance"))  
W = 0.8934, p-value = 0.07539
```

```
> ##### Evaluaci3n de la homoscedasticidad #####  
> ##### Si  $p > 0.05$ , aceptamos la homoscedasticidad #####  
> ncvTest(regres2)  
Non-constant Variance Score Test  
Variance formula: ~ fitted.values  
Chisquare = 0.003279889 Df = 1 p = 0.9543299
```

```
> ##### Evaluaci3n de la presencia de Outliers #####  
> ##### Si  $p > 0.05$ , aceptamos la no presencia de outliers #####  
> outlierTest(regres2)  
No Studentized residuals with Bonferonni  $p < 0.05$   
Largest |rstudent|:  
rstudent unadjusted p-value Bonferonni p  
13 1.597067 0.13623 NA
```

```
> ##### Evaluaci3n de Autocorrelaci3n #####  
> ##### Si  $p > 0.05$ , aceptamos la no autocorrelaci3n #####  
> ### 2 No autocorrelaci3n (entre 1.5 y 2.5)  
> ### 4 autocorrelaci3n negativa  
> ### 0 autocorrelaci3n positiva  
> durbinWatsonTest(regres2)
```

lag Autocorrelation D-W Statistic p-value
 1 -0.1450252 2.178353 0.842
 Alternative hypothesis: rho != 0

AJUSTES DE REGRESIÓN PARA CIERVOS DE SELLADORES-CONTADERO

Ajuste del modelo de Gompertz:

Call:

lm(formula = y ~ x)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.48347	-0.08553	-0.00325	0.13307	0.36331

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	2.0394	0.7645	2.668	0.0194 *
x	-0.7213	0.2698	-2.674	0.0191 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.2379 on 13 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.3548, Adjusted R-squared: 0.3051

F-statistic: 7.148 on 1 and 13 DF, p-value: 0.01913

```
#####
##### Test diagnósticos del modelo #####
#####
```

```
> ##### Evaluación de la Normalidad de los residuos #####
```

```
> ##### Si p>0.05, aceptamos la Normalidad
```

```
> shapiro.test(residuals(regres1,type=c("deviance")))
```

ANEXOS

```
data: residuals(regres1, type = c("deviance"))  
W = 0.9605, p-value = 0.7005
```

```
> ##### Evaluación de la homoscedasticidad #####  
> ##### Si  $p > 0.05$ , aceptamos la homoscedasticidad #####  
> ncvTest(regres1)  
Non-constant Variance Score Test  
Variance formula: ~ fitted.values  
Chisquare = 0.7003849   Df = 1   p = 0.4026544
```

```
> ##### Evaluación de la presencia de Outliers #####  
> ##### Si  $p > 0.05$ , aceptamos la no presencia de outliers #####  
> outlierTest(regres1)  
No Studentized residuals with Bonferonni  $p < 0.05$   
Largest |rstudent|:  
  rstudent unadjusted p-value Bonferonni p  
7 -2.492621   0.028296   0.42444
```

```
> ##### Evaluación de la Autocorrelación #####  
> ##### Si  $p > 0.05$ , aceptamos la no autocorrelación #####  
> ### 2 No autocorrelación (entre 1.5 y 2.5)  
> ### 4 autocorrelación negativa  
> ### 0 autocorrelación positiva  
> durbinWatsonTest(regres1)  
lag Autocorrelation D-W Statistic p-value  
1  0.01756288  1.782718  0.606  
Alternative hypothesis: rho != 0
```


Ajuste del modelo de Ricker:

```
Call:  
lm(formula = y ~ z)
```

```
Residuals:  
  Min    1Q  Median    3Q   Max  
-0.50207 -0.09470  0.01564  0.12902  0.35121
```

```
Coefficients:
```

```

Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 0.76096 0.30108 2.527 0.0252 *
z          -0.04394 0.01705 -2.576 0.0230 *
Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```

```

Residual standard error: 0.241 on 13 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.338, Adjusted R-squared: 0.2871
F-statistic: 6.637 on 1 and 13 DF, p-value: 0.02302

```

```

#####
##### Test diagn3sticos del modelo #####
#####

```

```

> ##### Evaluaci3n de la Normalidad de los residuos #####
> ##### Si p>0.05, aceptamos la Normalidad
> shapiro.test(residuals(regres2,type=c("deviance")))
data: residuals(regres2, type = c("deviance"))
W = 0.9517, p-value = 0.551

```

```

> ##### Evaluaci3n de la homoscedasticidad #####
> ##### Si p>0.05, aceptamos la homoscedasticidad #####
> ncvTest(regres2)
Non-constant Variance Score Test
Variance formula: ~ fitted.values
Chisquare = 1.236241 Df = 1 p = 0.2661968

```

```

> ##### Evaluaci3n de la presencia de Outliers #####
> ##### Si p>0.05, aceptamos la no presencia de outliers #####
> outlierTest(regres2)
No Studentized residuals with Bonferonni p < 0.05
Largest |rstudent|:
  rstudent unadjusted p-value Bonferonni p
7 -2.598152 0.023305 0.34958

```

```

> ##### Evaluaci3n de la Autocorrelaci3n #####
> ##### Si p>0.05, aceptamos la no autocorrelaci3n #####
> ### 2 No autocorrelaci3n (entre 1.5 y 2.5)
> ### 4 autocorrelaci3n negativa
> ### 0 autocorrelaci3n positiva
> durbinWatsonTest(regres2)

```

ANEXOS

lag Autocorrelation D-W Statistic p-value

1 -0.03327806 1.902399 0.748

Alternative hypothesis: rho != 0

AJUSTES DE REGRESIÓN PARA GAMOS DE SELLADORES-CONTADERO

Ajuste del modelo de Gompertz:

Call:

lm(formula = y ~ x)

Residuals:

Min 1Q Median 3Q Max
-1.5271 -0.3973 -0.1632 0.5749 1.6082

Coefficients:

Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 0.1436 0.2239 0.641 0.532
x -0.2747 0.2278 -1.206 0.249

Residual standard error: 0.8449 on 13 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.1006, Adjusted R-squared: 0.03147

F-statistic: 1.455 on 1 and 13 DF, p-value: 0.2492

Test diagnósticos del modelo #####
#####

> ##### Evaluación de la Normalidad de los residuos #####

> ##### Si $p > 0.05$, aceptamos la Normalidad

> shapiro.test(residuals(regres1,type=c("deviance")))

data: residuals(regres1, type = c("deviance"))

W = 0.9667, p-value = 0.8061

> ##### Evaluación de la homoscedasticidad #####

```

> ##### Si p>0.05, aceptamos la homoscedasticidad #####
> ncvTest(regres1)
Non-constant Variance Score Test
Variance formula: ~ fitted.values
Chisquare = 0.04422263  Df = 1  p = 0.83344

> ##### Evaluación de la presencia de Outliers #####
> ##### Si p>0.05, aceptamos la no presencia de outliers #####
> outlierTest(regres1)
No Studentized residuals with Bonferonni p < 0.05
Largest |rstudent|:
  rstudent unadjusted p-value Bonferonni p
11 2.365951      0.035663      0.53495

> ##### Evaluación de la Autocorrelación #####
> ##### Si p>0.05, aceptamos la no autocorrelación #####
> ### 2 No autocorrelación (entre 1.5 y 2.5)
> ### 4 autocorrelación negativa
> ### 0 autocorrelación positiva
> durbinWatsonTest(regres1)
lag Autocorrelation D-W Statistic p-value
  1  -0.3075333  2.543507  0.376
Alternative hypothesis: rho != 0

```


Ajuste del modelo de Ricker:

Call:

```
lm(formula = y ~ z)
```

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.6650	-0.3244	-0.1644	0.4612	1.7415

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	0.3538	0.3274	1.081	0.299
z	-0.1177	0.1862	-0.632	0.538

ANEXOS

Residual standard error: 0.8776 on 13 degrees of freedom
Multiple R-squared: 0.02979, Adjusted R-squared: -0.04484
F-statistic: 0.3992 on 1 and 13 DF, p-value: 0.5385

```
#####  
##### Test diagn3sticos del modelo #####  
#####
```

```
> ##### Evaluaci3n de la Normalidad de los residuos #####  
> ##### Si  $p > 0.05$ , aceptamos la Normalidad  
> shapiro.test(residuals(regres2,type=c("deviance")))  
data: residuals(regres2, type = c("deviance"))  
W = 0.9635, p-value = 0.7534
```

```
> ##### Evaluaci3n de la homoscedasticidad #####  
> ##### Si  $p > 0.05$ , aceptamos la homoscedasticidad #####  
> ncvTest(regres2)  
Non-constant Variance Score Test  
Variance formula: ~ fitted.values  
Chisquare = 0.4546339 Df = 1 p = 0.5001426
```

```
> ##### Evaluaci3n de la presencia de Outliers #####  
> ##### Si  $p > 0.05$ , aceptamos la no presencia de outliers #####  
> outlierTest(regres2)  
No Studentized residuals with Bonferonni  $p < 0.05$   
Largest |rstudent|:  
rstudent unadjusted p-value Bonferonni p  
11 2.480621 0.028925 0.43388
```

```
> ##### Evaluaci3n de la Autocorrelaci3n #####  
> ##### Si  $p > 0.05$ , aceptamos la no autocorrelaci3n #####  
> ### 2 No autocorrelaci3n (entre 1.5 y 2.5)  
> ### 4 autocorrelaci3n negativa  
> ### 0 autocorrelaci3n positiva  
> durbinWatsonTest(regres2)  
lag Autocorrelation D-W Statistic p-value  
1 -0.4411997 2.841208 0.122  
Alternative hypothesis:  $\rho \neq 0$ 
```

ANEXO II

```
#####
# RESULTADOS DEL AJUSTE DEL MODELO DE ESPACIO DE #
##### ESTADO DE TIPO GOMPERTZ MEDIANTE #####
##### EL PROGRAMA SAS #####
#####
```

```
#####
# Ajuste del modelo de espacio de estados para los ciervos de Lugar ##
##### Nuevo utilizando estimación por máxima verosimilitud #####
#####
```

The SAS System

The Mixed Procedure

Class Level Information

Class Levels Values

time 16 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15

Covariance Parameter Estimates

Cov Parm	Subject	Estimate	Alpha	Lower	Upper
time		0.02708	0.05	0.005960	7.4271
AR(1)	Intercept	0.7296	0.05	-0.1116	1.5707
Residual		0.05085	0.05	0.01513	1.0815

Fit Statistics

-2 Log Likelihood	0.3
AIC (smaller is better)	8.3
AICC (smaller is better)	12.0
BIC (smaller is better)	11.4

Estimates

Label	Estimate	Standard Error	DF	t Value	Pr > t
intercept	3.1035	0.1315	15	23.60	<.0001

```
#####
# Ajuste del modelo de espacio de estados para los ciervos de Lugar ## ##
Nuevo utilizando estimación por máxima verosimilitud restringida #
```

ANEXOS

#####

The SAS System
The Mixed Procedure

Class Level Information

Class Levels Values
time 16 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15

Covariance Parameter Values
At Last Iteration

Cov Parm	Subject	Estimate
time		0.03641
AR(1)	Intercept	1.0000
Residual		2479089

Ajuste del modelo de espacio de estados para los gamos de Lugar ##
Nuevo utilizando estimación por máxima verosimilitud #####
#####

The SAS System
The Mixed Procedure

Class Level Information

Class Levels Values
time 16 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15

Covariance Parameter Estimates

Cov Parm	Subject	Estimate	Alpha	Lower	Upper
time		0.04458	0.05	0.005429	76783577
AR(1)	Intercept	0.5157	0.05	-0.4001	1.4316
Residual		0.1428	0.05	0.04188	3.3176

Fit Statistics

-2 Log Likelihood	16.1
AIC (smaller is better)	24.1
AICC (smaller is better)	27.7
BIC (smaller is better)	27.1

Estimates					
Standard					
Label	Estimate	Error	DF	t Value	Pr > t
intercept	2.0217	0.1663	15	12.16	<.0001

```
#####
# Ajuste del modelo de espacio de estados para los gamos de Lugar ## ##
Nuevo utilizando estimación por máxima verosimilitud restringida ##
#####
```

The SAS System
The Mixed Procedure

Class Level Information																	
Class	Levels	Values															
time	16	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15

Covariance Parameter Estimates					
Cov Parm	Subject	Estimate	Alpha	Lower	Upper
time		0.06425	0.05	0.01687	3.2356
AR(1)	Intercept	0.7853	0.05	-0.00247	1.5731
Residual		0.2160	0.05	0.04560	98.4612

Fit Statistics	
-2 Res Log Likelihood	17.4
AIC (smaller is better)	23.4
AICC (smaller is better)	25.6
BIC (smaller is better)	25.7

Estimates					
Standard					
Label	Estimate	Error	DF	t Value	Pr > t

ANEXOS

intercept 2.1070 0.2877 15 7.32 <.0001

Ajuste del modelo de espacio de estados para los ciervos de Selladores-
Contadero utilizando estimación por máxima verosimilitud #####
#####

The SAS System
The Mixed Procedure

Class Level Information

Class	Levels	Values
time	16	0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15

Covariance Parameter Estimates

Cov Parm	Subject	Estimate	Alpha	Lower	Upper
time		0.001762	0.05	.	.
AR(1)	Intercept	0.2838	0.05	-1.2589	1.8265
Residual		0.05289	0.05	0.005954	1.332E10

Fit Statistics

-2 Log Likelihood	-2.3
AIC (smaller is better)	5.7
AICC (smaller is better)	9.4
BIC (smaller is better)	8.8

Estimates

Standard

Label	Estimate	Error	DF	t Value	Pr > t
intercept	2.8587	0.07587	15	37.68	<.0001

Ajuste del modelo de espacio de estados para los ciervos de Selladores-#
Contadero utilizando estimación por máxima verosimilitud restringida#
#####

The SAS System

The Mixed Procedure

Class Level Information

Class	Levels	Values
-------	--------	--------

time	16	0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15
------	----	---------------------------------------

Covariance Parameter Estimates

Cov Parm	Subject	Estimate	Alpha	Lower	Upper
time		0.01883	0.05	0.002130	3.3449E9
AR(1)	Intercept	0.5470	0.05	-0.7458	1.8398
Residual		0.04564	0.05	0.01030	9.4524

Fit Statistics

-2 Res Log Likelihood	0.8
AIC (smaller is better)	6.8
AICC (smaller is better)	9.0
BIC (smaller is better)	9.1

Estimates

Standard

Label	Estimate	Error	DF	t Value	Pr > t
intercept	2.8695	0.09866	15	29.08	<.0001

```
#####
# Ajuste del modelo de espacio de estados para los gamos de Selladores-
##### Contadero utilizando estimación por máxima verosimilitud #####
#####
-----
```

The SAS System

The Mixed Procedure

Class Level Information

Class	Levels	Values
-------	--------	--------

time	16	0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15
------	----	---------------------------------------

Covariance Parameter Estimates

ANEXOS

Cov Parm	Subject	Estimate	Alpha	Lower	Upper
time		0.1929	0.05	0.05678	4.3758
AR(1)	Intercept	0.8695	0.05	0.5346	1.2043
Residual		1.2522	0.05	0.3475	41.7783

Fit Statistics

-2 Log Likelihood	38.1
AIC (smaller is better)	46.1
AICC (smaller is better)	49.7
BIC (smaller is better)	49.2

Estimates
Standard

Label	Estimate	Error	DF	t Value	Pr > t
intercept	0.06199	0.7969	15	0.08	0.9390

```
#####
# Ajuste del modelo de espacio de estados para los gamos de Selladores-#
Contadero utilizando estimación por máxima verosimilitud restringida #
#####
```

The SAS System
The Mixed Procedure

Class Level Information

Class	Levels	Values
time	16	0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15

Covariance Parameter Values
At Last Iteration

Cov Parm	Subject	Estimate
time		5.1E-11
AR(1)	Intercept	1.0000
Residual		

ANEXO III

```
#####
##### AJUSTE EN R DE LOS GLM #####
#####
```

```
#####
##### MODELOS PARA LOS CIERVOS DE LN Y SC #####
#####
```

```
> m1<-glm.nb(D~log(DA)*log(AutumnFall)+offset(log(DA)),link="log")
> summary(m1)
```

Call:

```
glm.nb(formula = D ~ log(DA) * log(AutumnFall) + offset(log(DA)),
       link = "log", init.theta = 24.81433945)
```

Deviance Residuals:

```
   Min      1Q  Median      3Q      Max
-1.85697 -0.67528 -0.07223  0.64670  1.52005
```

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	36.9792	12.4745	2.964	0.00303 **
log(DA)	-4.9995	1.7214	-2.904	0.00368 **
log(AutumnFall)	-7.9050	2.9598	-2.671	0.00757 **
log(DA):log(AutumnFall)	1.0704	0.4077	2.626	0.00864 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Negative Binomial(24.8143) family taken to be 1)

Null deviance: 35.577 on 14 degrees of freedom

Residual deviance: 15.104 on 11 degrees of freedom

AIC: 230.31

Number of Fisher Scoring iterations: 1

```
   Theta: 24.81
   Std. Err.: 9.13
```

2 x log-likelihood: -220.306

```
> m1AICc<-AICc(m1, return.K = FALSE, second.ord = TRUE, nobs = NULL, c.hat = 1)
```

```
> m1AICc
```

```
[1] 236.9727
```

ANEXOS

```
> m2<-glm.nb(D~log(HuntingFemale)*log(AutumnFall) + offset(log(DA)),link="log")
> summary(m2)
```

Call:

```
glm.nb(formula = D ~ log(HuntingFemale) * log(AutumnFall) + offset(log(DA)),
       link = "log", init.theta = 22.65823048)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.62838	-0.57862	-0.05785	0.20753	2.22387

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	9.6974	3.0892	3.139	0.00169 **
log(HuntingFemale)	-2.1488	0.7724	-2.782	0.00540 **
log(AutumnFall)	-1.9794	0.6716	-2.947	0.00321 **
log(HuntingFemale):log(AutumnFall)	0.4423	0.1706	2.592	0.00953 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Negative Binomial(22.6582) family taken to be 1)

Null deviance: 32.531 on 14 degrees of freedom

Residual deviance: 15.129 on 11 degrees of freedom

AIC: 231.69

Number of Fisher Scoring iterations: 1

Theta: 22.66

Std. Err.: 8.33

2 x log-likelihood: -221.686

```
> m2AICc<-AICc(m2, return.K = FALSE, second.ord = TRUE, nobs = NULL, c.hat = 1)
```

```
> m2AICc
```

```
[1] 238.3526
```

```
>
```

```
> m3<-glm.nb(D~log(DA)+log(SpringFall) + offset(log(DA)),link="log")
```

```
> summary(m3)
```

Call:

```
glm.nb(formula = D ~ log(DA) + log(SpringFall) + offset(log(DA)),
       link = "log", init.theta = 28.3522787)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.98636	-0.76341	-0.01075	0.43246	2.02413

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	3.3882	1.8590	1.823	0.06836 .
log(DA)	-0.6030	0.2221	-2.716	0.00662 **
log(SpringFall)	0.2692	0.1198	2.247	0.02466 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Negative Binomial(28.3523) family taken to be 1)

Null deviance: 32.820 on 14 degrees of freedom
 Residual deviance: 15.096 on 12 degrees of freedom
 AIC: 224.28

Number of Fisher Scoring iterations: 1

Theta: 28.4
 Std. Err.: 10.5

```
2 x log-likelihood: -216.279
> m3AICc<-AICc(m3, return.K = FALSE, second.ord = TRUE, nobs = NULL, c.hat = 1)
> m3AICc
[1] 228.2787
```

```
> m4<-glm.nb(D~log(HuntingFemale)+log(SpringFall) + offset(log(DA)),link="log")
> summary(m4)
```

Call:

```
glm.nb(formula = D ~ log(HuntingFemale) + log(SpringFall) + offset(log(DA)),
  link = "log", init.theta = 25.54433036)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.3518	-0.7916	-0.4340	0.5544	2.0356

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.47022	0.67359	-0.698	0.48513
log(HuntingFemale)	-0.16740	0.07266	-2.304	0.02123 *
log(SpringFall)	0.32169	0.12226	2.631	0.00851 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Negative Binomial(25.5443) family taken to be 1)

Null deviance: 29.621 on 14 degrees of freedom

ANEXOS

Residual deviance: 15.123 on 12 degrees of freedom
AIC: 225.86

Number of Fisher Scoring iterations: 1

Theta: 25.54
Std. Err.: 9.42

```
2 x log-likelihood: -217.855
> m4AICc<-AICc(m4, return.K = FALSE, second.ord = TRUE, nobs = NULL, c.hat = 1)
> m4AICc
[1] 229.855
```

```
> m5<-glm.nb(D~log(DA)+log(FallowDensity)+log(FallowDensity):log(SpringFall) +
offset(log(DA)),link="log")
> summary(m5)
```

Call:
glm.nb(formula=D~log(DA) + log(FallowDensity) + log(FallowDensity):log(SpringFall) +
offset(log(DA)), link = "log", init.theta = 33.63012974)

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.33078	-0.61845	0.02985	0.47846	1.94140

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	4.91338	1.68666	2.913	0.00358 **
log(DA)	-0.63413	0.21513	-2.948	0.00320 **
log(FallowDensity)	-0.32222	0.10692	-3.013	0.00258 **
log(FallowDensity):log(SpringFall)	0.06774	0.02396	2.828	0.00468 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Negative Binomial(33.6301) family taken to be 1)

Null deviance: 38.804 on 14 degrees of freedom
Residual deviance: 15.076 on 11 degrees of freedom
AIC: 223.73

Number of Fisher Scoring iterations: 1

Theta: 33.6
Std. Err.: 12.5

```
2 x log-likelihood: -213.731
> m5AICc<-AICc(m5, return.K = FALSE, second.ord = TRUE, nobs = NULL, c.hat = 1)
> m5AICc
```

```
[1] 230.3975
```

```
#####
##### MODELOS PARA LOS GAMOS DE LN Y SC #####
#####
```

```
> m1<-glm.nb(D~log(DA)+log(SummerTemp) + offset(log(DA)),link="log")
> summary(m1)
```

Call:

```
glm.nb(formula = D ~ log(DA) + log(SummerTemp) + offset(log(DA)),
       link = "log", init.theta = 9.222440557)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.4933	-0.9278	-0.2029	0.6153	1.9580

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	15.9772	5.5281	2.890	0.00385 **
log(DA)	-0.8595	0.1966	-4.372	1.23e-05 ***
log(SummerTemp)	-3.1578	1.4886	-2.121	0.03390 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Negative Binomial(9.2224) family taken to be 1)

Null deviance: 33.745 on 14 degrees of freedom
 Residual deviance: 15.279 on 12 degrees of freedom
 AIC: 209.61

Number of Fisher Scoring iterations: 1

Theta: 9.22
 Std. Err.: 3.36

```
2 x log-likelihood: -201.605
> m1AICc<-AICc(m1, return.K = FALSE, second.ord = TRUE, nobs = NULL, c.hat = 1)
> m1AICc
[1] 213.6051
```

```
> m2<-glm.nb(D~log(DA)+log(HuntingFemale) + offset(log(DA)),link="log")
> summary(m2)
```

ANEXOS

Call:

```
glm.nb(formula = D ~ log(DA) + log(HuntingFemale) + offset(log(DA)),  
link = "log", init.theta = 8.852160998)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.3331	-0.9511	-0.1429	0.3407	1.8149

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	5.4737	1.3343	4.102	4.09e-05 ***
log(DA)	-0.6289	0.1863	-3.376	0.000735 ***
log(HuntingFemale)	-0.2836	0.1458	-1.944	0.051869 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Negative Binomial(8.8522) family taken to be 1)

Null deviance: 32.409 on 14 degrees of freedom

Residual deviance: 15.278 on 12 degrees of freedom

AIC: 210.22

Number of Fisher Scoring iterations: 1

Theta: 8.85
Std. Err.: 3.22

2 x log-likelihood: -202.221

```
> m2AICc<-AICc(m2, return.K = FALSE, second.ord = TRUE, nobs = NULL, c.hat = 1)
```

```
> m2AICc
```

```
[1] 214.2207
```

```
> m3<-glm.nb(D~log(DA)+log(RedDensity) + offset(log(DA)),link="log")
```

```
> summary(m3)
```

Call:

```
glm.nb(formula = D ~ log(DA) + log(RedDensity) + offset(log(DA)),  
link = "log", init.theta = 8.235675044)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.7221	-0.8373	-0.1409	0.7798	1.6848

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	9.0342	2.8308	3.191	0.001416 **
log(DA)	-0.7408	0.1928	-3.843	0.000121 ***
log(RedDensity)	-0.5658	0.3241	-1.746	0.080817 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Negative Binomial(8.2357) family taken to be 1)

Null deviance: 30.182 on 14 degrees of freedom
Residual deviance: 15.300 on 12 degrees of freedom
AIC: 211.33

Number of Fisher Scoring iterations: 1

Theta: 8.24
Std. Err.: 2.99

2 x log-likelihood: -203.329
> m3AICc<-AICc(m3, return.K = FALSE, second.ord = TRUE, nobs = NULL, c.hat = 1)
> m3AICc
[1] 215.3292

> m4<-glm.nb(D~log(HuntingFemale)*log(AutumnFall) + offset(log(DA)),link="log")
> summary(m4)

Call:
glm.nb(formula = D ~ log(HuntingFemale) * log(AutumnFall) + offset(log(DA)),
link = "log", init.theta = 2.992206634)

Deviance Residuals:
Min 1Q Median 3Q Max
-2.4276 -0.6246 -0.1476 0.5102 1.2610

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	28.7288	8.8216	3.257	0.00113 **
log(HuntingFemale)	-7.2367	2.4154	-2.996	0.00273 **
log(AutumnFall)	-6.9609	2.2488	-3.095	0.00197 **
log(HuntingFemale):log(AutumnFall)	1.7814	0.6219	2.865	0.00418 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Negative Binomial(2.9922) family taken to be 1)

Null deviance: 32.407 on 14 degrees of freedom
Residual deviance: 15.711 on 11 degrees of freedom
AIC: 174.74

Number of Fisher Scoring iterations: 1

ANEXOS

Theta: 2.99
Std. Err.: 1.07

```
2 x log-likelihood: -164.736  
> m4AICc<-AICc(m4, return.K = FALSE, second.ord = TRUE, nobs = NULL, c.hat = 1)  
> m4AICc  
[1] 181.4031
```

```
> m5<-glm.nb(D~log(DA)*log(AutumnFall) + offset(log(DA)),link="log")  
> summary(m5)
```

Call:

```
glm.nb(formula = D ~ log(DA) * log(AutumnFall) + offset(log(DA)),  
link = "log", init.theta = 2.864296893)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.06167	-0.79229	-0.08487	0.53954	1.67921

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	15.7250	6.4930	2.422	0.0154 *
log(DA)	-2.5628	1.2384	-2.069	0.0385 *
log(AutumnFall)	-3.2635	1.5502	-2.105	0.0353 *
log(DA):log(AutumnFall)	0.5166	0.2966	1.742	0.0815 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Negative Binomial(2.8643) family taken to be 1)

Null deviance: 31.064 on 14 degrees of freedom
Residual deviance: 15.804 on 11 degrees of freedom
AIC: 175.49

Number of Fisher Scoring iterations: 1

Theta: 2.86
Std. Err.: 1.03

```
2 x log-likelihood: -165.492  
> m5AICc<-AICc(m5, return.K = FALSE, second.ord = TRUE, nobs = NULL, c.hat = 1)  
> m5AICc  
[1] 182.159
```

```
> m6<-glm.nb(D~log(DA)*log(HuntingFemale) + offset(log(DA)),link="log")  
> summary(m6)
```

Call:

```
glm.nb(formula = D ~ log(DA) * log(HuntingFemale) + offset(log(DA)),
```

```
link = "log", init.theta = 2.709897426)
```

```
Deviance Residuals:
```

```
  Min    1Q   Median    3Q   Max
-2.1186 -1.0188 -0.0232  0.5313  1.4263
```

```
Coefficients:
```

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	12.4611	4.6409	2.685	0.00725 **
log(DA)	-2.7971	1.1041	-2.533	0.01130 *
log(HuntingFemale)	-3.1445	1.3780	-2.282	0.02249 *
log(DA):log(HuntingFemale)	0.7233	0.3231	2.238	0.02520 *

```
---
```

```
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

```
(Dispersion parameter for Negative Binomial(2.7099) family taken to be 1)
```

```
Null deviance: 29.439 on 14 degrees of freedom
```

```
Residual deviance: 15.886 on 11 degrees of freedom
```

```
AIC: 176.42
```

```
Number of Fisher Scoring iterations: 1
```

```
  Theta: 2.710
```

```
Std. Err.: 0.970
```

```
2 x log-likelihood: -166.419
```

```
> m6AICc<-AICc(m6, return.K = FALSE, second.ord = TRUE, nobs = NULL, c.hat = 1)
```

```
> m6AICc
```

```
[1] 183.0856
```

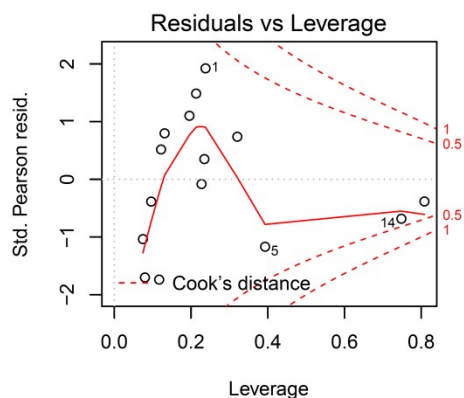
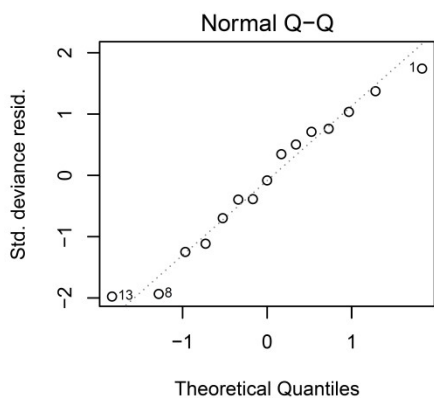
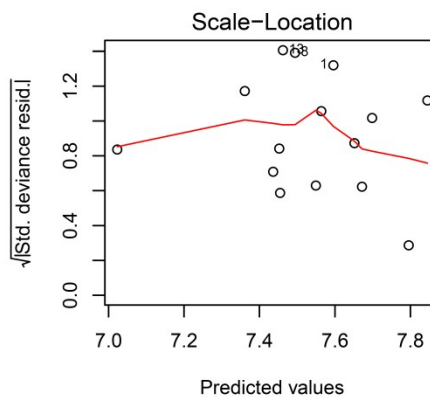
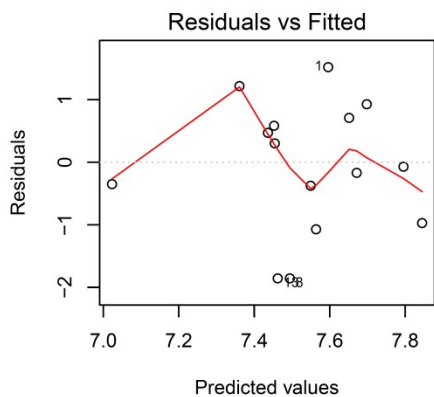
ANEXOS

ANEXO IV

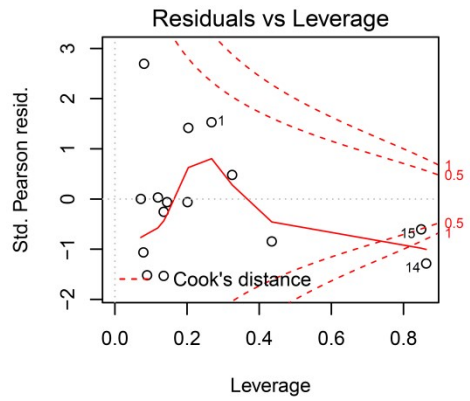
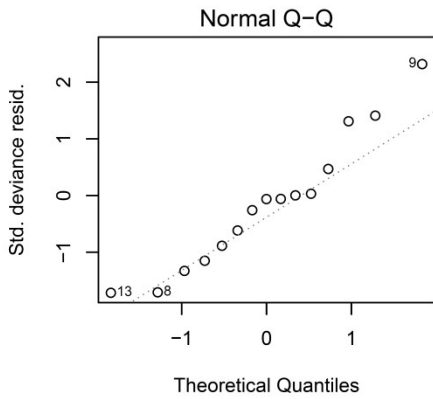
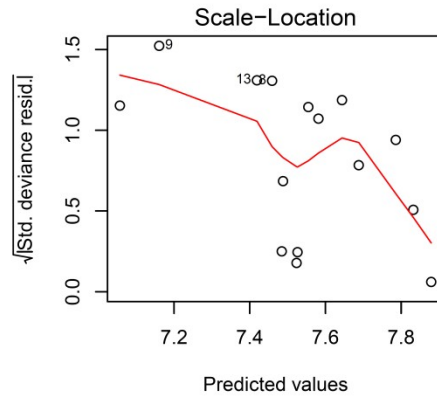
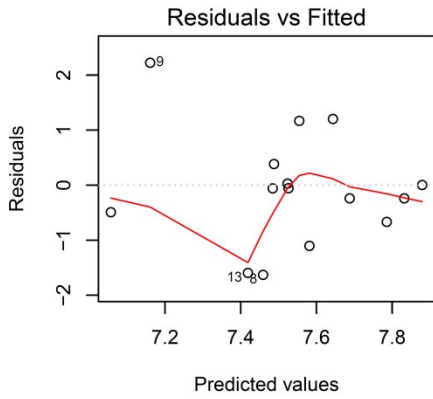
RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE RESIDUOS DE LOS
GLM
 #####

ANÁLISIS GRÁFICO DE RESIDUOS PARA CIERVOS DE LUGAR NUEVO Y SELLADORES-CONTADERO

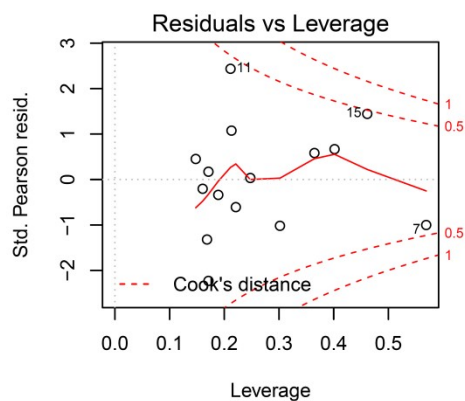
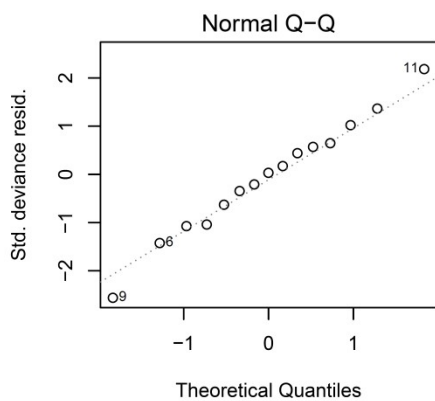
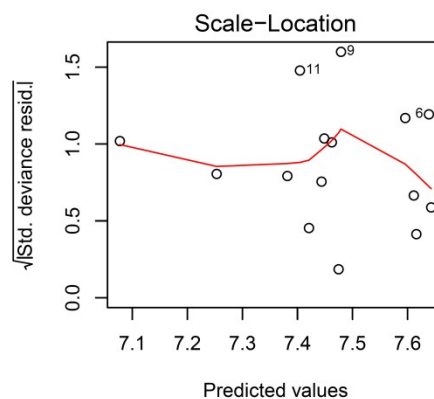
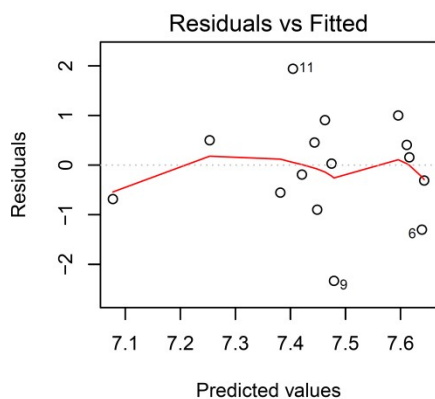
PARA EL MODELO M1:



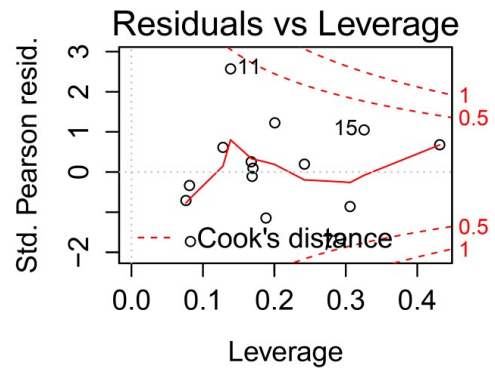
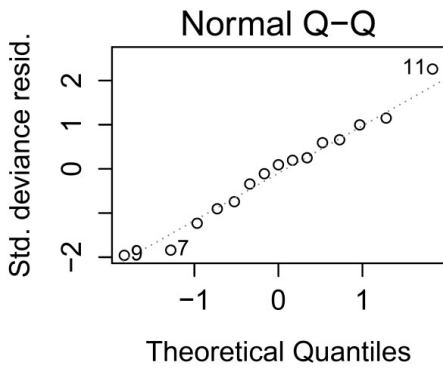
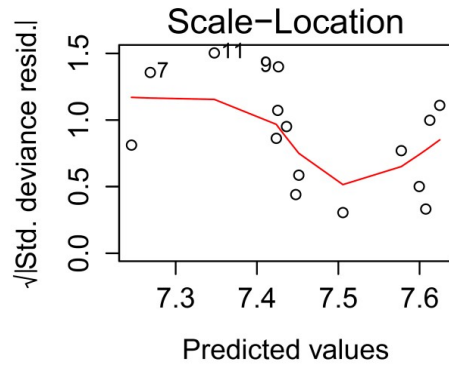
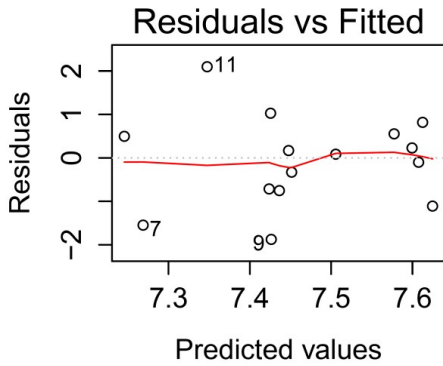
PARA EL MODELO M2:

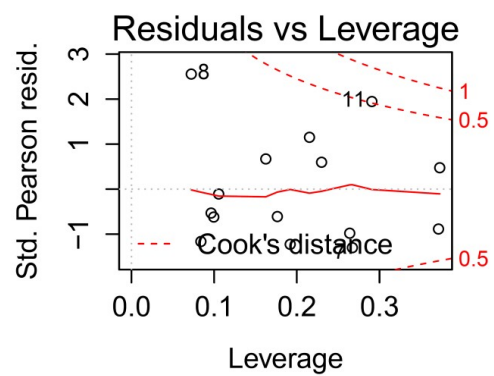
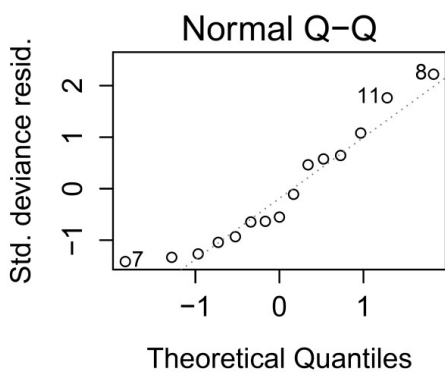
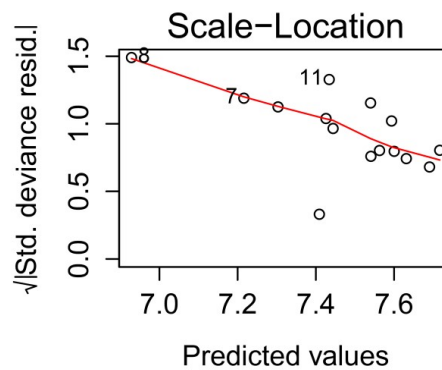
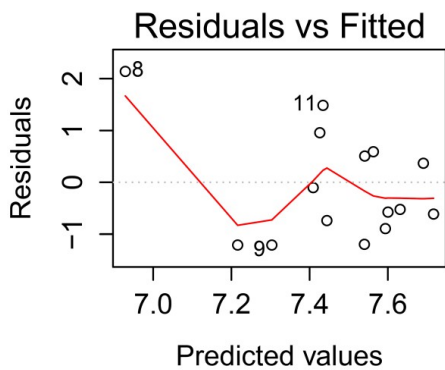


PARA EL MODELO M3:



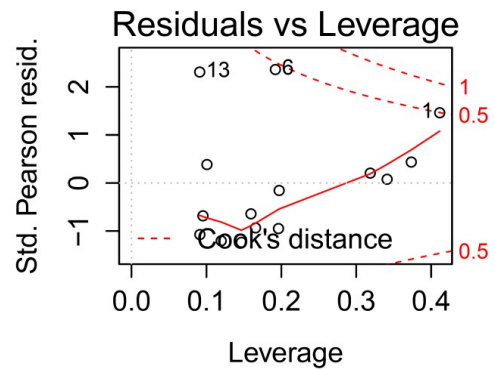
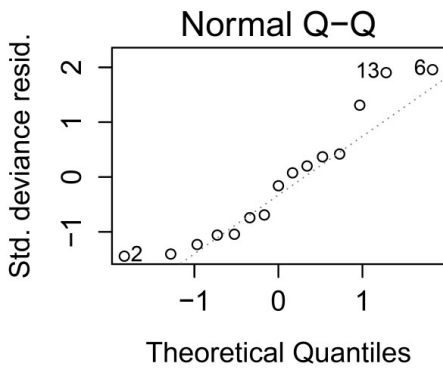
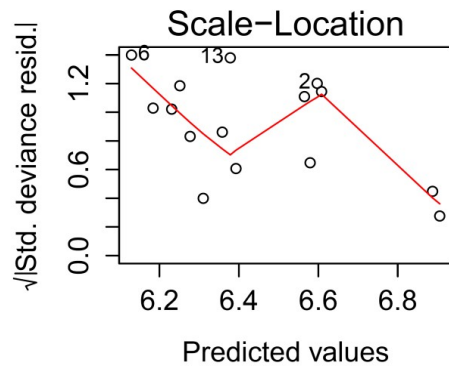
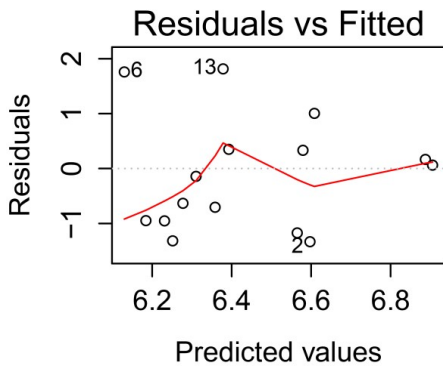
PARA EL MODELO M4:



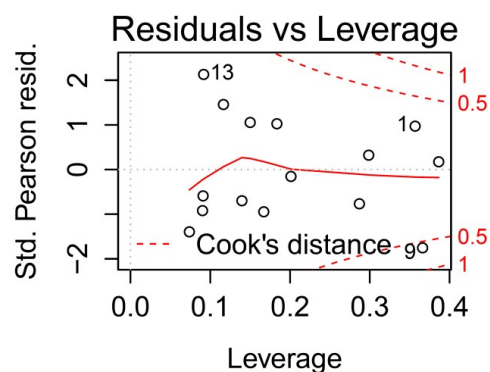
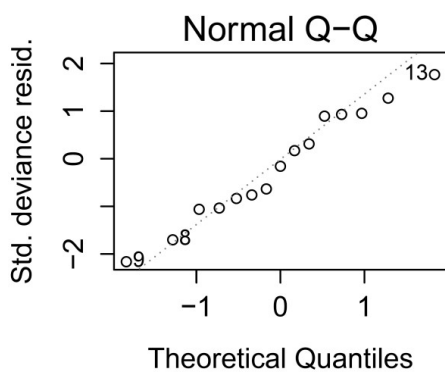
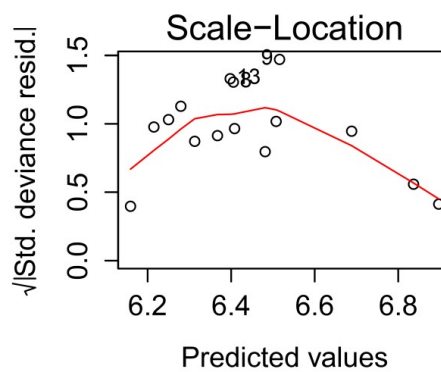
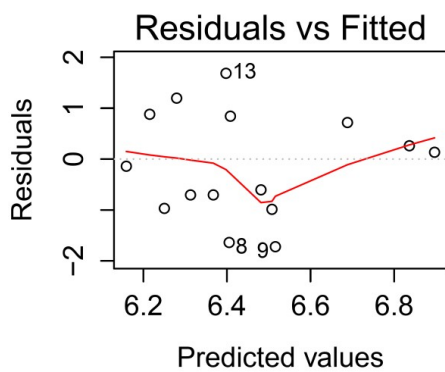
PARA EL MODELO M5:

ANÁLISIS GRÁFICO DE RESIDUOS PARA GAMOS DE LUGAR NUEVO Y SELLADORES-CONTADERO

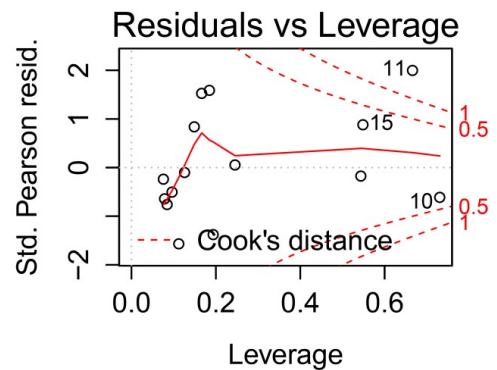
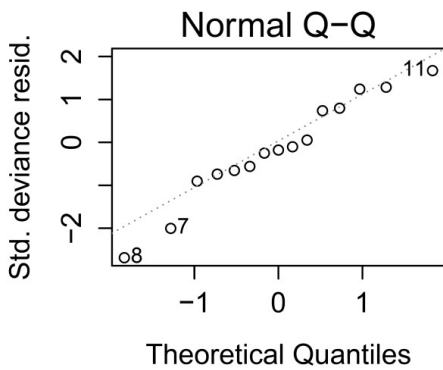
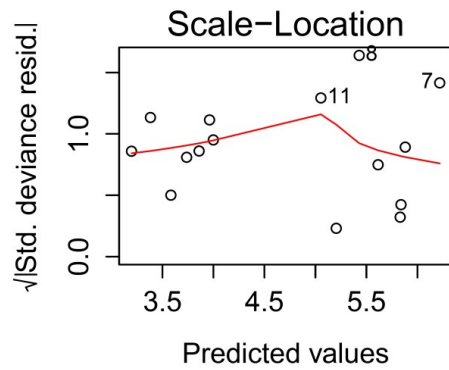
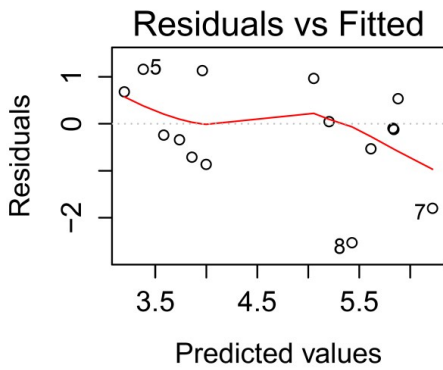
PARA EL MODELO M1:

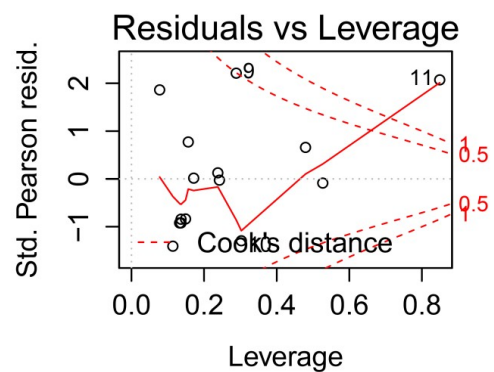
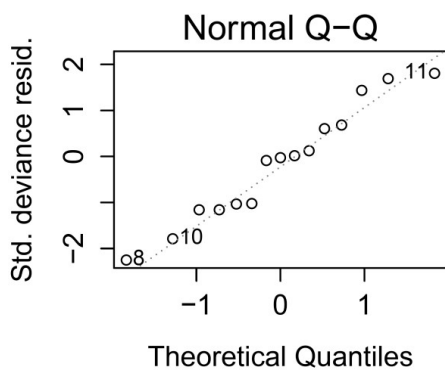
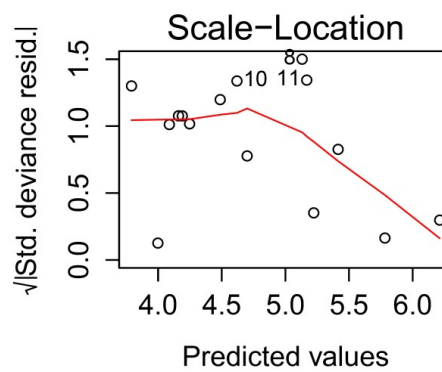
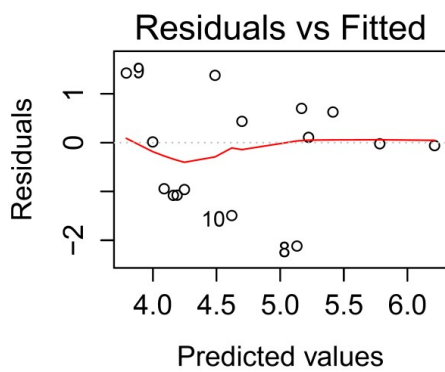


PARA EL MODELO M2:

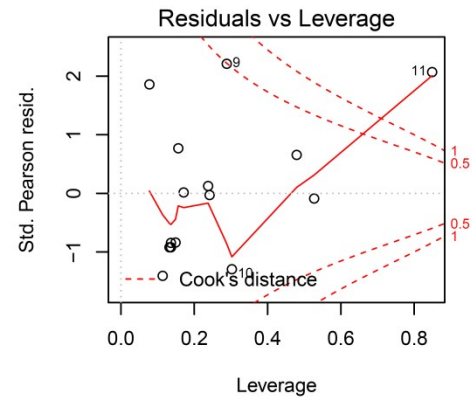
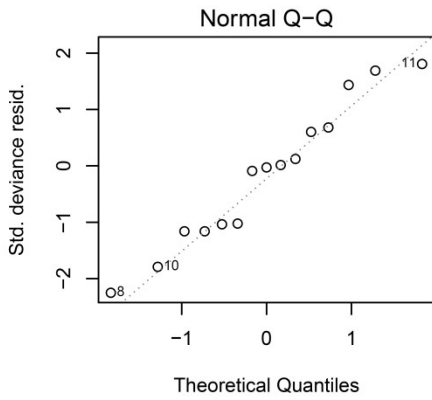
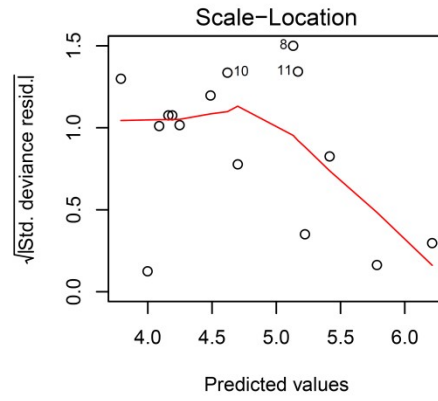
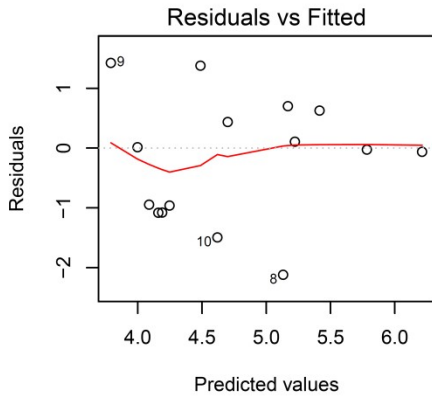


PARA EL MODELO M3:

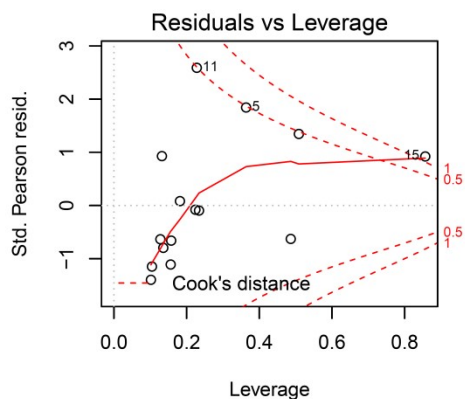
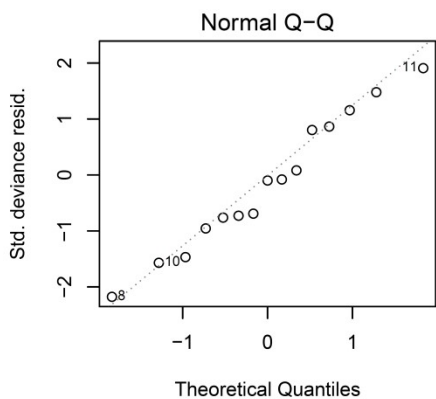
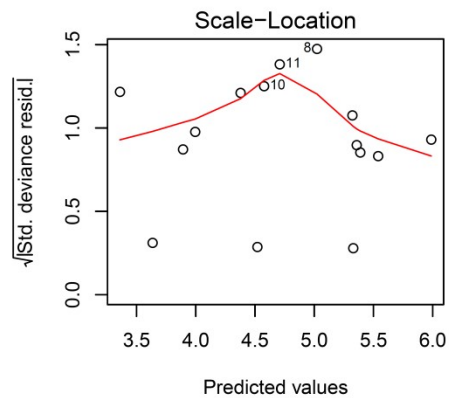
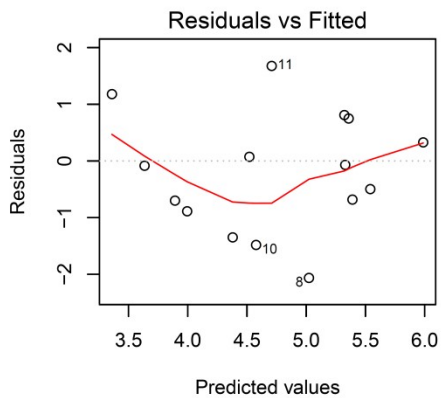


PARA EL MODELO M4:

PARA EL MODELO M5:



PARA EL MODELO M6:



ANEXOS

ANEXO V

```
#####
# RESULTADOS DEL TEST DE POTENCIA ESTADÍSTICA Y ##
##### TEST DE SOBREDISPERSIÓN PARA LOS GLM #####
#####
```

```
#####
#TEST DE POTENCIA ESTADÍSTICA PARA LOS GLM DE
CIERVOS DE LN Y SC
#####
```

```
##### Modelo M1 #####
> ##### Test de análisis de potencia #####
> R2<-(m1$null.deviance-m1$deviance)/m1$null.deviance
> f2m1<-R2/(1-R2)
> pw1<-pwr.f2.test(u=3,v=12,f2=f2m1,sig.level=0.05,power=NULL)
> pw1
```

Multiple regression power calculation

```
u = 3
v = 12
f2 = 1.355467
sig.level = 0.05
power = 0.9256034
```

>

```
##### Modelo M2 #####
> ##### Test de análisis de potencia #####
> R2<-(m2$null.deviance-m2$deviance)/m2$null.deviance
> f2m2<-R2/(1-R2)
> pw2<-pwr.f2.test(u=3,v=12,f2=f2m2,sig.level=0.05,power=NULL)
> pw2
```

Multiple regression power calculation

```
u = 3
v = 12
```

ANEXOS

```
f2 = 0.5983735
sig.level = 0.05
power = 0.5851155
```

>

```
##### Modelo M3 #####
```

```
> ##### Test de análisis de potencia #####
> R2<-(m3$null.deviance-m3$deviance)/m3$null.deviance
> f2m3<-R2/(1-R2)
> pw3<-pwr.f2.test(u=2,v=13,f2=f2m3,sig.level=0.05,power=NULL)
> pw3
```

Multiple regression power calculation

```
u = 2
v = 13
f2 = 1.174143
sig.level = 0.05
power = 0.939668
```

>

```
##### Modelo M4 #####
```

```
> ##### Test de análisis de potencia #####
> R2<-(m4$null.deviance-m4$deviance)/m4$null.deviance
> f2m4<-R2/(1-R2)
> pw4<-pwr.f2.test(u=2,v=13,f2=f2m4,sig.level=0.05,power=NULL)
> pw4
```

Multiple regression power calculation

```
u = 2
v = 13
f2 = 0.9586874
sig.level = 0.05
power = 0.8841945
```

>

```
##### Modelo M5 #####
```

```
> ##### Test de análisis de potencia #####
```

```
> R2<-(m5$null.deviance-m5$deviance)/m5$null.deviance
> f2m5<-R2/(1-R2)
> pw5<-pwr.f2.test(u=2,v=13,f2=f2m5,sig.level=0.05,power=NULL)
> pw5
```

Multiple regression power calculation

```
u = 2
v = 13
f2 = 1.573923
sig.level = 0.05
power = 0.9836173
```

>

```
#####
TEST DE POTENCIA ESTADÍSTICA PARA LOS GLM DE GAMOS
DE LN Y SC
#####
```

```
#### Modelo M1 ####
```

```
> ##### Test de análisis de potencia #####
> R2<-(m1$null.deviance-m1$deviance)/m1$null.deviance
> f2m1<-R2/(1-R2)
> pw1<-pwr.f2.test(u=2,v=13,f2=f2m1,sig.level=0.05,power=NULL)
> pw1
```

Multiple regression power calculation

```
u = 2
v = 13
f2 = 1.121257
sig.level = 0.05
power = 0.9289311
```

>

```
#### Modelo M2 ####
```

```
> ##### Test de análisis de potencia #####
> R2<-(m2$null.deviance-m2$deviance)/m2$null.deviance
> f2m2<-R2/(1-R2)
```

ANEXOS

```
> pw2<-pwr.f2.test(u=2,v=13,f2=f2m2,sig.level=0.05,power=NULL)
> pw2
```

Multiple regression power calculation

```
u = 2
v = 13
f2 = 0.9726968
sig.level = 0.05
power = 0.8888589
```

```
>
```

```
##### Modelo M3 #####
```

```
> ##### Test de análisis de potencia #####
> R2<-(m3$null.deviance-m3$deviance)/m3$null.deviance
> f2m3<-R2/(1-R2)
> pw3<-pwr.f2.test(u=2,v=13,f2=f2m3,sig.level=0.05,power=NULL)
> pw3
```

Multiple regression power calculation

```
u = 2
v = 13
f2 = 1.208645
sig.level = 0.05
power = 0.9458476
```

```
>
```

```
##### Modelo M4 #####
```

```
> ##### Test de análisis de potencia #####
> R2<-(m4$null.deviance-m4$deviance)/m4$null.deviance
> f2m4<-R2/(1-R2)
> pw4<-pwr.f2.test(u=3,v=12,f2=f2m4,sig.level=0.05,power=NULL)
> pw4
```

Multiple regression power calculation

```
u = 3
v = 12
f2 = 1.06269
```

```
sig.level = 0.05
power = 0.8466236
```

```
>
```

```
##### Modelo M5 #####
```

```
> ##### Test de análisis de potencia #####
> R2<-(m5$null.deviance-m5$deviance)/m5$null.deviance
> f2m5<-R2/(1-R2)
> pw5<-pwr.f2.test(u=3,v=12,f2=f2m5,sig.level=0.05,power=NULL)
> pw5
```

```
Multiple regression power calculation
```

```
u = 3
v = 12
f2 = 0.8531693
sig.level = 0.05
power = 0.7531377
```

```
>
```

```
##### Modelo M6 #####
```

```
> ##### Test de análisis de potencia #####
> R2<-(m3$null.deviance-m3$deviance)/m3$null.deviance
> f2m3<-R2/(1-R2)
> pw3<-pwr.f2.test(u=3,v=12,f2=f2m3,sig.level=0.05,power=NULL)
> pw3
```

```
Multiple regression power calculation
```

```
u = 3
v = 12
f2 = 0.9656024
sig.level = 0.05
power = 0.8078471
```

```
>
```

```
#####  
##### TEST DE SOBREDISPERSIÓN PARA LOS GLM #####  
#####
```

**TEST DE SOBREDISPERSIÓN PARA CIERVOS DE LUGAR
NUEVO Y SELLADORES-CONTADERO**

> ## Si $p > 0.05$ entonces la distribución de Poisson es más apropiada ##

> odTest(m1)

Likelihood ratio test of H0: Poisson, as restricted NB model:
n.b., the distribution of the test-statistic under H0 is non-standard
e.g., see help(odTest) for details/references
Critical value of test statistic at the alpha= 0.05 level: 2.7055
Chi-Square Test Statistic = 1034.2006 p-value = < 2.2e-16

> odTest(m2)

Likelihood ratio test of H0: Poisson, as restricted NB model:
n.b., the distribution of the test-statistic under H0 is non-standard
e.g., see help(odTest) for details/references
Critical value of test statistic at the alpha= 0.05 level: 2.7055
Chi-Square Test Statistic = 1044.8975 p-value = < 2.2e-16

>

> odTest(m3)

Likelihood ratio test of H0: Poisson, as restricted NB model:
n.b., the distribution of the test-statistic under H0 is non-standard
e.g., see help(odTest) for details/references
Critical value of test statistic at the alpha= 0.05 level: 2.7055
Chi-Square Test Statistic = 828.5669 p-value = < 2.2e-16

>

> odTest(m4)

Likelihood ratio test of H0: Poisson, as restricted NB model:
n.b., the distribution of the test-statistic under H0 is non-standard
e.g., see help(odTest) for details/references
Critical value of test statistic at the alpha= 0.05 level: 2.7055
Chi-Square Test Statistic = 873.8709 p-value = < 2.2e-16

>

```
> odTest(m5)
Likelihood ratio test of H0: Poisson, as restricted NB model:
n.b., the distribution of the test-statistic under H0 is non-standard
e.g., see help(odTest) for details/references
Critical value of test statistic at the alpha= 0.05 level: 2.7055
Chi-Square Test Statistic = 705.2372 p-value = < 2.2e-16
>
```

TEST DE SOBREDISPERSIÓN PARA GAMOS DE LUGAR NUEVO Y SELLADORES-CONTADERO

> ## Si $p > 0.05$ entonces los distribución de Poisson es más apropiada ##

```
> odTest(m1)
Likelihood ratio test of H0: Poisson, as restricted NB model:
n.b., the distribution of the test-statistic under H0 is non-standard
e.g., see help(odTest) for details/references
Critical value of test statistic at the alpha= 0.05 level: 2.7055
Chi-Square Test Statistic = 958.9804 p-value = < 2.2e-16
>
```

```
> odTest(m2)
Likelihood ratio test of H0: Poisson, as restricted NB model:
n.b., the distribution of the test-statistic under H0 is non-standard
e.g., see help(odTest) for details/references
Critical value of test statistic at the alpha= 0.05 level: 2.7055
Chi-Square Test Statistic = 1025.8601 p-value = < 2.2e-16
>
```

```
> odTest(m3)
Likelihood ratio test of H0: Poisson, as restricted NB model:
n.b., the distribution of the test-statistic under H0 is non-standard
e.g., see help(odTest) for details/references

Critical value of test statistic at the alpha= 0.05 level: 2.7055
Chi-Square Test Statistic = 866.3337 p-value = < 2.2e-16
>
```

ANEXOS

```
> odTest(m4)
```

```
Likelihood ratio test of H0: Poisson, as restricted NB model:  
n.b., the distribution of the test-statistic under H0 is non-standard  
e.g., see help(odTest) for details/references
```

```
Critical value of test statistic at the alpha= 0.05 level: 2.7055
```

```
Chi-Square Test Statistic = 601.3297 p-value = < 2.2e-16
```

```
>
```

```
> odTest(m5)
```

```
Likelihood ratio test of H0: Poisson, as restricted NB model:  
n.b., the distribution of the test-statistic under H0 is non-standard  
e.g., see help(odTest) for details/references
```

```
Critical value of test statistic at the alpha= 0.05 level: 2.7055
```

```
Chi-Square Test Statistic = 433.3153 p-value = < 2.2e-16
```

```
>
```

```
> odTest(m6)
```

```
Likelihood ratio test of H0: Poisson, as restricted NB model:  
n.b., the distribution of the test-statistic under H0 is non-standard  
e.g., see help(odTest) for details/references
```

```
Critical value of test statistic at the alpha= 0.05 level: 2.7055
```

```
Chi-Square Test Statistic = 509.5096 p-value = < 2.2e-16
```

```
>
```

ANEXO VI

 ##### **INFERENCIA BAYESIANA** #####
 #####

A continuación explicaremos brevemente la diferencia entre la estadística clásica basada en la inferencia frecuentista y el enfoque bayesiano, junto con las características principales de la inferencia bayesiana, algunas referencias pueden verse por ejemplo (Gelman et al., 2003; McCarthy, 2007; King, 2009) con el objetivo de profundizar más en el enfoque bayesiano.

La diferencia principal entre la estadística frecuentista y la bayesiana es que esta última considera al parámetro como una variable aleatoria que puede caracterizarse mediante una distribución a priori, en el mismo plano que los datos. La distribución a priori es la que describe la variación del parámetro, antes del muestreo de los datos. Después del muestreo de los datos, esta distribución a priori de probabilidad, se combina con la verosimilitud tradicional para obtener la distribución a posteriori del parámetro de interés, sobre los que se basa la inferencia estadística clásica, sin involucrar ningún tipo de optimización. Esto parecería que no tiene demasiada importancia, pero realmente sí que la tiene pues conduce a una aproximación diferente para realizar el modelizado del problema y la inferencia propiamente dicha. La noción de la distribución a priori para el parámetro es el corazón del pensamiento bayesiano. El análisis bayesiano hace uso explícito de las probabilidades para cantidades inciertas (parámetros) en inferencias basadas en análisis estadísticos de datos.

El análisis bayesiano lo podemos dividir en las siguientes etapas:

1. Elección de un modelo de probabilidad completo. Elección de una distribución de probabilidad conjunta para todas las cantidades observables y no observables. El modelo debe ser consistente con el conocimiento acerca del problema fundamental y el proceso de recolección de la información.
2. Condicionamiento de los datos observados. Estimar e interpretar la distribución a posteriori apropiada que se define como la distribución de probabilidad condicionada de las cantidades no observadas de interés, dados los datos observados.
3. Evaluación del ajuste del modelo y las implicaciones de la distribución a posteriori resultante. ¿Es el modelo adecuado a los datos?, ¿son las conclusiones razonables?, ¿Cómo de sensibles son

los resultados a las suposiciones de la modelización de la primera etapa?. Si fuese necesario, alterar o ampliar el modelo, y repetir las tres etapas mencionadas.

La inferencia bayesiana se basa en el uso de una distribución de probabilidad para describir todas las cantidades desconocidas relevantes a un problema de estimación, la concreción técnica de este resultado consiste en lo siguiente:

Sean las variables aleatorias intercambiables $\{x_1, x_2, \dots, x_n\}$, es decir que su distribución sólo depende del valor de esas variables y no del orden en que han sido observadas, entonces la distribución de probabilidad

$$f(x_1, x_2, \dots, x_n) = \int_{\Theta} \prod_{i=1}^n f(x_i|\theta)\pi(\theta)d\theta$$

donde Θ es la distribución inicial, $f(x_i|\theta)$ es el modelo de probabilidad, θ es el límite de alguna función de las observaciones y $\pi(\theta)$ es una distribución de probabilidad sobre la distribución inicial Θ .

El concepto de intercambiabilidad es más débil que el de muestra aleatoria simple. Por ejemplo, si las variables intercambiables x_i toman el valor 0 o 1, el teorema de representación toma la forma

$$f(x_1, x_2, \dots, x_n) = \int_{\Theta} \prod_{i=1}^n \theta^{x_i}(1 - \theta)^{1-x_i}\pi(\theta)d\theta$$

donde $\theta = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{\sum_{i=1}^n x_i}{n}$.

Cabe destacar que lo que quiere decir el anterior resultado es que siempre que se tenga una colección de variables intercambiables, y en una muestra aleatoria sencilla lo son, existe una distribución inicial sobre el parámetro θ . Además, el valor del parámetro puede obtenerse como límite de las frecuencias relativas.

La aproximación bayesiana implica entonces, que la información muestral y la distribución inicial se actualizan mediante el teorema de Bayes para dar lugar a la distribución final

$$\pi(\theta|x_1, x_2, \dots, x_n) = \frac{\pi(\theta)f(x_1, x_2, \dots, x_n|\theta)}{\int_{\Theta} \pi(\theta)f(x_1, x_2, \dots, x_n|\theta)d\theta}$$

Ahora todas las inferencias, la estimación puntual, la estimación por regiones veraces y los contrastes de hipótesis, se realizan mediante la distribución final.

Teorema de Bayes

Sea $\mathbf{y} = \{y_1, y_2, \dots, y_n\}'$ un vector de n observaciones, la aproximación bayesiana se basa en la idea de que el experimentador comienza con algunas creencias previas sobre el sistema bajo estudio y luego actualiza sus creencias a través de la base de datos observados \mathbf{y} . Como se ha dicho antes, con el fin de establecer imposiciones de probabilidad sobre el parámetro θ dado \mathbf{y} , comenzamos con un modelo proporcionando una probabilidad conjunta para θ dado \mathbf{y} . La probabilidad conjunta o función de densidad puede escribirse como un producto de dos densidades, de la distribución a priori $\Pr(\theta)$ y de la distribución de los datos $\Pr(\mathbf{y}|\theta)$:

$$\Pr(\theta, \mathbf{y}) = \Pr(\theta) \Pr(\mathbf{y}|\theta)$$

Simplemente condicionando el valor conocido de los datos \mathbf{y} , usando la propiedad básica de probabilidad condicionada conocida como regla de Bayes, se obtiene la densidad posterior

$$\Pr(\theta|\mathbf{y}) = \frac{\Pr(\theta, \mathbf{y})}{\Pr(\mathbf{y})} = \frac{\Pr(\theta) \Pr(\mathbf{y}|\theta)}{\Pr(\mathbf{y})}$$

donde $\Pr(\mathbf{y}) = \sum_{\theta} \Pr(\theta) \Pr(\mathbf{y}|\theta)$ y la suma es sobre todos los valores posibles de θ (o $\Pr(\mathbf{y}) = \int \Pr(\theta) \Pr(\mathbf{y}|\theta) d\theta$ para el caso continuo). Hay que tener en cuenta que obtenemos una distribución a posteriori para el parámetro, en lugar de una única estimación puntual. Una forma equivalente de escribir la expresión anterior omitiendo el factor $\Pr(\mathbf{y})$ que no depende de θ , con un \mathbf{y} fijo, puede por tanto considerarse una constante, llevando a una densidad a posteriori dada por

$$\Pr(\theta|\mathbf{y}) \propto \Pr(\theta) \Pr(\mathbf{y}|\theta)$$

El término omitido $\Pr(\mathbf{y})^{-1}$ es básicamente una constante de normalización.

Esta expresión forma el núcleo principal de la inferencia Bayesiana: Debemos definir un modelo de probabilidad apropiado $\Pr(\theta, \mathbf{y})$ y desarrollar los cálculos necesarios para resumir $\Pr(\theta|\mathbf{y})$ de manera apropiada. Juntando los términos $\Pr(\mathbf{y}|\theta)$ y $\Pr(\theta)$ mediante el Teorema de Bayes, obtenemos la distribución a posteriori $\Pr(\theta|\mathbf{y})$. Esta es una nueva distribución para los parámetros del modelo, correspondiente a nuestras nuevas creencias que de manera formal combina nuestras creencias iniciales

(representadas por $\Pr(\theta)$) con la información obtenida de los datos a través del modelo $\Pr(\mathbf{y}|\theta)$.

Esta aproximación entra en conflicto con la aproximación frecuentista, que no considera asunciones previas y sólo se centra en el término del modelo $\Pr(\mathbf{y}|\theta)$. En lugar de invertir $\Pr(\mathbf{y}|\theta)$ a través del Teorema de Bayes para obtener una función de los parámetros del modelo (que requieren una distribución a priori), la aproximación frecuentista sólo establece

$$L(\theta|\mathbf{y}) \equiv \Pr(\mathbf{y}|\theta)$$

donde $L(\theta|\mathbf{y})$ es la función de verosimilitud. A diferencia de la distribución a posteriori, la verosimilitud en la estadística clásica no es una distribución de probabilidad sino que refleja las creencias del experimentador, la verosimilitud se refiere a la verosimilitud relativa de los datos observados bajo el modelo, dados los parámetros asociados. Como sabemos, la aproximación clásica, busca identificar el valor (previamente denotado como $\hat{\theta}$) de cada parámetro que maximiza la verosimilitud, y se obtiene una estimación de ese valor. En la aproximación Bayesiana se ve de manera diferente, se asume previamente que los parámetros siguen una distribución de probabilidad. Cabe destacar que el término de verosimilitud ampliamente utilizado para la función de densidad de probabilidad $\Pr(\mathbf{y}|\theta)$ a través del marco Bayesiano sea un poco confuso, ya que es de la misma forma matemáticamente hablando.

ANEXO VII

```
#####
## CÓDIGO EN R DEL MODELO DE ESPACIO DE ESTADOS ##
##### BAYESIANO #####
#####

library("R2jags")
library("foreign")

##### Cargamos la base de datos #####
data<-read.spss("database.sav", to.data.frame=TRUE)
attach(data)

### Código en R del modelo de espacio de estados bayesiano utilizando
R2jags ###

# y: vector de los conteos de animales vistos cada año.
# p,v,o: vectores de las variables climáticas anuales.
# h: vector del número de animales cazados cada año.

sink("bssm.jags")
cat("
  model {
    ### Distribuciones a priori y restricciones previas ###
    # Distribuciones imprecisas a priori para los parámetros beta.
    # Para b0,b2,b3,b4~N(0,1000) ## (Gelman 2006)
    b0 ~ dnorm(0.0,0.001)T(,log(2)) ## b0 nunca excederá el valor de log(2),
    Iijima y Ueno (2016).
    b1 ~ dnorm(0.0,0.25)I(-2,2) ## Excluimos imposibilidades (-2 < b1 < 2),
    b1~N(0,4) Koons et al. (2015), Dennis et al. (2006).
    b2 ~ dnorm(0.0,0.001)
    b3 ~ dnorm(0.0,0.001)
    b4 ~ dnorm(0.0,0.001)
    # Distribución a priori para la varianza del proceso, una Uniforme (0,100)
    # tauPro es 1/varianza.
    sigPro ~ dunif(0,100)
    tauPro <- 1/(sigPro*sigPro)
    # La varianza de las observaciones viene incluida a través del modelo de
    observación de Poisson.
    # El tamaño inicial de la población se asume que es conocido y fijado
```

ANEXOS

```
x[1] <- log(y[1])
N[1] <- exp(x[1])
# Proceso de estado
for (t in 2:T){
# Se calcula el término logarítmico de extracción producido por la caza
e[t-1] <- log(abs(1-h[t-1]/N[t-1]))
# Esperanza de x[t]
Ex[t] <- x[t-1] + e[t-1] + b0 + b1*(x[t-1]+e[t-1]) + b2*p[t-1] + b3*v[t-1]
+ b4*o[t-1]
# Valor obtenido de x [t] con el error del proceso
x[t] ~ dnorm(Ex[t],tauPro)
# Salidas del tamaño poblacional a escala real y transformadas por la
función de ligadura logarítmica para observaciones que siguen una
distribución de Poisson.
N[t] <- exp(x[t])
##### Modelo de espacio de estados (Verosimilitud) #####
# Proceso de observación con distribución de Poisson
y[t] ~ dpois(N[t])
}
# Test para evaluar el problema de la sobredispersión (Zuur et al. 2009)
for(t in 1:T){
yprd[t]~dpois(N[t])
e.obs[t] <- (y[t]-N[t])/sqrt(N[t])
p2.obs[t] <- e.obs[t]*e.obs[t]
e.prd[t] <- (yprd[t]-N[t])/sqrt(N[t])
p2.prd[t] <- e.prd[t]*e.prd[t]
}
SS <-sum(p2.obs[1:T])
SS.prd <- sum(p2.prd[1:T])
# Para calcular el p-valor Bayesiano (Kéry and Schaub 2012)
bayesp<-step(SS.prd-SS)
}
",fill = TRUE)
sink()
```

```
##### Agrupamos los datos para su uso en R2jags #####
jags.data <- list(y = Count, T = length(Count), p = GP, v = GV, o = GO, h =
Hunting)
# Count: vector con los valores de abundancia de los conteos poblacionales
anuales.
# GP,GV,GO: vectores con los valores de las variables climáticas anuales.
```

```
# Hunting: vector con el número de animales cazados cada año.
```

```
##### Valores iniciales de los parámetros #####
jags.inits <- function(){list(b0 = 0, b1 = 0, b2 = 0, b3 = 0, b4 = 0, sigPro =
1)}
```

```
##### Parámetros a estimar #####
jags.parameters<-
c("b0","b1","b2","b3","b4","N","SS","SS.prd","bayesp","sigPro")
```

```
### Ajustes de los valores de restricción de las cadenas MCMC ###
ni <- 1000000
nt <- 50
nb <- 500000
nc <- 3
```

```
##### Método JAGS utilizando R2jags #####
set.seed(runif(1,1,999))
bssm.fit <- jags(jags.data,jags.inits,jags.parameters,"bssm.jags",n.chains =
nc, n.thin = nt,n.iter = ni,n.burnin = nb,working.directory = getwd())
```

```
### Salidas del ajuste del modelo de espacio de estados Bayesiano ###
print(bssm.fit, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
```

```
##### Creamos una función para graficar las abundancias poblacionales
estimadas por el modelo de espacio de estados e intervalos creíbles
Bayesianos #####
```

```
graph.ssm <- function(ssm, d, hunt){
  fitted <- lower <- upper <- numeric()
  n.years <- length(d)
  for (i in 1:n.years){
    fitted[i] <- mean(ssm$BUGSoutput$sims.list$N[,i])
    lower[i] <- quantile(ssm$BUGSoutput$sims.list$N[,i], 0.025)
    upper[i] <- quantile(ssm$BUGSoutput$sims.list$N[,i], 0.975)
  }
  m1 <- min(c(hunt, d, fitted, lower))
  m2 <- max(c(hunt, d, fitted, upper))
  plot(fitted,ylim = c(m1, m2), type="l",xaxt="n",yaxt="n",pch=0,
col="blue", axes=T, ann=T, xlab="Year",
```

ANEXOS

```
      ylab="Population size",
      cex.main=1.5,cex.lab=1.5, lwd=2)
lines(d, type = "p",lty=3, pch=1,col="black", lwd=2.5)
lines(hunt, type = "p",lty=3, pch=19,col="black", lwd=2.5)
lines(lower, type="l", lty=2,pch=0,col="red", lwd=2)
lines(upper, type="l", lty=2,pch=0,col="red", lwd=2)
# Ponemos las etiquetas al eje de las abcisas (2000-2015)
axis(1,at =                               =                               1:17,
labels=c(1999,2000,2001,2002,2003,2004,2005,2006,2007,2008,2009,2010,
2011,2012,2013,2014,2015),cex.axis=1.5)
axis(2,at = seq(300, 2450, by = 200), cex.axis=1.5)
}
```

Ejecutamos la función anterior y dibujamos la gráfica

```
win.graph()
graph.ssm(bssm.fit,Count,Hunting)
```

Evaluamos el ajuste de manera gráfica

```
win.graph()
plot(bssm.fit$BUGSoutput$sims.list$SS,
bssm.fit$BUGSoutput$sims.list$SS.prd, xlab="Discrepancy actual data",
ylab="Discrepancy replicate data", las=1, ylim=c(0,60),xlim=c(0,60),
bty="n")
abline(0,1,col="black",lwd=2)
##### Otra forma de obtener los p-valores Bayesianos
mean(bssm.fit$BUGSoutput$sims.list$SS.prd>bssm.fit$BUGSoutput$sims.
list$SS)
```

ANEXO VIII

```
#####
##### SALIDAS DEL TEST DE SOBREDISPERSIÓN #####
#####
```

```
##### Test de sobredispersión (Zuur et al., 2009) #####
```

Para realizar el test de sobredispersión tenemos que calcular los residuos de Pearson. Una manera simple consiste en tomar los valores de las muestras de las cadenas MCMC y utilizarlas para calcular los residuos de Pearson, aunque es más informativo calcular los residuos de Pearson de cada realización de la cadena MCMC individualmente. Además, podemos generar residuos “predichos” de cada realización de la cadena MCMC obtenida de la simulación de los datos de abundancia a partir de una distribución de Poisson. Estos últimos seguirán una distribución de Poisson que no mostrará sobredispersión.

En ausencia de sobredispersión, la suma de cuadrados seguirá una distribución χ^2 .

Los resultados de SS y SS.prd para algunos de los modelos son:

```
##### Modelo M3 ciervos de LN #####
> print(bssm.fit3, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm3.jags", fit using jags,
3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
n.sims = 30000 iterations saved
      mu.vect sd.vect  2.5%    5%   95%   97.5%  Rhat  n.eff
SS  15.1618  5.5259  6.3095  7.3047 25.2428 27.6459 1.0010 30000
SS.prd 15.0448  5.5356  6.1954  7.2258 25.0237 27.6073 1.0011 19000
```

```
##### Modelo M3 ciervos de SC #####
> print(bssm.fit3, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm3.jags", fit using jags,
3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
n.sims = 30000 iterations saved
      mu.vect sd.vect  2.5%    5%   95%   97.5%  Rhat  n.eff
SS  15.0352  5.4770  6.2916  7.2364 25.0478 27.4808 1.0011 13000
SS.prd 14.9815  5.4631  6.2806  7.2759 24.9023 27.5762 1.0012 9400
```

ANEXOS

```
##### Modelo M4 gamos de LN #####
> print(bssm.fit4, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm4.jags", fit using jags,
 3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
n.sims = 30000 iterations saved
      mu.vect sd.vect  2.5%    5%   95%   97.5%  Rhat  n.eff
SS      15.1895  5.5120  6.4155  7.3842 25.2712 27.7104 1.0010 30000
SS.prd  14.9773  5.4985  6.2404  7.2104 24.9578 27.5283 1.0010 30000
```

```
##### Modelo M5 gamos de SC #####
> print(bssm.fit5, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm5.jags", fit using jags,
 3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
n.sims = 30000 iterations saved
      mu.vect sd.vect  2.5%    5%   95%   97.5%  Rhat  n.eff
SS      16.3555  6.0638  6.8071  7.8235 27.3216 30.0215 1.0010 30000
SS.prd  14.9341  5.4985  6.3039  7.2292 24.8422 27.3471 1.0010 30000
```

```
### Para la comparación, se calculan los percentiles 2.5 y 97.5% de una
distribución  $\chi^2(N)$ .
> qchisq(c(0.025, 0.975), 16)
[1] 6.907664 28.845351
```

Hay que destacar que los percentiles de los valores simulados SS.prd corresponden con los percentiles teóricos. Existen dos maneras de valorar la sobredispersión. La primera es comparar la distribución de SS con la distribución de los valores de SS en ausencia de sobredispersión (SS.prd). La segunda forma es comparar la distribución de SS con la distribución de la $\chi^2(N)$, que deberá proporcionar aproximadamente los mismos valores.

Como podemos observar, para cada caso, las dos distribuciones coinciden, indicando que no existe sobredispersión.

ANEXO IX

```
#####
##### SALIDAS DEL MODELO DE ESPACIO DE ESTADOS #####
##### BAYESIANO #####
#####
```

```
##### CIERVOS DE LUGAR NUEVO #####
```

```
##### Modelo M1 para ciervos de LN #####
```

```
> print(bssm.fit1, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm1.jags", fit using jags,
 3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
n.sims = 30000 iterations saved
```

	mu.vect	sd.vect	2.5%	5%	95%	97.5%	Rhat	n.eff
N[1]	1009.0000	0.0000	1009.0000	1009.0000	1009.0000	1009.0000	1.0000	1
[...]								
N[16]	716.9988	26.7469	665.6140	673.7134	761.6970	770.5394	1.0010	30000
SS	15.1913	5.5516	6.3676	7.3641	25.3232	27.8495	1.0010	30000
SS.prd	15.0568	5.4946	6.2750	7.3231	25.1100	27.7370	1.0010	30000
b0	0.3756	0.1973	0.0233	0.0462	0.6639	0.6786	1.0012	8900
b1	-0.0416	0.0316	-0.0950	-0.0893	0.0108	0.0174	1.0012	9500
bayesp	0.4931	0.5000	0.0000	0.0000	1.0000	1.0000	1.0010	22000
sigPro	0.3212	0.0722	0.2146	0.2269	0.4538	0.4929	1.0010	21000
deviance	146.1483	5.5517	137.3263	138.3301	156.2861	158.7852	1.0010	30000

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 15.4$ and $DIC = 161.6$
 DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

```
##### Modelo M2 para ciervos de LN #####
```

```
> print(bssm.fit2, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm2.jags", fit using jags,
 3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
n.sims = 30000 iterations saved
```

	mu.vect	sd.vect	2.5%	5%	95%	97.5%	Rhat	n.eff
N[1]	1009.0000	0.0000	1009.0000	1009.0000	1009.0000	1009.0000	1.0000	1
[...]								
N[16]	718.4856	26.6687	667.0542	675.0186	762.9491	771.7799	1.0010	30000
SS	15.2367	5.5722	6.3662	7.3479	25.4293	27.8876	1.0010	30000
SS.prd	14.9968	5.4807	6.2525	7.2775	24.9226	27.4694	1.0010	30000
b0	0.3745	0.1984	0.0235	0.0454	0.6657	0.6796	1.0010	30000
b1	-0.0662	0.0389	-0.1376	-0.1273	-0.0023	0.0091	1.0010	28000
b2	0.0009	0.0009	-0.0008	-0.0005	0.0023	0.0026	1.0009	30000
bayesp	0.4849	0.4998	0.0000	0.0000	1.0000	1.0000	1.0010	30000
sigPro	0.3177	0.0741	0.2091	0.2208	0.4539	0.4950	1.0010	30000
deviance	146.1920	5.5715	137.3189	138.3189	156.3473	158.8149	1.0010	30000

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 15.5$ and $DIC = 161.7$
 DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

ANEXOS

Modelo M3 para ciervos de LN

```
> print(bssm.fit3, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm3.jags", fit using jags,
  3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
  n.sims = 30000 iterations saved
```

	mu.vect	sd.vect	2.5%	5%	95%	97.5%	Rhat	n.eff
N[1]	1009.0000	0.0000	1009.0000	1009.0000	1009.0000	1009.0000	1.0000	1
[...]								
N[16]	718.6498	26.6751	667.3546	675.4458	763.0692	772.0349	1.0011	12000
SS	15.1618	5.5259	6.3095	7.3047	25.2428	27.6459	1.0010	30000
SS.prd	15.0448	5.5356	6.1954	7.2258	25.0237	27.6073	1.0011	19000
b0	0.3736	0.1986	0.0218	0.0434	0.6655	0.6797	1.0009	30000
b1	-0.0765	0.0479	-0.1681	-0.1526	0.0031	0.0192	1.0010	30000
b2	0.0009	0.0009	-0.0009	-0.0005	0.0024	0.0027	1.0010	30000
b3	-0.0018	0.0046	-0.0109	-0.0093	0.0055	0.0072	1.0010	30000
bayesp	0.4920	0.4999	0.0000	0.0000	1.0000	1.0000	1.0011	12000
sigPro	0.3319	0.0819	0.2139	0.2266	0.4839	0.5322	1.0010	22000
deviance	146.1129	5.5191	137.2646	138.2694	156.1902	158.5936	1.0010	30000

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 15.2$ and $DIC = 161.3$
 DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

Modelo M4 para ciervos de LN

```
> print(bssm.fit4, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm4.jags", fit using jags,
  3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
  n.sims = 30000 iterations saved
```

	mu.vect	sd.vect	2.5%	5%	95%	97.5%	Rhat	n.eff
N[1]	1009.0000	0.0000	1009.0000	1009.0000	1009.0000	1009.0000	1.0000	1
[...]								
N[16]	719.1662	26.5176	667.6822	675.9207	762.9141	771.5850	1.0010	30000
SS	15.1084	5.5288	6.3017	7.3092	25.2275	27.8064	1.0010	25000
SS.prd	14.9533	5.4554	6.2097	7.2144	24.8133	27.2666	1.0010	30000
b0	0.3706	0.1984	0.0229	0.0454	0.6648	0.6788	1.0017	3200
b1	-0.0277	0.0535	-0.1313	-0.1140	0.0600	0.0788	1.0010	30000
b2	0.0006	0.0009	-0.0012	-0.0009	0.0021	0.0024	1.0010	30000
b4	-0.0011	0.0011	-0.0032	-0.0028	0.0006	0.0010	1.0010	30000
bayesp	0.4914	0.4999	0.0000	0.0000	1.0000	1.0000	1.0011	17000
sigPro	0.3151	0.0766	0.2043	0.2168	0.4584	0.5001	1.0011	12000
deviance	146.0601	5.5216	137.2673	138.2671	156.1771	158.6949	1.0010	30000

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 15.2$ and $DIC = 161.3$
 DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

Modelo M5 para ciervos de LN

```
> print(bssm.fit5, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm5.jags", fit using jags,
  3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
  n.sims = 30000 iterations saved
```

	mu.vect	sd.vect	2.5%	5%	95%	97.5%	Rhat	n.eff
N[1]	1009.0000	0.0000	1009.0000	1009.0000	1009.0000	1009.0000	1.0000	1
[...]								
N[16]	719.1626	26.7415	667.9359	675.8018	763.7209	772.7345	1.0010	23000
SS	15.1733	5.5281	6.3208	7.3271	25.2639	27.7936	1.0011	18000
SS.prd	15.0533	5.4830	6.2937	7.3315	25.1484	27.5440	1.0012	7600
b0	0.3694	0.1992	0.0207	0.0404	0.6651	0.6798	1.0010	30000
b1	-0.0348	0.0647	-0.1600	-0.1385	0.0708	0.0948	1.0010	30000
b2	0.0006	0.0010	-0.0013	-0.0010	0.0021	0.0025	1.0010	30000

```

b3          -0.0012  0.0046  -0.0105  -0.0088   0.0062   0.0080  1.0010  30000
b4          -0.0011  0.0011  -0.0034  -0.0030   0.0008   0.0012  1.0011  14000
bayesp      0.4919  0.4999   0.0000   0.0000   1.0000   1.0000  1.0010  30000
sigPro      0.3329  0.0867   0.2104   0.2229   0.4946   0.5410  1.0010  22000
deviance    146.1226  5.5214  137.2803  138.2834  156.1713  158.6916  1.0011  19000

```

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 15.2$ and $DIC = 161.4$
DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

CIERVOS DE SELLADORES-CONTADERO

Modelo M1 para ciervos de SC

```

> print(bssm.fit1, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm1.jags", fit using jags,
 3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
 n.sims = 30000 iterations saved
      mu.vect sd.vect      2.5%      5%      95%      97.5%  Rhat n.eff
N[1]    941.0000  0.0000  941.0000  941.0000  941.0000  941.0000  1.0000     1
[... ]
N[16]   667.1081 25.6232  617.6670  625.2466  709.3888  718.2896  1.0010 30000
SS      15.2158  5.5811   6.3419   7.3855  25.3821  28.0581  1.0011 17000
SS.prd  14.9999  5.5051   6.2255   7.2387  25.0435  27.4148  1.0010 30000
b0      0.3926  0.1967   0.0250   0.0509   0.6697   0.6813  1.0011 11000
b1     -0.0238  0.0351  -0.0845  -0.0768   0.0360   0.0445  1.0010 29000
bayesp   0.4899  0.4999   0.0000   0.0000   1.0000   1.0000  1.0011 12000
sigPro   0.4167  0.0924   0.2783   0.2937   0.5857   0.6347  1.0011 14000
deviance 143.1029  5.5845  134.2325  135.2729  153.2461  155.9463  1.0010 22000

```

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 15.6$ and $DIC = 158.7$
DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

Modelo M2 para ciervos de SC

```

> print(bssm.fit2, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm2.jags", fit using jags,
 3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
 n.sims = 30000 iterations saved
      mu.vect sd.vect      2.5%      5%      95%      97.5%  Rhat n.eff
N[1]    941.0000  0.0000  941.0000  941.0000  941.0000  941.0000  1.0000     1
[... ]
N[16]   669.9717 25.8277  619.9834  628.0855  712.9916  721.5893  1.0010 30000
SS      15.1200  5.5545   6.2909   7.3205  25.3937  27.8493  1.0010 30000
SS.prd  14.9751  5.4695   6.2423   7.3084  24.9490  27.4446  1.0010 30000
b0      0.3766  0.1983   0.0214   0.0451   0.6652   0.6790  1.0010 30000
b1     -0.0925  0.0450  -0.1780  -0.1645  -0.0187  -0.0044  1.0010 30000
b2      0.0026  0.0011   0.0003   0.0007   0.0044   0.0048  1.0011 16000
bayesp   0.4912  0.4999   0.0000   0.0000   1.0000   1.0000  1.0010 30000
sigPro   0.3547  0.0838   0.2338   0.2467   0.5087   0.5547  1.0010 30000
deviance 143.0012  5.5528  134.1632  135.2064  153.2316  155.7456  1.0010 30000

```

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 15.4$ and $DIC = 158.4$
DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

Modelo M3 para ciervos de SC

```
> print(bssm.fit3, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm3.jags", fit using jags,
  3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
  n.sims = 30000 iterations saved
```

	mu.vect	sd.vect	2.5%	5%	95%	97.5%	Rhat	n.eff
N[1]	941.0000	0.0000	941.0000	941.0000	941.0000	941.0000	1.0000	1
[...]								
N[16]	670.3599	25.7682	620.5164	628.4067	712.8278	721.3863	1.0010	30000
SS	15.0352	5.4770	6.2916	7.2364	25.0478	27.4808	1.0011	13000
SS.prd	14.9815	5.4631	6.2806	7.2759	24.9023	27.5762	1.0012	9400
b0	0.3732	0.2000	0.0216	0.0429	0.6662	0.6794	1.0010	21000
b1	-0.0907	0.0494	-0.1849	-0.1696	-0.0099	0.0075	1.0010	29000
b2	0.0026	0.0012	0.0002	0.0006	0.0045	0.0049	1.0010	30000
b3	0.0004	0.0039	-0.0073	-0.0059	0.0067	0.0081	1.0010	27000
bayesp	0.4967	0.5000	0.0000	0.0000	1.0000	1.0000	1.0013	6300
sigPro	0.3725	0.0901	0.2409	0.2556	0.5405	0.5895	1.0010	30000
deviance	142.9144	5.4734	134.1869	135.1229	152.9343	155.3296	1.0011	17000

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 15.0$ and $DIC = 157.9$
 DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

Modelo M4 para ciervos de SC

```
> print(bssm.fit4, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm4.jags", fit using jags,
  3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
  n.sims = 30000 iterations saved
```

	mu.vect	sd.vect	2.5%	5%	95%	97.5%	Rhat	n.eff
N[1]	941.0000	0.0000	941.0000	941.0000	941.0000	941.0000	1.0000	1
[...]								
N[16]	673.6742	25.7885	624.2427	631.8814	716.4429	724.8381	1.0010	30000
SS	15.0369	5.4838	6.2928	7.2505	25.0796	27.6270	1.0010	26000
SS.prd	14.9722	5.4939	6.2515	7.2085	25.1375	27.5870	1.0010	30000
b0	0.3601	0.1983	0.0205	0.0411	0.6604	0.6767	1.0010	30000
b1	0.0069	0.0521	-0.0931	-0.0774	0.0923	0.1094	1.0009	30000
b2	0.0017	0.0009	-0.0001	0.0002	0.0031	0.0035	1.0010	30000
b4	-0.0027	0.0009	-0.0045	-0.0041	-0.0012	-0.0008	1.0010	30000
bayesp	0.4985	0.5000	0.0000	0.0000	1.0000	1.0000	1.0010	30000
sigPro	0.2636	0.0658	0.1678	0.1785	0.3852	0.4226	1.0009	30000
deviance	142.9166	5.4822	134.1874	135.1374	152.9571	155.4827	1.0010	30000

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 15.0$ and $DIC = 157.9$
 DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

Modelo M5 para ciervos de SC

```
> print(bssm.fit5, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm5.jags", fit using jags,
  3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
  n.sims = 30000 iterations saved
```

	mu.vect	sd.vect	2.5%	5%	95%	97.5%	Rhat	n.eff
N[1]	941.0000	0.0000	941.0000	941.0000	941.0000	941.0000	1.0000	1
[...]								
N[16]	673.5703	25.8575	624.2108	631.9094	716.8960	725.0611	1.0010	23000
SS	15.0230	5.4851	6.2516	7.2839	25.0193	27.5659	1.0011	15000
SS.prd	15.0183	5.4479	6.3222	7.3091	24.9516	27.3344	1.0010	30000

```

b0          0.3612  0.1998  0.0188  0.0373  0.6628  0.6779  1.0010  26000
b1          0.0057  0.0549  -0.1018 -0.0832  0.0949  0.1143  1.0010  30000
b2          0.0017  0.0009  -0.0002  0.0002  0.0032  0.0036  1.0010  30000
b3         -0.0002  0.0030  -0.0060  -0.0050  0.0047  0.0058  1.0010  30000
b4         -0.0027  0.0010  -0.0046  -0.0042  -0.0011  -0.0008  1.0010  30000
bayesp      0.4980  0.5000  0.0000  0.0000  1.0000  1.0000  1.0010  25000
sigPro      0.2792  0.0743  0.1752  0.1863  0.4180  0.4592  1.0010  30000
deviance   142.9004  5.4832  134.1355  135.1685  152.9246  155.4528  1.0010  25000

```

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

```

DIC info (using the rule, pD = var(deviance)/2)
pD = 15.0 and DIC = 157.9
DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).
>

```

GAMOS DE LUGAR NUEVO

Modelo M1 para gamos de LN

```

> print(bssm.fit1, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm1.jags", fit using jags,
  3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
 n.sims = 30000 iterations saved
      mu.vect sd.vect      2.5%      5%      95%      97.5%  Rhat n.eff
N[1]    411.0000  0.0000  411.0000  411.0000  411.0000  411.0000  1.0000    1
[... ]
N[16]   565.7584 23.7761  520.0466  527.3326  605.2678  613.0792  1.0010 22000
SS      15.3789  5.5875   6.4770   7.4872  25.6480  28.1629  1.0010 30000
SS.prd  15.0393  5.4842   6.3628   7.3495  24.9962  27.4954  1.0010 30000
b0      0.5819  0.0950   0.3384   0.3953   0.6859   0.6896  1.0011 11000
b1     -0.0242  0.0193  -0.0711  -0.0611  -0.0018  -0.0009  1.0013  6600
bayesp   0.4842  0.4998   0.0000   0.0000   1.0000   1.0000  1.0010 30000
sigPro   0.5907  0.1388   0.3839   0.4074   0.8490   0.9225  1.0013  6400
deviance 133.8099  5.6022  124.8840  125.8986  144.0950  146.5970  1.0010 30000

```

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

```

DIC info (using the rule, pD = var(deviance)/2)
pD = 15.7 and DIC = 149.5
DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

```

Modelo M2 para gamos de LN

```

> print(bssm.fit2, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm2.jags", fit using jags,
  3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
 n.sims = 30000 iterations saved
      mu.vect sd.vect      2.5%      5%      95%      97.5%  Rhat n.eff
N[1]    411.0000  0.0000  411.0000  411.0000  411.0000  411.0000  1.0000    1
[... ]
N[16]   565.9787 23.6332  520.6009  527.7283  605.5574  613.3426  1.0011 16000
SS      15.2631  5.5693   6.3961   7.3930  25.3725  27.9677  1.0011 17000
SS.prd  14.9933  5.4742   6.2555   7.2578  24.9525  27.4678  1.0011 17000
b0      0.5150  0.1495   0.1274   0.2032   0.6822   0.6878  1.0010 30000
b1     -0.0479  0.0402  -0.1490  -0.1262  -0.0032  -0.0016  1.0010 30000
b2      0.0014  0.0013  -0.0009  -0.0006  0.0037  0.0044  1.0010 30000
bayesp   0.4864  0.4998   0.0000   0.0000   1.0000   1.0000  1.0011 12000
sigPro   0.6348  0.1566   0.4048   0.4312   0.9246   1.0135  1.0010 30000
deviance 133.6792  5.5725  124.8097  125.8045  143.7810  146.3144  1.0010 20000

```

ANEXOS

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 15.5$ and $DIC = 149.2$
DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

Modelo M3 para gamos de LN

```
> print(bssm.fit3, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm3.jags", fit using jags,
 3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
n.sims = 30000 iterations saved

```

	mu.vect	sd.vect	2.5%	5%	95%	97.5%	Rhat	n.eff
N[1]	411.0000	0.0000	411.0000	411.0000	411.0000	411.0000	1.0000	1
[...]								
N[16]	566.2268	23.7071	520.7451	527.9345	605.9350	613.5701	1.0010	30000
SS	15.4233	5.6358	6.4829	7.5144	25.6265	28.3381	1.0010	30000
SS.prd	14.9858	5.4667	6.2755	7.2677	25.0245	27.5304	1.0010	30000
b0	0.4475	0.1803	0.0561	0.0995	0.6755	0.6842	1.0011	13000
b1	-0.0940	0.0583	-0.2241	-0.1988	-0.0123	-0.0064	1.0010	30000
b2	-0.0003	0.0013	-0.0028	-0.0024	0.0019	0.0025	1.0010	30000
b3	-0.0168	0.0061	-0.0295	-0.0270	-0.0073	-0.0054	1.0010	30000
bayesp	0.4787	0.4996	0.0000	0.0000	1.0000	1.0000	1.0010	30000
sigPro	0.4999	0.1277	0.3133	0.3329	0.7367	0.8038	1.0011	14000
deviance	133.8415	5.6437	124.9008	125.9152	144.0759	146.7669	1.0010	30000

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 15.9$ and $DIC = 149.8$
DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

Modelo M4 para gamos de LN

```
> print(bssm.fit4, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm4.jags", fit using jags,
 3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
n.sims = 30000 iterations saved

```

	mu.vect	sd.vect	2.5%	5%	95%	97.5%	Rhat	n.eff
N[1]	411.0000	0.0000	411.0000	411.0000	411.0000	411.0000	1.0000	1
[...]								
N[16]	565.7770	23.7953	520.1736	527.0746	605.5983	613.2145	1.0010	30000
SS	15.1895	5.5120	6.4155	7.3842	25.2712	27.7104	1.0010	30000
SS.prd	14.9773	5.4985	6.2404	7.2104	24.9578	27.5283	1.0010	30000
b0	0.4815	0.1712	0.0722	0.1278	0.6797	0.6863	1.0010	30000
b1	-0.0740	0.0677	-0.2497	-0.2047	-0.0045	-0.0022	1.0010	30000
b2	0.0014	0.0016	-0.0013	-0.0009	0.0042	0.0049	1.0010	30000
b4	0.0010	0.0017	-0.0020	-0.0016	0.0040	0.0049	1.0010	21000
bayesp	0.4903	0.4999	0.0000	0.0000	1.0000	1.0000	1.0010	30000
sigPro	0.6823	0.1781	0.4279	0.4545	1.0138	1.1229	1.0010	30000
deviance	133.6020	5.5134	124.8134	125.7798	143.7279	146.1414	1.0010	30000

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 15.2$ and $DIC = 148.8$
DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

Modelo M5 para gamos de LN

```
> print(bssm.fit5, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm5.jags", fit using jags,
 3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
n.sims = 30000 iterations saved
```

	mu.vect	sd.vect	2.5%	5%	95%	97.5%	Rhat	n.eff
N[1]	411.0000	0.0000	411.0000	411.0000	411.0000	411.0000	1.0000	1
[...]								
N[16]	566.4508	23.8166	520.4848	528.1143	606.1230	614.1138	1.0010	30000
SS	15.4067	5.6220	6.4952	7.4942	25.6036	28.2544	1.0010	30000
SS.prd	14.9484	5.4312	6.2320	7.2324	24.9428	27.3871	1.0012	8200
b0	0.4655	0.1763	0.0600	0.1112	0.6792	0.6861	1.0010	30000
b1	-0.0874	0.0701	-0.2584	-0.2217	-0.0067	-0.0032	1.0010	30000
b2	-0.0003	0.0014	-0.0029	-0.0025	0.0020	0.0026	1.0012	6700
b3	-0.0176	0.0063	-0.0310	-0.0283	-0.0078	-0.0056	1.0010	29000
b4	-0.0005	0.0015	-0.0032	-0.0028	0.0021	0.0028	1.0010	30000
bayesp	0.4792	0.4996	0.0000	0.0000	1.0000	1.0000	1.0011	11000
sigPro	0.5118	0.1411	0.3113	0.3328	0.7728	0.8561	1.0011	15000
deviance	133.8150	5.6238	124.8926	125.8871	144.0163	146.6622	1.0010	29000

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)

$pD = 15.8$ and $DIC = 149.6$

DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

GAMOS DE SELLADORES-CONTADERO

Modelo M1 para gamos de SC

```
> print(bssm.fit1, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm1.jags", fit using jags,
  3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
 n.sims = 30000 iterations saved
```

	mu.vect	sd.vect	2.5%	5%	95%	97.5%	Rhat	n.eff
N[1]	29.0000	0.0000	29.0000	29.0000	29.0000	29.0000	1.0000	1
[...]								
N[16]	239.2607	15.4378	210.2015	214.5296	265.2655	270.3059	1.0010	30000
SS	17.2907	6.3526	7.2821	8.4171	28.9433	31.8978	1.0013	5600
SS.prd	14.9940	5.5043	6.3447	7.2695	25.0833	27.6221	1.0010	30000
b0	0.4795	0.1725	0.0712	0.1238	0.6797	0.6866	1.0010	30000
b1	0.0500	0.0943	-0.1264	-0.0970	0.2108	0.2484	1.0010	30000
bayesp	0.3905	0.4879	0.0000	0.0000	1.0000	1.0000	1.0010	30000
sigPro	1.0281	0.2675	0.6354	0.6769	1.5183	1.6685	1.0013	6600
deviance	106.0759	5.9514	96.5025	97.6049	116.8941	119.5481	1.0013	6000

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)

$pD = 17.7$ and $DIC = 123.8$

DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

Modelo M2 para gamos de SC

```
> print(bssm.fit2, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm2.jags", fit using jags,
  3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
 n.sims = 30000 iterations saved
```

	mu.vect	sd.vect	2.5%	5%	95%	97.5%	Rhat	n.eff
N[1]	29.0000	0.0000	29.0000	29.0000	29.0000	29.0000	1.0000	1
[...]								
N[16]	240.1871	15.5281	210.7998	215.2837	266.2743	271.8083	1.0010	30000
SS	16.7147	6.2325	6.8862	8.0050	28.0595	31.0490	1.0010	30000
SS.prd	14.9473	5.5162	6.1457	7.1714	25.0504	27.5982	1.0010	30000
b0	0.4478	0.1840	0.0457	0.0899	0.6770	0.6851	1.0010	30000

ANEXOS

```
b1      -0.2154  0.1347  -0.4851  -0.4355  0.0018  0.0478  1.0010  30000
b2      0.0057  0.0024  0.0012  0.0020  0.0097  0.0106  1.0010  30000
bayesp  0.4153  0.4928  0.0000  0.0000  1.0000  1.0000  1.0010  30000
sigPro  0.8661  0.2297  0.5257  0.5643  1.2893  1.4172  1.0010  30000
deviance 105.5685  5.8754  96.1507  97.2118  116.2108  118.8723  1.0010  30000
```

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size,
and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 17.3$ and $DIC = 122.8$
DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

Modelo M3 para gamos de SC

```
> print(bssm.fit3, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm3.jags", fit using jags,
 3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
 n.sims = 30000 iterations saved
      mu.vect sd.vect   2.5%     5%     95%    97.5%  Rhat n.eff
N[1]   29.0000  0.0000  29.0000  29.0000  29.0000  29.0000  1.0000    1
[... ]
N[16]  239.7508 15.4240 210.4776 214.8324 265.5498 270.9465  1.0010 30000
SS     16.3870  6.0619  6.7807  7.9104 27.5480 30.2273  1.0010 27000
SS.prd 15.0207  5.5031  6.1854  7.2713 25.0511 27.5776  1.0010 30000
b0     0.4162  0.1921  0.0324  0.0656  0.6728  0.6829  1.0010 21000
b1     -0.2024  0.1293  -0.4628  -0.4152  0.0074  0.0544  1.0010 30000
b2     0.0041  0.0025  -0.0008  0.0001  0.0083  0.0093  1.0010 30000
b3     -0.0120  0.0084  -0.0291  -0.0257  0.0015  0.0046  1.0011 11000
bayesp  0.4362  0.4959  0.0000  0.0000  1.0000  1.0000  1.0009 30000
sigPro  0.8232  0.2307  0.4852  0.5230  1.2467  1.3789  1.0010 25000
deviance 105.3378  5.7819  96.0503  97.1601 115.9419 118.4425  1.0010 26000
```

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size,
and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 16.7$ and $DIC = 122.1$
DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

Modelo M4 para gamos de SC

```
> print(bssm.fit4, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm4.jags", fit using jags,
 3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
 n.sims = 30000 iterations saved
      mu.vect sd.vect   2.5%     5%     95%    97.5%  Rhat n.eff
N[1]   29.0000  0.0000  29.0000  29.0000  29.0000  29.0000  1.0000    1
[... ]
N[16]  239.9231 15.4058 210.5983 215.1513 266.1115 271.2866  1.0010 30000
SS     16.4196  6.1621  6.6684  7.7804 27.7085 30.6484  1.0010 30000
SS.prd 14.9416  5.4726  6.2885  7.2328 24.9787 27.3583  1.0010 30000
b0     0.4352  0.1887  0.0399  0.0770  0.6757  0.6844  1.0010 30000
b1     -0.2426  0.1704  -0.5874  -0.5251  0.0311  0.0933  1.0010 30000
b2     0.0057  0.0025  0.0009  0.0018  0.0099  0.0108  1.0010 30000
b4     0.0007  0.0025  -0.0042  -0.0033  0.0048  0.0057  1.0010 30000
bayesp  0.4296  0.4950  0.0000  0.0000  1.0000  1.0000  1.0010 30000
sigPro  0.9246  0.2530  0.5567  0.5965  1.3933  1.5317  1.0012  8400
deviance 105.3330  5.8417  95.9414  97.0294 115.9990 118.5761  1.0010 30000
```

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size,
and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)
 $pD = 17.1$ and $DIC = 122.4$
DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

Modelo M5 para gamos de SC

```

> print(bssm.fit5, digits=4, intervals=c(0.025, 0.05, 0.95, 0.975))
Inference for Bugs model at "bssm5.jags", fit using jags,
  3 chains, each with 1e+06 iterations (first 5e+05 discarded), n.thin = 50
  n.sims = 30000 iterations saved

```

	mu.vect	sd.vect	2.5%	5%	95%	97.5%	Rhat	n.eff
N[1]	29.0000	0.0000	29.0000	29.0000	29.0000	29.0000	1.0000	1
[...]								
N[16]	239.9085	15.4724	210.7048	215.2523	266.1787	271.6214	1.0012	7700
SS	16.3555	6.0638	6.8071	7.8235	27.3216	30.0215	1.0010	30000
SS.prd	14.9341	5.4985	6.3039	7.2292	24.8422	27.3471	1.0010	30000
b0	0.4145	0.1938	0.0300	0.0616	0.6737	0.6833	1.0010	30000
b1	-0.1737	0.1697	-0.5191	-0.4536	0.0970	0.1578	1.0010	30000
b2	0.0041	0.0027	-0.0011	-0.0002	0.0085	0.0095	1.0010	30000
b3	-0.0131	0.0096	-0.0324	-0.0287	0.0024	0.0059	1.0010	30000
b4	-0.0007	0.0026	-0.0059	-0.0049	0.0035	0.0045	1.0010	30000
bayesp	0.4318	0.4953	0.0000	0.0000	1.0000	1.0000	1.0010	30000
sigPro	0.8727	0.2586	0.5032	0.5441	1.3493	1.4958	1.0010	30000
deviance	105.2657	5.7570	96.0527	97.0730	115.6302	118.1948	1.0010	30000

For each parameter, n.eff is a crude measure of effective sample size, and Rhat is the potential scale reduction factor (at convergence, Rhat=1).

DIC info (using the rule, $pD = \text{var}(\text{deviance})/2$)

$pD = 16.6$ and $DIC = 121.8$

DIC is an estimate of expected predictive error (lower deviance is better).

ANEXOS

ANEXO X

28th International Workshop on Statistical Modelling #####
#####

ANEXOS

**Proceedings of the
28th International
Workshop
on Statistical Modelling**

**July 8 – 12, 2013
Palermo, Italy**

**Vito M.R. Muggeo, Vincenza Capursi
Giovanni Boscaino, Gianfranco Lovison
(editors)**

Proceedings of the 28th International Workshop on Statistical Modelling,
Palermo, July 8–12, 2013,
Vito Muggeo, Vincenza Capursi, Giovanni Boscaino, Gianfranco Lovison,
(editors),
Palermo, 2013.

Editors:

Vito M.R. Muggeo, vito.muggeo@unipa.it

Vincenza Capursi, vincenza.capursi@unipa.it

Giovanni Boscaino, giovanni.boscaino@unipa.it

Gianfranco Lovison, gianfranco.lovison@unipa.it

Dipartimento di Scienze Statistiche e Matematiche, 'Vianelli'
viale delle Scienze, edificio 13
Università di Palermo
90128 Palermo, Italy

Statistical Models to Density-dependence Detection in Mediterranean Deer Populations

Antonio J. López-Montoya^{1,2}, Concepción Azorit¹, Irene
García-Garrido², Ramón Gutiérrez³, Javier Moro³

¹ Dep. Animal and Vegetal Biology and Ecology, University of Jaén, Spain,

² Dep. of Statistics and Operations Research, University of Granada, Spain,

³ Autonome Organism of National Parks, Ministry of the Environment and Rural
and Marine Affairs, Spain

E-mail for correspondence: ajlm@correo.ugr.es

Abstract: The detection of density dependent as an intrinsic factor influencing dynamic deer populations is an interesting focus in ecological research and a very useful information for a wiser management herd. In this work several statistical models such as linear models, Ricker and Gompertz models, and an autoregressive state-space model (SSM) have been tested in order to detect direct Density-Dependence (DD) in red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) populations of Southern Spain. We use hunting data temporal series as population abundance estimates. We found that the Gompertz model and the SSM lead us to parallel conclusions that prove direct DD in our populations. Monitoring red deer in two separate populations, but in the same climatic and Mediterranean environment, allow us a better assessment of the effect of DD in contrast to extrinsic factor such as hunting pressure.

Keywords: Density-dependence; Gompertz model; Kalman filter; Population growth rate; State-space model.

1 Introduction

In this work, we investigated the effect of intrinsic factor (DD) on population growth rate fluctuation of free-living red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) from two separated reserves of Southern Spain. Using hunting data temporal series from 2001 to 2011 we explore for the first time in these red deer populations direct DD through lineal mathematical models and autoregressive SSM.

We have a database with the annual hunting extractions from years 2001 to 2011, and taking advantage of this data, we decided to use the hunting extractions as an abundance index based on studies of Simard et al. (2012), to detect the existence of DD in our reserves.

We expect a consistent DD because a strong overabundance causing chronic browsing and summer-autumn deer mortality on the study area before 1997.

2 Statistical Models

Our goal is to detect if abundance affects the population growth rate and the population fluctuations. We assume that the discrete growth rate is defined of the form:

$$r_t = \log \left(\frac{H_t}{H_{t-1}} \right)$$

where r_t is the realized per capita rate, H_t is the hunting size (abundance index) at the year t and H_{t-1} is the hunting size at the year $t - 1$.

The first model used to estimate direct DD is a simple linear model, direct DD is defined by the slope of the regression coefficient β_1 of the regression line between the natural logarithm of hunting size at the year t , and the natural logarithm of hunting size at the year $t - 1$, this model is given by:

$$\log(H_t) = \beta_0 + \beta_1 \log(H_{t-1}) + \varepsilon_t \quad (1)$$

where the residuals ε_t are assumed to be Gaussian and uncorrelated. If we have a negative slope of β_1 , this indicate direct DD. Turchin (2003) suggests that facing H_t against H_{t-1} , can mask the presence of direct DD and that to avoid this, it is more convenient to deal with r_t against H_{t-1} .

Two of the easier and more popular models in which we test direct DD by r_t against H_{t-1} are the stochastic Ricker and Gompertz models. The Ricker model assumes an exponential DD and takes the form:

$$H_t = H_{t-1} \exp(a + bH_{t-1} + \varepsilon_t) \quad (2)$$

likewise, the Gompertz model is written as:

$$H_t = H_{t-1} \exp(a + b \log(H_{t-1}) + \varepsilon_t). \quad (3)$$

In both models, the residuals ε_t are assumed to be Gaussian and uncorrelated, we say that direct DD exists if the value of b is negative and significantly different from zero. In Turchin (2003), we have further description of these models.

Another model to test direct DD is the autoregressive SSM, we will use the Kalman filter to apply the likelihood function and restricted likelihood function of Dennis et al. (2006) and adjust the stochastic Gompertz population growth as a SSM:

$$\begin{aligned} \log(H_t) &= a + c \log(H_{t-1}) + E_t \\ \log(Y_t) &= \log(H_t) + F_t \end{aligned} \quad (4)$$

in this case, H_t is supposedly the true population size, Y_t is the observed population size, $E_t \sim \mathcal{N}(0, \sigma^2)$ and $F_t \sim \mathcal{N}(0, \tau^2)$ are the error terms with variance σ^2 and sampling variance τ^2 . When $c = 1$, the process is density independent and on the log scale is a Gaussian random walk with drift given by a . When $|c| < 1$, the model has a stationary distribution and smaller values of c imply greater DD (see Staples et al.(2004),(2005); Dennis et al.(2006); Seavy et al.(2009)).

3 Results

In the next two tables we can see the values of the fitted models to our data to prove the existence of direct DD. The fitted models are the Ricker model, the Gompertz model and the autoregressive SSM.

TABLE 1. Density dependence test for the red deer population between the years 2001-2011. From left to right: reserve, type of model (Ricker or Gompertz), slope (b), probability value, coefficient of determination (R^2) and Shapiro-Wilk test.

Reserve	Model	b	$p - value$	R^2	$S - Wtest$
R1	Ricker	-0.0018	0.1352	0.2303	0.8507
	Gompertz	-0.7102	0.0532	0.3547	0.1532
R2	Ricker	-0.0017	0.1163	0.2512	0.0738
	Gompertz	-0.5428	0.1023	0.2688	0.0335

TABLE 2. Maximum likelihood (ML) and restricted maximum likelihood (REML) parameters estimates in the Gompertz SSM. From left to right: reserve, method, intercept (a), regression coefficient (c) of the Gompertz model on the logarithmic scale, variance of real population densities time-series (σ^2), variance of the observation error (τ^2) and Akaike information criterion (AIC).

Reserve	Method	a	c	σ^2	τ^2	AIC
R1	ML	0.3738	0.9355	0.0179	0.1276	18.0155
	REML	0.3363	0.9419	0.0197	0.1403	20.4560
R2	ML	0.3888	0.9344	0.0687	0.4889	32.7929
	REML	0.3248	0.9452	0.0756	0.5378	33.8900

The results of the direct DD test are reported in Table 1 for the two reserves in study. In the R1 reserve, the Gompertz model accounted for direct DD better than the Ricker model, with a higher value of b that was significantly different from zero at the 95% level. In the R2 reserve, both Gompertz and

Ricker models had a p-value higher than 95% level. For both models, the R^2 values were always low but we admit Gompertz and Ricker models. The Shapiro-Wilk test was significant for all cases (except Gompertz model in R2 reserve), suggesting a Gaussian distribution of residuals.

From Table 2, we can see that according to AIC the ML method is better than the REML one. According to the values of the parameter c , we conclude that, in both cases there exist direct DD.

Due to the analysis performed by previous models, we can conclude the presence of direct DD in the two reserves. Monitoring red deer in two separate populations but in a same climatic and Mediterranean environment allow us a better assessment of the effect of DD in contrast to extrinsic factor such as hunting pressure.

Acknowledgments: This study was approved by the Bioethical Committee of University of Jaén and supported by Ministry of Agriculture, Food and Environment (National Parks, Spain), the projects P07-RNM-03087 and CGL-2011-23919 and by the European Fund for Regional, Development (FEDER).

References

- Dennis, B., Ponciano, J.M., Lele, S.R., Taper, M.L. and Staples, D.F. (2006). Estimating density dependence, process noise, and observation error. *Ecological Monographs*, **76**, 323–341.
- Seavy N.E. and Reynolds, M.H. (2009). Seabird nest counts: a test of monitoring metrics using Red-tailed Tropicbirds. *Journal of Field Ornithology*, **80**, 297–302.
- Simard, M.A., Côté, S.D., Gingras, A. and Coulson, T. (2012). Test of density dependence using indices of relative abundance in a deer population. *Oikos*, **121**, 1351–1363.
- Staples, D.F., Taper, M. L. and Dennis, B. (2004). Estimating population trend and process variation for PVA in the presence of sampling error. *Ecology*, **85**, 923–929.
- Staples, D.F., Taper, M. L. and Shepard, B.B. (2005). Risk-based viable population monitoring. *Conservation Biology*, **19**, 1908–1916.
- Turchin, P. (2003). *Complex population dynamics*. Princeton Univ. Press.

ANEXO XI

Ecological Research #####
#####

ANEXOS

Drivers of population growth variations for two Mediterranean sympatric Deer

**Antonio J. López-Montoya, Javier Moro
& Concepción Azorit**

Ecological Research

ISSN 0912-3814

Volume 32

Number 5

Ecol Res (2017) 32:703-712

DOI 10.1007/s11284-017-1486-8



Your article is protected by copyright and all rights are held exclusively by The Ecological Society of Japan. This e-offprint is for personal use only and shall not be self-archived in electronic repositories. If you wish to self-archive your article, please use the accepted manuscript version for posting on your own website. You may further deposit the accepted manuscript version in any repository, provided it is only made publicly available 12 months after official publication or later and provided acknowledgement is given to the original source of publication and a link is inserted to the published article on Springer's website. The link must be accompanied by the following text: "The final publication is available at link.springer.com".

Antonio J. López-Montoya · Javier Moro ·
Concepción Azorit

Drivers of population growth variations for two Mediterranean sympatric Deer

Received: 3 May 2017 / Accepted: 14 July 2017 / Published online: 29 July 2017
© The Ecological Society of Japan 2017

Abstract Detecting density-dependence (DD) in population fluctuations is essential for population control, herd management and harvest programs. However, little information has been obtained for deer in Mediterranean ecosystems. We assess the effects of density, climate and harvesting on population growth fluctuations of two sympatric red (*Cervus elaphus hispanicus*) and fallow deer (*Dama dama*), in two hunting reserves located in a protected area of south-east Spain. We use time series analysis of 16 consecutive years of abundance estimates and hunting extractions. We hypothesized a negative influence of density, deer hunting and drought on population growth rates. Through an integrative Bayesian state-space modeling making possible a unified population analysis we have been able to not only estimate the effects of DD, climate and harvest extractions but also to evaluate their relative impacts on deer population in each location. We found deer populations exhibiting a very strong potential to grow from low density. We detected DD having a stronger effect than hunting and climatic factors, especially for overabundant deer populations close to their carrying capacity. Density-dependent mechanisms compensate harvest extractions, reducing hunting effectiveness. Severe summer drought conditions had negative effects on growth rates and eventually led to delayed autumn deer deaths. The weather effect is more important the more abundant the deer are. In a climate change context, in Mediterranean environments the importance of weather factors could become much greater if both ungulates' densities

and aridity increase. Population size control here could modulate the negative effects of climatic constraints on deer and ecosystems conservation.

Keywords Deer population dynamics · Density-dependence detection · Climatic constraints · Management culls · Mediterranean ecosystems conservation

Introduction

The increases of herbivore pressure associated with high density occur on a global scale, having strong impacts on natural ecosystems and inflicting economic losses on forestry and agriculture (Côté et al. 2004; Nugent et al. 2011). In the absence of natural predators hunting becomes the main tool of wildlife managers in deer population control, and the mortality caused by intensive hunting can be the dominant demographic factor affecting deer populations (Solberg et al. 1999; Bender et al. 2004). However hunting is not always efficient in reducing population size (Putman et al. 2005; Nugent et al. 2011; Simard et al. 2013). Many studies have shown that density-dependence, which works as a self-regulatory mechanism, affects recruitment rates and population growth in large mammals (Clutton-Brock et al. 1987; McCullough 1999; Bonenfant et al. 2009). In density-dependent populations, mortality decreases or births increase as population density decreases and vice versa. Moreover, population variations may also be the results of fluctuations in the environment from one time step to the next (Berryman and Turchin 2001). Many environmental stress sources including climatic ones are called density-independent factors, as they affect population growth irrespective of the density. The complexity of interactions between density-dependence and climate (Coulson et al. 2001; Hixon et al. 2002) as well as the wildlife managers' impact on population through hunting extractions make the distinction difficult between intrinsic and extrinsic factors affecting the population.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s11284-017-1486-8) contains supplementary material, which is available to authorized users.

A. J. López-Montoya · C. Azorit (✉)
Department of Animal and Vegetal Biology and Ecology,
University of Jaén, 23071 Jaén, Spain
E-mail: cazorit@ujaen.es

J. Moro
Autonomic Organism of National Parks, Ministry of the Environment and Rural and Marine Affairs, Madrid, Spain

The utility of incorporating elasticity analyses into state-space population models, and the need to include climatic processes in planning and wildlife management policies have been highlighted (Koons et al. 2015). However, probably because of the complexity of detecting density-dependent processes, harvest management according to logistic theory is rare for ungulates and upland game (Guthery and Shaw 2013). Few empirical studies have quantified density effects on population growth rates while considering hunting pressure and climatic effects (i.e. Patterson and Power 2002), and very little information has been obtained for deer in Mediterranean ecosystems (Focardi et al. 2002; Rodríguez-Hidalgo et al. 2010; Imperio et al. 2011) where the hardest season is the hot dry summer instead of the cold winter of northern environments (Aanes et al. 2000; Simard et al. 2012).

In the European Mediterranean biogeographical region, and specifically the Eastern part of the Sierra Morena mountains in Southern Spain, there is an important ecosystem housing stable populations of several emblematic protected species coinciding with important game populations. In this area, a *Special Area of Conservation* of the Natura 2000 network, hunting is an old tradition and today is the main economic activity above agriculture and stockbreeding. Here there is an example of overabundant hunting populations in part because the hunting management model from the 1970's on has been characterized by the use of game fences to surround estate perimeters, supplementary feeding and high population densities. In the case of the red deer (*Cervus elaphus hispanicus*), the most abundant game, an average of over 9000 deer have been hunted annually in this area of around 2000 km², reaching even higher hunting levels in years of strong drought, with populations probably above carrying capacity (Azorit 2005). Fallow deer (*Dama dama*) density has increased considerably since the 1950's, when they were introduced into some game reserves from which they have been spreading. With a residual population of wolves (Muñoz-Cobo et al. 2000) hunting becomes the main tool of wildlife managers for the control of ungulate populations in an overabundant situation in ecologically valuable protected areas. In this context evaluating the relative importance of all ecological drivers responsible for free-living deer population fluctuations is challenging not only for management but for conservationists as well.

This manuscript reports for the first time an original analysis of yearly variations in population size and assesses the effects of density, climate and harvesting on population growth fluctuations of two deer species living in sympatry in Mediterranean ecosystems, red (*Cervus elaphus hispanicus*) and fallow (*Dama dama*) deer. We use a time series analysis of 16 consecutive years of estimates of abundance and hunting extraction records in two enclosed hunting official reserves located separately in the Sierra Morena Mountains of Jaén, south-

east Spain. We explored direct density-dependence (DD) on annual population growth using a version of the Bayesian state-space model (Koons et al. 2015). Bayesian state-space modeling makes possible a unified population analysis including the latent process of population dynamics and the observation process (Iijima and Ueno 2016). Since these models allow us to consider the hunting process implicitly, a more reliable detection of DD can be obtained.

We hypothesized a negative influence of density, deer hunting and drought on population growth rates. Because the red deer populations in this area have been recorded in an overabundant situation, close to or even above their ecological carrying capacity over the last decades (Azorit 2005), we expect the detection of density dependence in both reserves. Meanwhile, for the fallow deer we do not expect DD detection in SC because this species is only just present since the late eighties in this reserve and with a low density. Studying sympatric red and fallow deer in two separate populations allows us a better assessment of the effects of density and hunting pressure in the same climatic regime. Due to a higher aridity in summer we expected the strong effects of climatic conditions to modulate the DD strength similarly to those reported in northern populations (Aanes et al. 2000). But the negative effect of climatic constraints is expected to occur at the end of summer because of the lack of rainfall rather than in winter due to snow as in northern environments. Our findings may provide new and useful information for the management of deer populations in semiarid Mediterranean environments facing climate change.

Materials and methods

Study Area

The study was conducted in Lugar Nuevo (LN) and Selladores-Contadero (SC), two enclosed official estates of 100 km² each. They are located separately in the Sierra de Andújar Natural Park in the Sierra Morena Mountains of Jaén, south-east Spain (38°9'N; 4°3'W and 38°23'N; 3°47'W respectively, Fig. 1). These protected areas host emblematic endangered species such as the Iberian lynx (*Lynx pardina*). At the same time they have been important traditional game reserves, hunting being the main economic resource in this area. Red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) is the most abundant and important game in both reserves. Fallow deer (*Dama dama*) density has increased since the nineteen-fifties in LN, and since the late eighties in SC. At the same time the game ungulate species living in this area include wild boar (*Sus scrofa*), mouflon (*Ovis aries musimon*) and Iberian ibex (*Capra pyrenaica*). The presence of predators such as the wolf (*Canis lupus signatus*) is increasingly scarce in these areas (Muñoz-Cobo et al. 2000).

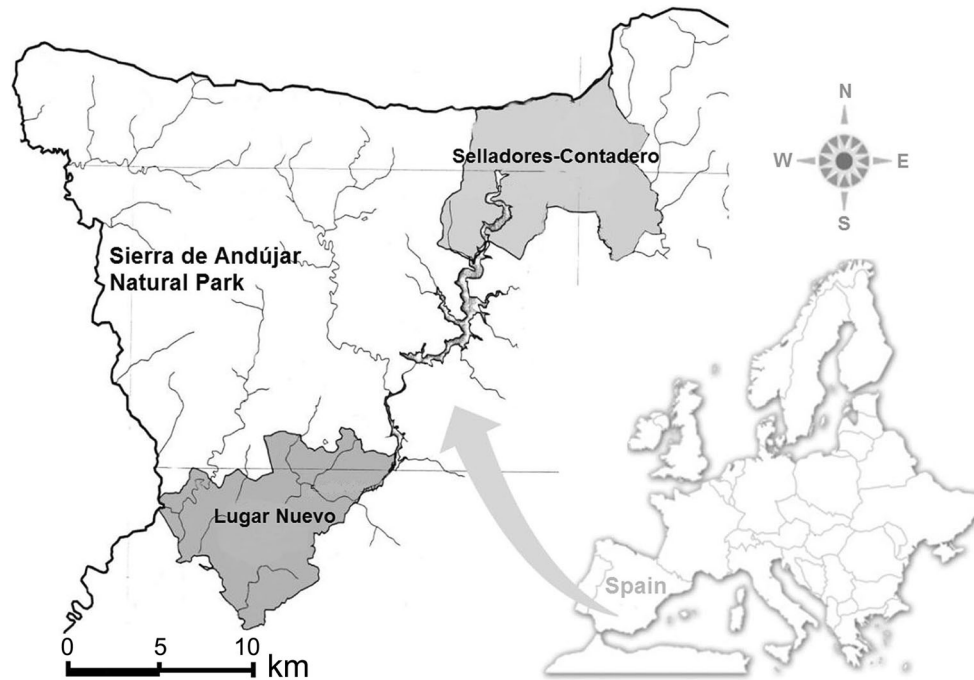


Fig. 1 Study area in Lugar Nuevo (LN) and Selladores-Contadero (SC), two enclosed official estates of 100 km² each. They are located separately in the Sierra de Andújar Natural Park in the Sierra Morena Mountains of Jaén, south-east Spain (38°9'N; 4°3'W and 38°23'N; 3°47'W, respectively)

Deer abundance estimates and hunting variables

A programme of regular management culls has been carried out in these estates since 1997 in order to reduce the deer densities and overabundance problems. Stalking has been the most used method of selective harvesting, focusing the cull management on hinds, calves and the poorly-antlered males in both species. A greater hunting effort was implemented for fallow deer, aiming at a significant population reduction of this species. Simultaneously, a standardized system was established to monitor changes in population size using direct counts through linear transects to be later analyzed through distance-sampling methods (Buckland et al. 2004). The survey design was established in order to achieve sufficient replicate lines and ensure that variations in encounter rates could be adequately estimated. Covering as many types of habitats as possible, sampling in a similar proportion, observations were made through lineal transects of 20 kilometres, using 5 forest tracks in LN and 4 in SC. Every year, during 3 consecutive days, 15 lineal transects in LN (300 km of road) and 12 transects in SC (240 km of road) were surveyed before the hunting season (in late September-early October). Transects were surveyed, by two experienced observers using four-wheel drive vehicles in the same way, under the same conditions every year. The total number of deer seen per year from 1999 to 2014 was recorded as an index of abundance to be used in a Bayesian state-space model together with the results of the harvest recorded as deer hunted per year.

Climatic variables

The study area is characterised by a Mediterranean-type macroclimate with irregular distribution of rainfall throughout the year, reaching the highest rates in spring and autumn–winter, and an almost total lack of rain with high temperatures during summer. Local weather measurements such as data on monthly precipitation and temperature were taken from local weather stations (located in the reserves themselves) and provided by the State Meteorological Agency (AEMET). From these data we estimate the Gausson Index (GI) for spring (March–May), summer (June–August) and autumn (September–November) as the total amount of precipitation (in mm) minus twice the mean temperature (in °C) (Dajoz 2006). The Gausson Index is a measure of the water available for vegetation, and can therefore be used as a proxy for resource availability (Imperio et al. 2011). Since it integrates temperature and rainfall it can also give us information about environmental constraints regarding corporal thermoregulation (Van Moorter et al. 2009). After checking climatic factors (see Fig. 2), weather indices of the previous years were used to test their effects on population growth rates.

Bayesian state-space model for population dynamics

The discrete population growth rate is usually defined as: $r_t = \log(N_t/N_{t-1})$ where r_t is the per capita rate of change realized between times $t - 1$ and t . One model

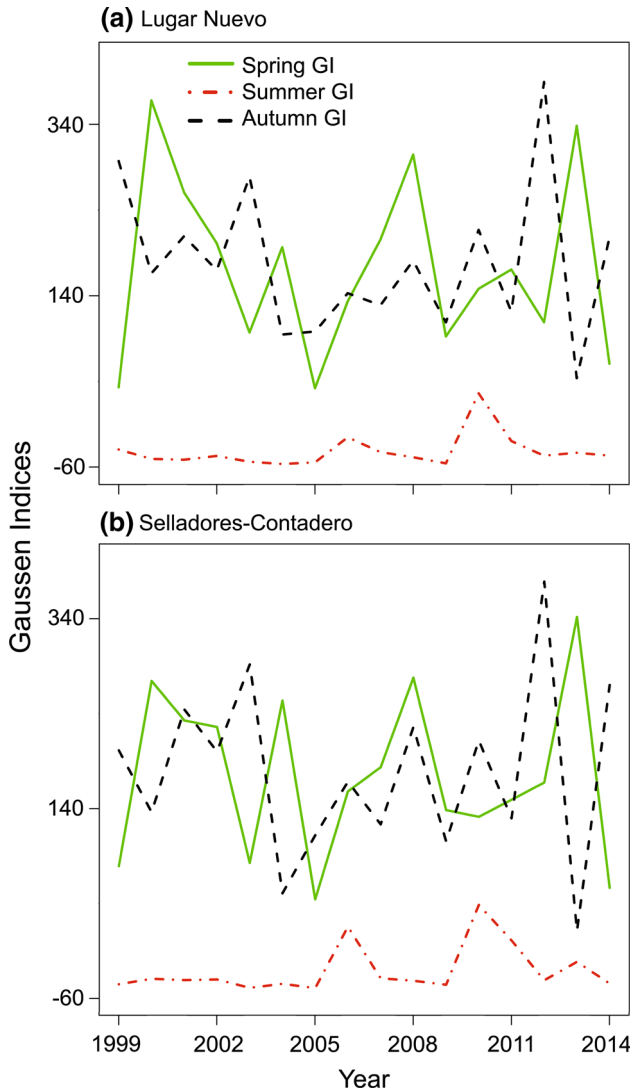


Fig. 2 Time series of the Gausson indices through 16 consecutive years in two reserves, **a** Lugar Nuevo (LN) and **b** Selladores-Contadero (SC)

used to detect DD is the stochastic Gompertz model, defined as:

$$N_t = N_{t-1} \exp(a + b \log N_{t-1} + \varepsilon_t)$$

where the residuals ε_t are taken as Gaussian and uncorrelated. We used this model to test for the presence of DD (a negative slope b and one significantly different from zero indicate direct DD; Turchin 2003). Following the framework of the state-space model (Dennis et al. 2006), the Gompertz model becomes linear by

$$\begin{cases} X_t = X_{t-1} + a + bX_{t-1} + \varepsilon_t \\ Y_t = X_t + \eta_t \end{cases}$$

X_t is the log scale of unobserved true population size ($X_t = \log N_t$), Y_t is the observed population size, and $\varepsilon_t \sim N(0, \sigma_p^2)$ and $\eta_t \sim N(0, \sigma_o^2)$ are the error terms with variance σ_p^2 and sampling variance σ_o^2 respectively.

We predicted that density dependence and hunting have been the primary drivers of population dynamics, and therefore we had to incorporate the effect of hunting (H) into the model (Iijima et al. 2013; Iijima and Ueno 2016), where $e_{t-1} = \log(1 - H_{t-1}/N_{t-1})$ is the logarithmic integration of hunting occurring in the season following the survey at $t - 1$.

$$\text{Therefore } X_t = X_{t-1} + e_{t-1} + a + b(X_{t-1} + e_{t-1}).$$

To introduce the effect of climate variables, we decided to use a similar version of the Bayesian state-space model used in Koons et al. (2015), therefore

$$X_t = X_{t-1} + e_{t-1} + \beta_0 + \beta_1(X_{t-1} + e_{t-1}) + \sum_{i=1}^3 \beta_{i+1} Z_{t-1}^{(i)} + \varepsilon_t$$

where β_0 and β_1 are the parameters for a and b respectively, and β_i are the parameters for climatic covariate $Z^{(i)}$. The errors ε_t are defined as above. We fit all the possible combinations of Bayesian state-space models, for red and fallow deer each one being differentiated by the climatic covariate; spring ($Z^{(1)}$), summer ($Z^{(2)}$) and autumn ($Z^{(3)}$) GI. We used $Y_t \sim \text{Poisson}(\exp(X_t))$ to model observation error in the counts, which is naturally suited for discrete random variables like population counts.

State-space models can be divided into state processes and observation processes. The state-process, denoted as X_t , with $t = 0, 1, \dots, T$, is an unobservable vector that expresses the stochastic evolution of ecological states. When analyzing population dynamics a first-order Markov process, $X_t|X_{t-1}$, is generally applied. The observation process, denoted as Y_t , is an observable vector that is related to X_t but fluctuates with observation error. These processes have uncertainties, which are described as a set of three probability distribution functions (pdfs): $\phi_t(X_t|X_{t-1}; \alpha)$ is the state process pdf, $\phi_0(X_0; \mu)$ is the initial state pdf and $\psi_t(Y_t|X_t; \gamma)$ is the observation process pdf, where $\theta = (\alpha, \mu, \gamma)$ are the parameters of the model.

Model implementation and Goodness-of-fit

Under a Bayesian context, the inference objective for a state-space model draws samples from the joint posterior distribution for the state variables X and unknown parameters θ , conditional on the observed time-series data Y . If we denote the prior pdf of the model parameters as $\pi(\theta)$, the joint posterior pdf can be expressed as

$$\pi(X|Y) \propto \pi(\theta) \phi_0(X_0; \mu) \left(\prod_{t=1}^T \phi_t(X_t|X_{t-1}; \alpha) \psi_t(Y_t|X_t; \gamma) \right).$$

We adopted this Bayesian approach by using the Markov Chain Monte Carlo (MCMC) method (Gelfand and Smith 1990) in JAGS 3.3.0 (Plummer 2012), run from the R2Jags package implemented in R.3.1.1 (R

Development Core Team 2014). For each model we ran three parallel MCMC chains and retained 1,000,000 iterations after an initial burn-in of 500,000 iterations. We then thinned the samples by keeping every 50th sample. Convergence of MCMC sampling was judged by the criterion that \hat{R} was smaller than 1.1 (Gelman et al. 2004), along with traceplots, to monitor chain convergence. The R code with our Bayesian state-space model is available as Electronic Supplementary Material (ESM1).

Prior distributions

In accordance with Gelman (2006), we adopted a vague prior for: $\beta_0, \beta_1, \beta_2, \beta_3, \beta_4 \sim N(0, 1000)$, and the prior for process variance is modeled as $\sigma_p \sim U(0, 100)$. However, we assumed that β_0 can never exceed $\log(2)$, because the abundance never doubles in a year, even if all were females with a 100% pregnancy rate (Iijima and Ueno 2016). The prior for β_1 is truncated at -2 and 2 in order to exclude impossibilities, because the population will experience standard density dependence when $-2 < \beta_1 < 0$, but at 0 density independence occurs. Values of $\beta_1 < -2$ would indicate that density dependence is so strong that this would lead to unstable chaotic population dynamics, and above 0 density has a positive effect on population growth (Dennis et al. 2006; Koons et al. 2015). In order to check the overdispersion problem we can obtain Pearson residuals. The simplest way is to take the mean values from the MCMC samples and use these to calculate the Pearson residuals, but it is more informative to calculate the Pearson residuals for each MCMC realization individually. In addition, we can also generate ‘predicted’ residuals for each MCMC realization obtained from simulating abundance data from a Poisson distribution. The latter will be properly Poisson-distributed, so it will not display any overdispersion

(Zuur et al. 2009). We have checked that our state-space models do not present the overdispersion problem. Outputs for the overdispersion tests are available as Electronic Supplementary Material (ESM2), and the outputs of the Bayesian state-space model for our population dynamic are available as Electronic Supplementary Material (ESM3).

Results

A set of models explaining the population dynamics are summarized in Tables 1 and 2, including parameters such as intrinsic rate, density-dependence and climate for red a fallow deer in both reserves respectively.

Red deer population dynamic

For the red deer in the LN reserve we only found one model with significant effects of density dependence. Model 2 (Table 1) presents a posterior mean of $\beta_0 = 0.375$, $sd = 0.198$, $95\% \text{ CI} = (0.024, 0.680)$ with statistically significant effects, indicating strong potential for population growth based on the Bayesian credible interval at 95%. The posterior mean of the density dependence variable is $\beta_1 = -0.066$, $sd = 0.039$, $95\% \text{ CI} = (-0.138, 0.009)$, with effects being statistically significant based on the Bayesian credible interval at 90%, and the posterior mean of climatic spring GI variable is $\beta_2 = 0.001$, $sd = 0.001$, $95\% \text{ CI} = (-0.001, 0.003)$ with non statistically significant effects. The rest of the LN models for red deer only present one statistically significant parameter, the intrinsic rate.

For red deer in the SC reserve we found two models (model 2 and 3) with significant effects of density dependence and a positive effect of spring GI. For example model 2, Table 1, with posterior mean of $\beta_0 = 0.377$, $sd = 0.198$, $95\% \text{ CI} = (0.021, 0.679)$ with

Table 1 Bayesian state-space models explaining population growth for red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) in two hunting reserves of Southern Spain

Model	Explicative variables	Lugar Nuevo	Selladores-Contadero
1	Intrinsic rate $t - 1$	0.3756 (0.0233, 0.6786) ^a	0.3926 (0.0250, 0.6813) ^a
	Density dependence $t - 1$	-0.0416 (-0.0950, 0.0174)	-0.0238 (-0.0845, 0.0445)
2	Intrinsic rate $t - 1$	0.3745 (0.0235, 0.6796) ^a	0.3766 (0.0214, 0.6790) ^a
	Density dependence $t - 1$	-0.0662 (-0.1376, 0.0091) ^b	-0.0925 (-0.1780, -0.0044) ^a
	SpringGI $t - 1$	0.0009 (-0.0008, 0.0026)	0.0026 (0.0003, 0.0048) ^a
3	Intrinsic rate $t - 1$	0.3736 (0.0218, 0.6797) ^a	0.3732 (0.0216, 0.6794) ^a
	Density dependence $t - 1$	-0.0765 (-0.1681, 0.0192)	-0.0907 (-0.1849, 0.0075) ^b
	SpringGI $t - 1$	0.0009 (-0.0009, 0.0027)	0.0026 (0.0026, 0.0049) ^a
	SummerGI $t - 1$	-0.0018 (-0.0109, 0.0072)	0.0004 (-0.0073, 0.0081)
4	Intrinsic rate $t - 1$	0.3694 (0.0207, 0.6798) ^a	0.3612 (0.0188, 0.6779) ^a
	Density dependence $t - 1$	-0.0348 (-0.1600, 0.0948)	0.0057 (-0.1018, 0.1143)
	SpringGI $t - 1$	0.0006 (-0.0013, 0.0025)	0.0017 (-0.0002, 0.0036) ^b
	SummerGI $t - 1$	-0.0012 (-0.0105, 0.0080)	-0.0002 (-0.0060, 0.0058)
	AutumnGI $t - 1$	-0.0011 (-0.0034, 0.0012)	-0.0027 (-0.0046, -0.0008) ^a

From left to right: model, explicative variables, posterior mean value of parameters with their 95% credible intervals for both reserves ^a In bold significant effect whose 95% CI does not overlap with zero, ^b in bold marginal effect whose 90% CI does not overlap with zero, GI Gausson indice

Table 2 Bayesian state-space models explaining population growth for fallow deer (*Dama dama*) in two hunting reserves of Southern Spain

Model	Explicative variables	Lugar Nuevo	Selladores-Contadero
1	Intrinsic rate $t - 1$	0.5819 (0.3384, 0.6896) ^a	0.4784 (0.0682, 0.6866) ^a
	Density dependence $t - 1$	-0.0242 (-0.0711, -0.0009) ^a	0.0504 (-0.1247, 0.2484)
2	Intrinsic rate $t - 1$	0.5150 (0.1274, 0.6878) ^a	0.4474 (0.0488, 0.6849) ^a
	Density dependence $t - 1$	-0.0479 (-0.1490, -0.0016) ^a	-0.2160 (-0.4892, 0.0507)
3	SpringGI $t - 1$	0.0014 (-0.0009, 0.0044)	0.0058 (0.0013, 0.0107) ^a
	Intrinsic rate $t - 1$	0.4475 (0.0561, 0.6842) ^a	0.4164 (0.0324, 0.6831) ^a
	Density dependence $t - 1$	-0.0940 (-0.2241, -0.0064) ^a	-0.2031 (-0.4658, 0.0474)
	SpringGI $t - 1$	-0.0003 (-0.0028, 0.0025)	0.0041 (-0.0007, 0.0093) ^b
4	SummerGI $t - 1$	-0.0168 (-0.0295, -0.0054) ^a	-0.0120 (-0.0290, 0.0043)
	Intrinsic rate $t - 1$	0.4655 (0.0600, 0.6861) ^a	0.4147 (0.0326, 0.6831) ^a
	Density dependence $t - 1$	-0.0874 (-0.2584, -0.0032) ^a	-0.1749 (-0.5238, 0.1665)
	SpringGI $t - 1$	-0.0003 (-0.0029, 0.0026)	0.0041 (-0.0012, 0.0096) ^b
	SummerGI $t - 1$	-0.0176 (-0.0310, -0.0056) ^a	-0.0130 (-0.0324, 0.0059)
	AutumnGI $t - 1$	-0.0005 (-0.0032, 0.0028)	-0.0007 (-0.0060, 0.0046)

From left to right: model, explicative variables, posterior mean value of parameters with their 95% credible intervals for both reserves ^a in bold significant effect whose 95% CI does not overlap with zero, ^b in bold marginal effect whose 90% CI does not overlap with zero, GI Gausson indice

significant effect, indicating strong potential for population growth, the posterior mean of the density dependence variable is $\beta_1 = -0.093$, $sd = 0.045$, 95% CI = (-0.178, -0.004) with weak but statistically significant effects and the posterior mean of the climatic spring GI variable is $\beta_2 = 0.003$, $sd = 0.001$, 95% CI = (0.0003, 0.005) with weak but statistically significant effects. Other potential models include the autumn GI variable with significant negative effect $\beta_4 = -0.003$ (see model 4, Table 1).

Fallow deer population dynamic

For the fallow deer in the LN reserve we found that all models implemented present significant effects of density dependence and negative effects of summer GI. For example model 3, Table 2, presents a posterior mean of $\beta_0 = 0.448$, $sd = 0.180$, 95% CI = (0.056, 0.684) with statistically significant effects, indicating strong potential for population growth based on the Bayesian credible interval at 95%. The posterior mean of the density dependence variable is $\beta_1 = -0.094$, $sd = 0.058$, 95% CI = (-0.224, -0.006) with statistically significant effects, the posterior mean of climatic summer GI is $\beta_3 = -0.017$, $sd = 0.006$, 95% CI = (-0.030, -0.005).

For fallow deer in the SC reserve we found that no model presents significant effects of density dependence, having detected a positive effect of spring GI. For example model 2, Table 2, presents a posterior mean of $\beta_0 = 0.447$, $sd = 0.184$, 95% CI = (0.049, 0.685), with significant effect, indicating strong potential for population growth, the posterior mean of the density dependence variable is $\beta_1 = -0.216$, $sd = 0.135$, 95% CI = (-0.489, 0.051) having no statistically significant effects, and the posterior mean of the climatic spring GI variable is $\beta_2 = 0.006$, $sd = 0.002$, 95% CI = (0.001, 0.011) with significant effects.

Discussion

We investigated the population dynamics drivers of sympatric red and fallow deer in two separate reserves in a Mediterranean ecosystem, these being intra-specific competition together with factors such as hunting and weather. Studying sympatric deer in two separate populations allows us a better assessment of the effects of density and hunting pressure in the same climatic regime. To our understanding, this paper presents for the first time a system for monitoring the deer population dynamics in the south of the Iberian Peninsula for nearly two decades and the effectiveness of selective culling in controlling population size, considering climatic and density-dependence effects. Our complete time series of 16 successive years appears inside the range of years in similar studies (Knape and de Valpine 2012), and no previous studies are based on time series analysis of nearly two decades in our area. From a methodological point of view in DD detection, not many papers represent such a broad approach as this study, using the most recent advances in Bayesian inference. Through an integrative Bayesian state-space modeling making possible a unified population analysis we are able to not only estimate the effects of density dependence, climate and harvest extractions but also to evaluate their relative impacts on red and fallow deer population in each location.

A general fit between predicted estimates of annual deer abundance based on Bayesian state-space models and observed values (open circles) in the time series of the population trend of red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) and fallow deer (*Dama dama*) is shown in Fig. 3, together with the harvest rates through 16 consecutive years.

We found all our deer populations exhibiting a very strong potential to grow from low density. We detected

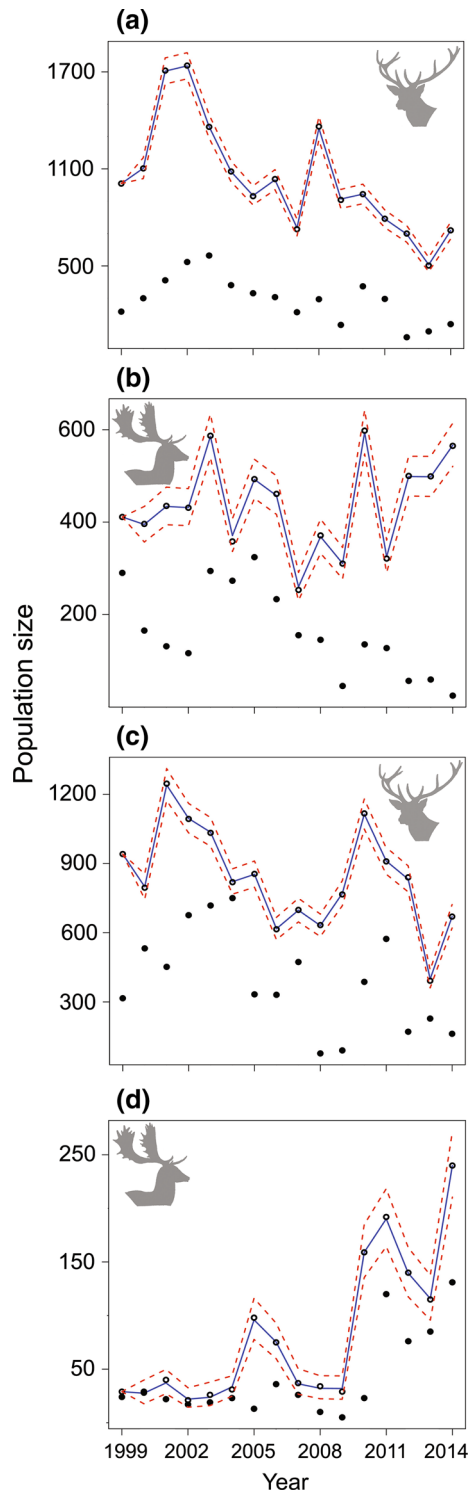


Fig. 3 Time series of the population trend of red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) and fallow deer (*Dama dama*) through 16 consecutive years, from 1999 to 2014, (a) and (c) for red deer, (b) and (d) for fallow deer in Lugar Nuevo (LN) and Selladores-Contadero (SC), respectively. Predicted estimates of annual red or fallow deer abundance (solid line, with 95% credible intervals denoted by dashed lines) relative to observed (open circles) based on the full Bayesian state-space model. The annual number of hunting extraction from the populations (solid circles) is shown on the right axis

DD having a stronger effect than hunting and climatic factors for fallow deer in LN and also red deer in SC, maybe because these populations are in an overabundant situation close to their carrying capacity. Both the red deer population in SC and the fallow deer in LN have fluctuated over the years, but they may be considered without a net reduction or population size variation from 1999 to 2014, despite the high harvest rates. This may be explained because of the existence of density-dependent mechanisms which compensate harvest extractions, reducing hunting effectiveness. In contrast, the red deer population in LN tended to decrease whereas a great increase of fallow deer in SC was observed in the last years despite the hunting.

Preliminary studies also reported the culling level applied between 2002 and 2009 reducing red deer densities minimally but with no effect on fallow deer population size, although the implication of the possible self-regulatory mechanisms cannot be measured because density-dependence was not considered at that time (Nugent et al. 2011).

As expected, the Bayesian state-space models do not demonstrate the presence of DD for fallow deer in SC, maybe because this population is still below the carrying capacity. Detection of DD will require the study of a population close to its ecological carrying capacity where DD is likely to be strongest (McCullough 2001), and this does not seem to be the case of fallow deer in SC. We also found less effectiveness of culling in controlling the population size of red deer in SC and fallow deer in LN where more DD was detected ($\beta_1 = -0.093$ in model 2 for red deer in SC and $\beta_1 = -0.094$ in model 3 for fallow deer in LN, Table 1 and 2, respectively).

A key insight obtained from the logistic growth model is that under the assumption of DD decreased crowding should improve survival. This is the reason why harvesting may be considered a sustainable resource. At any population size below the carrying capacity the population produces a surplus yield available for harvesting without a reduction of population size. Removing only the surplus leads to a compensatory mortality which is not sustainable in order to reduce population density.

Because of possible DD changes which could compensate for losses to harvesting hunting effectiveness remains reduced, making it necessary to maintain deer extraction levels above a given threshold in order to achieve additive mortality and so reduce the population size. Our results agree with those of Ueno et al. (2010) which showed that high hunting mortality with intensive harvesting was necessary to prevent population growth. In fact, management efforts to reduce abundance have been directed at increasing mortality via hunting and culling operations in this area. However, the results of monitoring deer populations show that the red deer population in LN tends to decrease, whereas both the red deer in SC and fallow deer populations in LN have fluctuated over the years, but they may be considered

without a net variation or population size reduction (Fig. 3). Also Putman et al. (2005) found compensation mechanisms in harvested populations leading to populations of a similar size to that before harvesting. Our results are also in keeping with studies of deer species of North America in a Mediterranean environmental climate such as in California. These populations showed that the DD response was robust enough to be measured, and used to advantage in harvest programs (McCullough 2001). When DD occurs hunting is believed to be less effective in population control probably because of a reduction in population relieving intraspecific forage competition, leading to performance and reproduction increases and a subsequent rapid new population growth. Thus harvests should be managed considering the compensatory effects of alleviating density, with intensive harvesting and global deer extraction levels above the thresholds for additive mortality being necessary to reduce the population size.

In this arid Mediterranean environment where there are more severe drought and aridity conditions during the summer than in other Mediterranean environments such as those reported in Italy (Imperio et al. 2011), we expected summer drought to affect population growth greatly. Water availability, which is related to food availability and quality, seems to be an important restrictive factor of the population growth rates, contrasting with the cold temperatures during winter in colder areas (Fowler 1987; Coulson et al. 2000; Post 2005). Greater water availability during spring was expected to be a positive driver in increasing growth rates as this affects positively the quantity of food available to female ungulates during gestation and lactation (Rodríguez-Hidalgo et al. 2010). Due to a higher aridity in summer we expected the strong effects of climatic conditions to modulate the DD strength similarly to those reported in northern populations (Aanes et al. 2000). Surprisingly, in our study climate plays a significant but weak role in deer population dynamics, with intraspecific competition being the more important driver and the worst effects of climatic constraints being detected when more DD populations occur. No effect of weather or a positive effect of rainfall in spring were detected in populations with a weak DD like red deer (Table 1) or with no DD detected like for fallow deer in SC (see Table 2). We found a slight positive effect of the spring Gausson Index on the population growth rate in red and fallow deer from SC (Tables 1 and 2 respectively). However, a negative relationship was found between the autumn Gausson Index and the population growth rate of red deer in SC (models 3 and 4, Table 1), as well as a higher negative effect of the summer Gausson Index on the fallow deer population growth in LN (models 3 and 4, Table 2).

In our study summer drought has been shown to have a delayed effect on the dynamics of deer through the loss of physical condition that leaves the weak deer to support the constraints of the first autumn rains. Probably the simultaneous occurrence of the first rainfalls on deer

with a very weak body condition after the summer makes them incapable of regulating even their body temperature, and death occurs. The results should be understood along with other studies related to diet quality and body or health condition (e.g. Azorit et al. 2012a, b).

Through our integrative analysis a strong potential to grow from low density is detected for both deer species, (for red deer ranging from $\beta_0 = 0.360 - 0.393$ and even higher for fallow deer, ranging from $\beta_0 = 0.415 - 0.582$), implying that the local ecosystems can support a robust deer population, even if the upper limit of posterior β_0 is determined by the prior setting. As we explained before, we assumed that β_0 can never exceed $\log(2)$, because the abundance never doubles in a year, even if all were females with a 100% pregnancy rate (Iijima and Ueno 2016). In any case, we found density-independent regulation more important the more abundant the deer are or at least when the populations are closer to their carrying capacity. This is observed especially in the red deer population in SC and fallow deer population in LN (Tables 1 and 2 respectively). Deer populations with less density-dependence and less competition for resources take advantage of spring rains to promote good body condition. Then they are able to cushion the summer constraints and reach autumn in better body condition and compensate for the severe drought conditions during the summer which may cause delayed deer deaths in autumn. This is important to consider regarding climate change, as population densities must be well controlled in order to prevent the negative effects of aridity and climatic events.

In conclusion, the Bayesian state-space model appears as a unified population analysis model where the hunting processes can be considered explicitly, as well as information regarding climatic and population factors which have helped us in understanding population dynamics. We detected DD to have a stronger effect than hunting and climatic factors, especially for deer overabundant populations close to their carrying capacity. Density-dependent mechanisms compensate harvest extractions, reducing hunting effectiveness in these populations. Severe summer drought conditions had negative effects on growth rates and eventually led to delayed autumn deer deaths. In the context of climate change, in Mediterranean environments the importance of weather factors could become much greater if both densities of ungulates and aridity increase. Population size control here could modulate the negative effects of climatic constraints on deer condition and ecosystems conservation.

Acknowledgements This study was supported by the OAPN, Ministerio de Medio Ambiente, Medio Rural y Marino, and by the project P07-RNM-03087 from the Junta de Andalucía, Spain. Research activities of the authors are partially supported by the PAIDI, Junta de Andalucía (RNM-118 group and RNM-175 groups) as well as through the European Fund for Regional Development (FEDER). We thank all the field staff and the technicians of LN and SC, especially R. Gutiérrez-Cobo. Deer draw-

ings were performed by A. Martínez-Ruiz and N. Snow from English International improved the English expression. We are also very grateful to the anonymous reviewers and especially to the handling editor for their statistical suggestions and constructive comments on an earlier draft.

References

- Azorit C (2005) La importancia de la gestión de los ciervos en Sierra Morena Oriental. Real academia de Ciencias Veterinarias de Andalucía Oriental. *Anales de la Real Academia* 18(1):15–21
- Aanes R, Sæther B-E, Oristland NA (2000) Fluctuations of an introduced population of Svalbard reindeer: the effects of density dependence and climatic variation. *Ecography* 23:437–443. doi:10.1111/j.1600-0587.2000.tb00300.x
- Azorit C, Oya A, Tellado S, Carrasco R, Moro J (2012b) Mandibular osteomyelitis in red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) and fallow deer (*Dama dama*): occurrence and associated factors in free-living populations in southern Spain. *J Wildl Dis* 48(1):77–86. doi:10.7589/0090-3558-48.1.77
- Azorit C, Tellado S, Oya A, Moro J (2012a) Seasonal and specific diet variations in sympatric red and fallow deer of southern Spain: a preliminary approach to feeding behaviour. *Anim Prod Sci* 52:720–727. doi:10.1071/AN12016
- Bender LC, Lewis JC, Anderson DP (2004) Population ecology of Columbian black-tailed deer in urban Vancouver, Washington. *Northwest Natl* 85:53–59. doi:10.1898/1051-1733(2004)085<0053:PEOCBD>2.0.CO;2
- Berryman AA, Turchin P (2001) Identifying the density-dependent structure underlying ecological time series. *Oikos* 92:265–270. doi:10.1034/j.1600-0706.2001.920208.x
- Bonenfant C, Gaillard JM, Coulson TH, Festa-Bianchet M, Loison A, Garel M, Loe LE, Blanchard P, Pettorelli N, Owen-Smith N, Du Toit J, Duncan P (2009) Empirical evidences of density-dependence in populations of large herbivores. *Adv Ecol Res* 41:313–357. doi:10.1016/S0065-2504(09)00405-X
- Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL, Borchers DL, Thomas L (2004) *Advanced distance sampling*. Oxford University Press, Oxford
- Clutton-Brock TH, Major M, Albon SD, Guinness FE (1987) Early development and population dynamics in red deer. Density-dependent effects on juvenile survival. *J Anim Ecol* 56:53–67. doi:10.2307/4799
- Coulson TN, Catchpole EA, Albon SD, Morgan BJT, Pemberton JM, Clutton-Brock TH, Crawley MJ, Grenfell BT (2001) Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* 292:1528–1531. doi:10.1126/science.292.5521.1528
- Coulson T, Milner-Gulland EJ, Clutton-Brock TH (2000) The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proc R Soc Lond B* 267:1771–1779. doi:10.1098/rspb.2000.1209
- Côté SD, Rooney TP, Tremblay JP, Dussault C, Waller DM (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:113–147. doi:10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105725
- Dajoz R (2006) *Précis d'écologie*. Dunod, Paris
- Dennis B, Ponciano JM, Lele SR, Taper ML, Staples DF (2006) Estimating density dependence, process noise, and observation error. *Ecol Monogr* 76:323–341. doi:10.1890/0012-9615(2006)76[323:EDDPNA]2.0.CO;2
- Focardi S, Pelliccioni E, Petrucco R, Toso S (2002) Spatial patterns and density dependence in the dynamics of a roe deer (*Capreolus capreolus*) population in central Italy. *Oecologia* 130(3):411–419. doi:10.1007/s00442-001-0825-0
- Fowler CW (1987) A review of density-dependence in populations of large mammals. In: Genoways HH (ed) *Current mammalogy*, vol 1. Plenum Press, New York, pp 401–441
- Gelfand AE, Smith AFM (1990) Sampling-based approach to calculating marginal densities. *J Am Stat Assoc* 85:398–409. doi:10.2307/2289776
- Gelman A, Carlin JB, Stern HS, Rubin DB (2004) *Bayesian data analysis*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton
- Gelman A (2006) Prior distributions for variance parameters in hierarchical models. *Bayesian Anal* 1:1–19
- Guthery SF, Shaw RD (2013) Density dependence: application in wildlife management. *J Wildlife Manage* 77(1):33–38. doi:10.1002/jwmg.450
- Hixon MA, Pacala SW, Sandin SA (2002) Population regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology* 83:1490–1508. doi:10.2307/3071969
- Iijima H, Nagaike T, Honda T (2013) Estimation of deer population dynamics by Bayesian state-space model with multiple abundance indices. *J Wildlife Manage* 77:1038–1047. doi:10.1002/jwmg.556
- Iijima H, Ueno M (2016) Spatial heterogeneity in the carrying capacity of sika deer in Japan. *J Mammal* 97:734–743. doi:10.1093/jmammal/gyw001
- Imperio S, Focardi S, Santini G, Provenzale A (2011) Population dynamics in a guild of four Mediterranean ungulates: density-dependence, environmental effects and inter-specific interactions. *Oikos* 121:1613–1626. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.20085.x
- Knape J, de Valpine P (2012) Are patterns of density dependence in the global population dynamics database driven by uncertainty about population abundance? *Ecol Lett* 15:17–23. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01702.x
- Koons DN, Colchero F, Hersey K, Gimenez O (2015) Disentangling the effects of climate, density dependence, and harvest on an iconic large herbivore's population dynamics. *Ecol Appl* 25(4):956–967. doi:10.1890/14-0932.1
- McCullough DR (1999) Density dependence and life-history strategies of ungulates. *J Mammal* 80:1130–1146. doi:10.2307/1383164
- McCullough DR (2001) Population manipulations of North America deer *Odocoileus* spp.: balancing high yield with sustainability. *Wildl Biol* 7(3):161–170
- Muñoz-Cobo J, Azorit C, Calvo JA, Carrasco R (2000) El lobo en Sierra Morena: estado actual, amenazas y medidas de conservación. *Publicaciones de Biología de la Universidad de Navarra. Serie Zoológica* 26:101–127
- Nugent G, McShea WJ, Parkes J, Woodley S, Waitthaka J, Moro J, Gutierrez R, Azorit C, Mendez-Guerrero F, Flueck WT, Smith-Flueck JM (2011) Policies and management of overabundant deer, (native or exotic) in protected areas. *Anim Prod Sci* 51:384–389. doi:10.1071/AN10288
- Patterson BR, Power VA (2002) Contributions of forage competition, harvest, and climate fluctuation to changes in population growth of northern white-tailed deer. *Oecologia* 130:62–71. doi:10.1007/s004420100783
- Plummer M (2012) JAGS version 3.3.0 user manual. http://blue.for.msu.edu/CSTAT_13/jags_user_manual.pdf. Accessed 12 Dec 2016
- Post E (2005) Large-scale spatial gradients in herbivore population dynamics. *Ecology* 86:2320–2328. doi:10.1890/04-0823
- Putman RJ, Duncan P, Scott R (2005) Demographic changes in a Scottish red deer population (*Cervus elaphus* L.) in response to sustained and heavy culling: an analysis of trends in deer populations of Creag Meagaidh National Nature Reserve 1986–2001. *Forest Ecol Manag* 206:263–281
- R Development Core Team (2014) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. ISBN 3-900051-07-0. <https://www.r-project.org/>. Accessed 21 Sept 2016
- Rodríguez-Hidalgo P, Gortázar C, Vicente-Baños J (2010) Effects of density, climate, and supplementary forage on body mass and pregnancy rates of female red deer in Spain. *Oecologia* 164(2):389–398. doi:10.1007/s00442-010-1663-8
- Simard MA, Côté SD, Gingras A, Coulson T (2012) Tests of density dependence using indices of relative abundance in a deer population. *Oikos* 121:1351–1363. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19723.x

- Simard MA, Dussault C, Huot J, Côté SD (2013) Is hunting an effective tool to control overabundant deer? A test using an experimental approach. *J Wildlife Manage* 77(2):254–269. doi:[10.1002/jwmg.477](https://doi.org/10.1002/jwmg.477)
- Solberg EJ, Sæther BE, Strand O, Loison A (1999) Dynamics of a harvested moose population in a variable environment. *J Anim Ecol* 68:186–204. doi:[10.1046/j.1365-2656.1999.00275.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00275.x)
- Turchin P (2003) *Complex population dynamics*. Princeton University Press, New Jersey
- Ueno M, Kaji K, Saitoh T (2010) Culling versus density effects in management of a deer population. *J Wildlife Manage* 74(7):1472–1483. doi:[10.1111/j.1937-2817.2010.tb01274.x](https://doi.org/10.1111/j.1937-2817.2010.tb01274.x)
- Van Moorter B, Gaillard JM, McLoughlin PD, Delorme D, Klein F, Boyce MS (2009) Maternal and individual effects in selection of bed sites and their consequences for fawn survival at different spatial scales. *Oecologia* 159:669–678. doi:[10.1007/s00442-008-1245-1](https://doi.org/10.1007/s00442-008-1245-1)
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith G (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York

