

# Derivas debidas al azar en una población conformada por grupos que no interactúan. Un posible mecanismo de autorregulación.

J. R. Mac Intyre<sup>1</sup>, J. M. Gomba<sup>1,2</sup>, J. Gere<sup>1,2</sup>, P. Juliarena<sup>1,2</sup>, R. Gratton<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Física Arroyo Seco, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, Pinto 399, 7000, Tandil, Argentina  
<sup>2</sup>Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, CONICET  
 rgratton@rec.unicen.edu.ar

Recibido 30/11/2011; aprobado 5/06/2012

## RESUMEN

Para explorar derivas de poblaciones debidas a la introducción de términos azarosos en las tasas de natalidad y mortalidad, estudiamos la dinámica de una población formada por muchos grupos de  $N_j$  integrantes inicialmente idénticos. La evolución de  $N_j$  en cada grupo está dada por dichas tasas compuestas por una parte no azarosa fija, o bien variable según una ley que la vincula con  $N_j$ , y una parte azarosa de valor medio nulo y amplitud máxima igual a una dada fracción de la primera. La parte azarosa cambia tras lapsos cuya duración contiene también una parte azarosa diferente de grupo a grupo. Un grupo se extingue si  $N_j$  se hace menor o igual a un valor mínimo. Comenzamos confirmando y agregando datos a resultados ya obtenidos: la dinámica de una tal población con tasa neta media nula muestra derivas tanto en la población total (sumatoria de los  $N_j$ ), que crece, como en el número de grupos, que decrece. Agregando una regla de subdivisión de grupos la deriva de la población total es aún mayor, aunque el valor medio de  $N_j$  baja ligeramente. Finalmente introducimos un mecanismo de autorregulación asumiendo que una parte de la tasa media de mortalidad depende linealmente de  $N_j$ , con lo cual se genera para  $N_j$  un atractor  $N_a$  (valor que anula la tasa neta media). En este caso desaparecen las derivas y  $N_j$  fluctúa alrededor de  $N_a$ , pero surge una condición de estabilidad en la que interviene  $N_a$  y la amplitud máxima de los términos azarosos.

## PALABRAS CLAVES:

## ABSTRACT

We study the dynamics of a meta-population formed by many groups with initially identical populations,  $N_j$ , to explore drifts due to the introduction of random terms in the birth and death rates. The evolution of  $N_j$  in each group is given by such rates, and these are made up by a random part with a medium value equal to zero and with a maximum amplitude equal to a given fraction of the first, and by a deterministic part, or variable according to a law that links it to  $N_j$ . The random part change after periods which length also contains a random part different from group to group. A group disappeared if  $N_j$  is less than or equal to a minimum. We began by confirming and adding data to results already obtained: the dynamics of such a population with average net zero growth rate shows drifts, both in the meta-population which grows, as in the number of groups, which decreases. By adding a subdivision groups rule, the drift of the meta-population is even higher, although the average value of  $N_j$  down slightly. Finally we introduce a self-regulatory mechanism assuming that part of the average death rate is linearly dependent on  $N_j$ , this generates an attractor  $N_a$  (value that overrides the average net rate). In this case, the drifts disappears and  $N_j$  fluctuates around  $N_a$ , but emerges a stability condition involving both,  $N_a$  and the maximum amplitude of the random terms.

## KEY WORDS

## 1. INTRODUCCIÓN

La población humana varió poco durante el Paleolítico Inferior y Medio, con una tasa media de incremento  $r$  menor que  $10^{-5} \text{ yr}^{-1}$  (en adelante asumiremos el año como unidad de tiempo de modo que omitiremos  $\text{yr}^{-1}$  en las tasas vitales) a lo largo de  $10^5$  años o más<sup>(1)</sup>. Generalmente se acepta que sólo en el Paleolítico Superior (a partir de unos 30 o 40.000 años)  $r$  creció, aunque manteniéndose por debajo de  $10^{-4}$ <sup>(1, 2, 3)</sup>. Por otra parte no hay duda que las tasas de natalidad  $b$  y de mortalidad  $d$  superaban  $10^{-2}$ , tal como en comunidades cazadoras recolectoras (CR) modernas<sup>(4)</sup> y muy probablemente fueron cercanas a 0,05. Este balance casi exacto muy difícilmente pueda ser atribuido a la disponibilidad de recursos; tanto en el Paleolítico como en las comunidades CR actuales, la carga

poblacional está muy por debajo de la disponibilidad de alimentos en el área de explotación<sup>(5)</sup>. Se ha conjeturado que un valor prácticamente nulo de  $r$  podría surgir de fluctuaciones aleatorias de  $b$  alrededor de un valor medio, debidas tal vez a insurgencias de enfermedades de transmisión sexual que afectan la fertilidad femenina<sup>(1)</sup>. Por otra parte, la variabilidad climática fue enorme antes del Holoceno. Por lo tanto las perturbaciones climáticas debieron ser mucho más frecuentes y severas que las actuales en todas las escalas<sup>(6)</sup>. Esto significa que no sólo debe esperarse un alto valor de  $d$ , sino también fluctuaciones estocásticas alrededor de su valor medio. Finalmente, la población humana estaba dividida en pequeños grupos escasamente interactuantes, los cuales, muy probablemente, se vieron afectados en diferente medida y no sincrónicamente por las fluctuaciones de las tasas vitales.

A primera vista, este último punto impone la idea que la población total, dada por la suma de individuos de cada grupo, varió de acuerdo a una tasa muy cercana a  $r$  promediado sobre todos los grupos y sobre el tiempo. Si así fuera, la condición para asegurar la estabilidad de la población debería ser  $r = 0$ , y la cuestión sería explicar el balance casi exacto entre  $d$  y  $b$ . Sin embargo, muchos estudios muestran que los modelos de demografía estocástica pueden producir resultados que difieren sustancialmente de los de modelos deterministas basados en las tasas vitales medias<sup>(7)</sup>. Debido a esto, cuando las fluctuaciones estocásticas son importantes es preferible, si no mandatoria, la simulación directa de la dinámica poblacional incluyendo los términos aleatorios en las tasas vitales.

En este trabajo se estudian los efectos de fluctuaciones estocásticas de las tasas vitales para una población que, tratada en forma determinística, sería constante. Los parámetros son representativos de grupos humanos durante el Paleolítico Bajo y Medio.

En la Sección 2 se introduce el modelo. La Sección 3 está dedicada al análisis de la evolución de poblaciones para el caso en que los grupos pueden crecer indefinidamente (Sección 3.1), para el caso en que los grupos se dividen cuando la población excede cierto número crítico (Sección 3.2) y para el caso en que interviene un término que modela el efecto de las muertes ocurridas por causas externas (muertes violentas). Finalmente, en la Sección 4 se presentan las conclusiones.

## 2. MODELO GENERAL

Consideramos un conjunto de grupos humanos que evolucionan en forma independiente. Cada grupo queda identificado por un subíndice  $i$ , y la correspondiente tasa de crecimiento se mantiene constante durante sucesivos lapsos (lapso de tasa constante, LTC) identificados por un subíndice  $j$ .

La población  $N_i$  del  $i$ -ésimo grupo evoluciona de acuerdo a la siguiente ley

$$N_i(a) = N_i(a-1) \cdot \exp\{r_{i,j}\} \quad (1)$$

$N_i(a)$  es el número de individuos del grupo  $i$ -ésimo al comienzo del año  $a$  (con  $a \geq 1$ ) y  $r_{i,j}$  es la tasa anual  $r_{i,j}$  de crecimiento neto para el  $i$ -ésimo grupo en el  $j$ -ésimo LTC. Consideraremos que la población inicial es la misma para todos los grupos, es decir,  $N_i(0) = \tilde{N}$  para todo  $i$ .

Tanto  $r_{i,j}$  (como  $t_{i,j}$ , que se introduce en la Ec. (8)) tienen una componente determinística y una azarosa, y se calculan de acuerdo con una regla que se dará más adelante. Las componentes azarasas se incluyen para dar cuenta de la ocurrencia de lapsos "favorables" (tasa positiva) o "desfavorables" (tasa negativa), que pueden tener, en cada grupo, distinta duración y alternarse en forma independiente.

La tasa de crecimiento neta anual  $r_{i,j}$  se define como

$$r_{i,j} = b_{i,j} - d_{i,j} - e_{i,j}, \quad (2)$$

donde  $b_{i,j}$  es la tasa de natalidad,  $d_{i,j}$  es la tasa de mortalidad por causas naturales (MCN) y  $e_{i,j}$  es la tasa de mortalidad por causas externas (MCE), entendiendo por tales las debidas a accidentes y conflictos. Las dos primeras de estas tasas se obtienen de las siguientes expresiones:

$$b_{i,j} = B \times \left[ 1 - f \times \beta_{i,j} \times \left( \frac{\tilde{N}}{N_i} \right)^{1/2} \right] \quad (3)$$

$$d_{i,j} = D \times \left[ 1 - f \times \delta_{i,j} \times \left( \frac{\tilde{N}}{N_i} \right)^{1/2} \right] \quad (4)$$

Nótese que tanto  $b_{i,j}$  como  $d_{i,j}$  tienen componentes determinísticos,  $B$  y  $D$  respectivamente, que son constantes para todos los grupos y para todos los LTC. Dichos componentes son los reportados típicamente en la bibliografía para comunidades cazadoras-recolectoras modernas<sup>(1)(4)</sup>. Las componentes azarasas vienen dadas por los factores  $\beta_{i,j}$  y  $\delta_{i,j}$ , que se mantienen constantes durante el período  $t_{i,j}$  y ambas pueden tomar valores  $-0,5 \leq \beta_{i,j}; \delta_{i,j} \leq 0,5$ . La constante  $f$  permite regular la amplitud de la componente azarosa. El factor  $(\tilde{N}/N_i)^{1/2}$  se ha introducido para tener en cuenta que la amplitud relativa del término azaroso debe depender inversamente de  $N_i^{1/2}$ . Por otra parte, la tasa de MCE,  $e_{i,j}$ , se define de la siguiente forma

$$e_{i,j} = \frac{S}{N^*} N_i \times \left[ 1 - f \times \varepsilon_{i,j} \times \left( \frac{\tilde{N}}{N_i} \right)^{1/2} \right] \quad (5)$$

Aquí, la componente azarosa viene dada por  $\varepsilon_{i,j}$  que puede tomar valores  $-0,5 \leq \varepsilon_{i,j} \leq 0,5$ . Nótese que, a diferencia de  $b_{i,j}$  y  $d_{i,j}$ ,  $e_{i,j}$  tiene un valor determinístico no constante dado por:

$$E(N_i) = S \cdot N_i / N^* \quad (6)$$

con  $S=B-D$ . Sin términos azarasos, es decir con  $f=0$ ,  $e_{i,j}$  es el responsable de estabilizar a la población en  $N_i=N^*$ . Efectivamente, si se considera el caso  $f=0$ , se tiene que la tasa neta anual definida como  $R=b-d-e$  viene dada por

$$R_i = S \left( 1 - \frac{N_i}{N^*} \right) \quad (7)$$

Se observa entonces que si  $N_i/N^* > 1$ ,  $R_i < 0$ , y viceversa para el caso  $N_i/N^* < 1$ . Por lo tanto, el término de MCE restituye la población al valor de equilibrio  $N_i=N^*$ . Cuando se incorporan fluctuaciones azarasas,  $N^*$  sigue siendo un atractor dependiendo de algunas condiciones que se analizarán en la Sección 0.

Finalmente, la duración  $t_{i,j}$  del LTC  $j$  del grupo  $i$  se define como:

$$t_{i,j} = T(1 + g\tau_{i,j}), \quad (8)$$

donde  $T$  es la duración media, que se tomará igual a 30 años en este trabajo. El número al azar  $-0,5 \leq \tau_{i,j} \leq 0,5$  hace que la duración de las generaciones difiera aleatoriamente de grupo a grupo y de generación en generación. Aquí  $g=0.3$  es la amplitud asignada a  $\tau_{i,j}$ . El modelo prevé también una regla de extinción: si el número de individuos de un grupo se hace menor o igual a 10 al término de una generación, el grupo se considera extinto. Para los grupos que no se extinguen el cálculo se prolonga hasta  $a = a_f = 50.000$  años, o sea, en promedio, para algo más de 1600 generaciones. Para simplificar el análisis, consideraremos, en todos los casos y para todos los grupos,  $\tilde{N} = 50$  individuos. Una regla especial referente a la subdivisión de grupos grandes, se usará en la Secc 3.2.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 Evolución sin muertes externas ( $E = 0$ ) sin subdivisión de grupos

El caso  $E = 0$  implica que las MCE son tratadas como si fueran MCN. Esto significa que el modelo no contiene efectos que restituyan la población  $N$  de un grupo hacia un valor particular, por lo que impondremos que la tasa media neta (sin términos azarosos) sea nula, tomando arbitrariamente  $B = D$ . Como caso principal se considerará  $B = D = 0,05$  y  $f = 0,3$ . De esta forma, para cada grupo tanto  $b$  como  $d$  están comprendidas entre 0,035 y 0,065 y  $r$  puede tomar, con igual probabilidad, valores entre  $-0,03$  y  $+0,03$  en los sucesivos LTC.

La Fig. 1 muestra la evolución de algunos grupos: mientras unos desaparecen rápidamente, otros incrementan mucho su población, un efecto debido puramente a las componentes estocásticas de las tasas de crecimiento.

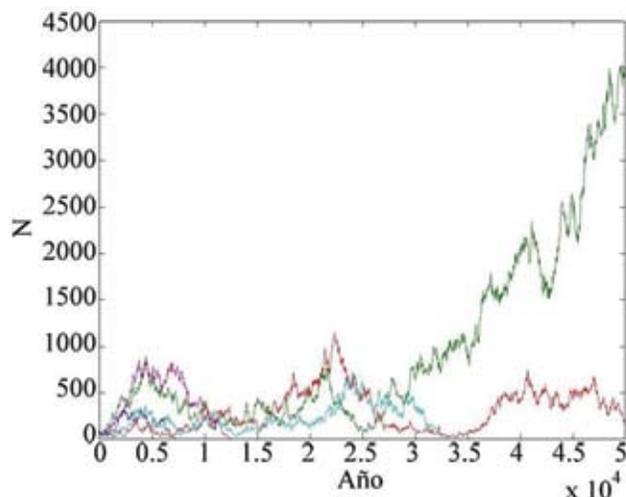


Figura 1: Variación del número de individuos  $N$  de 5 grupos hasta  $a_f = 50000$  años. Sólo 2 de los 5 grupos sobreviven hasta  $a = a_f$ . Aquí,  $B = D = 0,05$ ;  $f = 0,3$  y  $\tilde{N} = 50$ .

En la Fig. 2 se muestran, para 1000 grupos independientes, las evoluciones, del número  $G(a)$  de grupos sobrevivientes, y del número total  $P(a)$  de individuos sobrevivientes, Pese

a que  $G(a)$  se reduce con el tiempo, la población total  $P(a)$  aumenta. En este caso particular, se llega para el tiempo final a  $P(a_f) = 430000$  y  $G(a_f) = 70$ . Estas cifras significan que transcurrido  $a_f$  sólo el 7% de los grupos iniciales tiene descendencia, pero que el valor medio de  $N$  por grupo sobreviviente es 6140, o sea  $123 \tilde{N}$ .

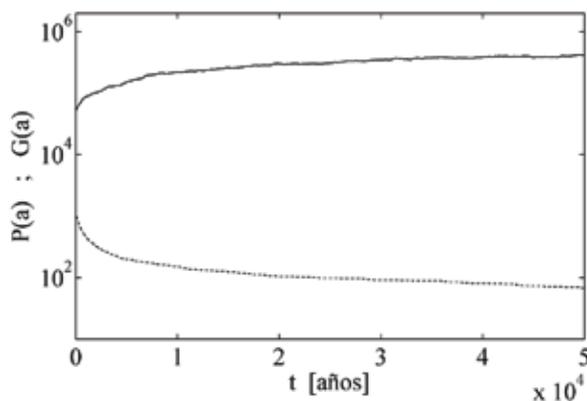


Figura 2: Número total de individuos  $P(a)$  (línea sólida) y número de grupos sobrevivientes  $G(a)$  (línea a rayas). El número inicial de grupos es  $G(0) = 1000$ . Aquí,  $a_f = 50000$  años,  $\tilde{N} = 50$  individuos,  $B = D = 0,05$  y  $f = 0,3$ .

La reproducibilidad de estos resultados se evaluó realizando 200 corridas de 1000 grupos cada una. Los histogramas de los 200 valores finales de  $G$  y  $P$  tienen forma de campanas con semianchos del orden del 10% del valor medio, lo cual confirma la robustez de los resultados. En la Figura 3 se muestra la variación de  $P(a_f)$  y  $G(a_f)$  promediados para 200 evoluciones de 1000 grupos cada una, en función del valor común de las tasas medias  $B$  y  $D$ , para  $B = D = 0,0005; 0,01; 0,02; 0,03; 0,04; 0,05; 0,5$ .

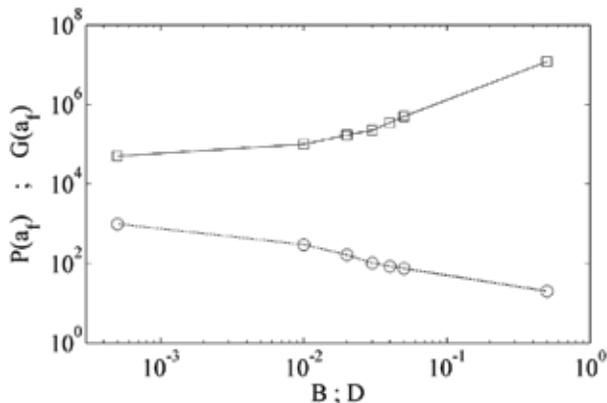


Figura 3: Dependencia de  $P(a_f)$  (cuadrados) y  $G(a_f)$  (círculos) para  $B = D = 0,0005; 0,01; 0,02; 0,03; 0,04; 0,05; 0,5$  y  $f = 0,3$ .

Los dos casos extremos ( $B = 0,0005$  y  $0,5$ ) no son apropiados para poblaciones humanas, pero se han incluido para ilustrar mejor la tendencia general. Como se observa, las evoluciones caracterizadas por tasas medias de natalidad y mortalidad iguales entre sí y fluctuaciones de las tasas totalmente azarosas conducen a derivas sistemáticas: para  $B$  y  $D$  mayores,  $G(a_f)$  es más pequeño y  $P(a_f)$  más grande.

En el caso que se podría considerar típico, con ambas tasas iguales a 0,05, donde la población total varía de  $P(0) = 5 \times 10^4$  a  $P(50000) = 5 \times 10^5$ , se tendría una tasa media

“aparente” igual a  $4,6 \times 10^5$  para el período de 50000 años considerado.

La distribución del número final de individuos sobrevivientes por grupo,  $N_{IS}$ , es sumamente dispersa. En la Figura 4 se reproduce un histograma que representa el número de grupos para dados valores de  $N_{IS}$ .

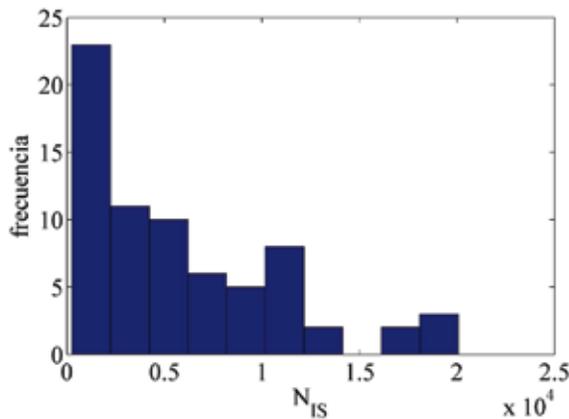


Figura 4: Distribución del número de grupos sobrevivientes según el número de individuos sobrevivientes  $N_{IS}$  que los integran.

Más allá del considerable incremento de la población total, una distribución tan dispar de la población entre los grupos no parece acorde con los datos paleoantropológicos, que no sugieren importantes diferencias entre las formas de subsistencia de los diferentes grupos en el período considerado.

Dada la tendencia a crecer de la población total cuando  $B = D$ , hemos intentado elucidar si esta tendencia puede ser compensada introduciendo una pequeña diferencia entre las dos tasas medias dando valores un poco mayores a  $D$ . Sin embargo, incluso diferencias del orden de  $10^{-4}$  entre ambas tasas siguen mostrando derivas muy sensibles respecto al valor de la tasa media, por lo que parece claro que la estabilidad no puede surgir de pequeños ajustes de las tasas medias.

### 3.2. Evolución sin muertes externas ( $E = 0$ ) con subdivisión de grupos

Visto que la falta de estabilidad revelada en la sección precedente se manifiesta en el gran crecimiento de unos pocos grupos, en esta sección analizamos qué ocurre si agregamos al caso precedente una regla de división de los grupos grandes. En particular, supondremos que si al término de un LTC el número de individuos de un grupo alcanza o supera 100 (el doble de  $\tilde{N}$ ) el grupo se divide en dos nuevos grupos más pequeños, con números de individuos que a lo sumo difieren en una unidad. A partir de la subdivisión, cada uno de los nuevos grupos evoluciona siguiendo las mismas reglas explicadas en la sección 2 y, desde luego, puede a su vez subdividirse. Para simplificar el análisis consideraremos aquí también  $E = 0$ ,  $B = D = 0,05$ ,  $\tilde{N} = 50$ ,  $T_0 = 30$ ,  $f = 0,3$  y  $a_f = 50000$  años.

Se simuló una evolución de 1000 grupos. De los 1000 grupos iniciales, sólo 126 logran continuar su descendencia hasta  $a = a_f$ . Esos 126 grupos ancestrales llegan a dividirse sucesivamente hasta constituir  $\approx 17000$  grupos para  $a = a_f$ , lo cual constituye una primer

diferencia con el caso para el cual no hay subdivisión donde, recordamos, el número de grupos se reduce. Por otra parte, la población total  $P(a_f) \approx 7,4 \times 10^5$  individuos muestra, un incremento comparable con el del caso sin subdivisión y es equivalente al que daría una tasa media  $r_0 = 5,4 \times 10^{-5}$ . Al final de la evolución el número medio de individuos por grupo es  $\approx 43,5$  es decir algo menor que el inicial y su distribución se muestra en la Figura 5.

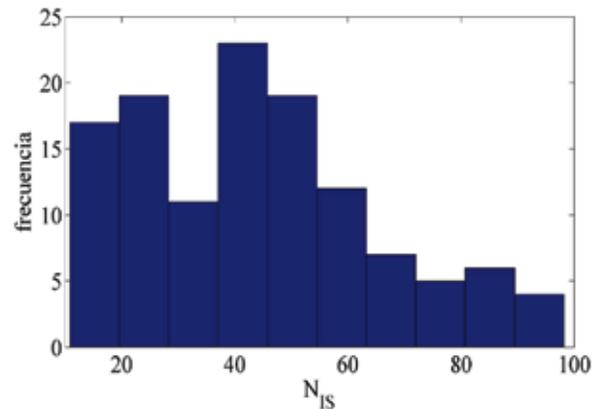


Figura 5: Distribución del número de grupos sobrevivientes según el número de individuos  $N_{IS}$  que los integran para el cálculo con subdivisión cuando  $N$  supera 100.

En resumen, si bien, como no puede ser de otra forma, todos los grupos muestran poblaciones comprendidas entre 10 y 100 individuos, la mayor parte son pequeños, con poblaciones comprendidas entre 10 y 50 individuos y es evidente que, pese a que  $B = D$ , tampoco en este caso la población total se estabiliza.

Nos parece interesante señalar que los  $7,4 \times 10^5$  individuos que constituyen la población total en  $a_f$  provienen de sólo 126 grupos de los 1000 iniciales. Los restantes 874 no han dejado descendencia. Más aún, casi el 10% de los individuos de la población en  $a_f$  son descendientes de sólo 2 grupos. En otras palabras, más o menos como en el caso precedente, la población en  $a_f$  desciende de un número limitado de grupos iniciales.

### 3.3. Evolución con muertes por causas externas: $E \neq 0$

Los dos casos estudiados requieren la hipótesis arbitraria  $B = D$ , independientemente del número de individuos  $N_i$  del grupo. La idea fundamental al separar las muertes por causas externas (MCE) de las muertes por causas naturales (MCN), es que pueden generar una autorregulación del número de individuos por grupo alrededor de un valor  $N^*$  tal que  $B = D + E(N^*)$ , con  $E(N_i)$  definido en la Ec. (6). Como en los casos evaluados anteriormente, comenzamos adoptando  $\tilde{N} = 50$ . Se realizó un primer cálculo consistente en 200 corridas de 1000 grupos cada una, con  $B = 0,05$ ,  $D = 0,04$ , o sea  $S = 0,01$ ,  $f = 0,3$  y donde la población de equilibrio coincide con la inicial, es decir,  $N^* = 50$ . En este cálculo, no mostrado por razones de espacio, todos los grupos se extinguen rápidamente. Esto sigue ocurriendo si se reduce la incidencia de MCE sobre la mortalidad total aumentando el valor de  $D$ , o en forma equivalente, reduciendo el valor de  $S$ . En estos casos todos los grupos se extinguen antes de  $a_f$  incluso para casos tan extremos

como  $S = 0,001$ , y  $S = 0,0001$ . Sólo para  $S = 0,00001$ , se observa que algunos pocos grupos sobreviven para  $a = a_f$  con una población total muy reducida respecto de la inicial. Este resultado puede parecer sorprendente porque estos casos difieren muy poco del caso  $E = 0$ . Sin embargo, el efecto del factor  $N_f/N^*$  se hace importante. Si recordamos que para el caso  $E = 0$ , con  $B = D = 0,05$  (Sección 3.1), el número medio de individuos de los grupos sobrevivientes en  $a_f$  fue  $123\tilde{N}$ , resulta clara la importancia del término introducido. En efecto, para  $N = 123\tilde{N}$  se tendría, incluso para  $S = 0,00001$ , una tasa negativa media (ec. 5) dada por  $123 S = -1,23 \cdot 10^{-4}$ . Esto significa que la evolución analizada en la sección 3.1 sería considerablemente perturbada incluso en el caso de un valor tan bajo de  $S$ .

La extinción de la población en los casos considerados se debe a que si bien  $N_i$  adopta el valor medio  $N^*$  (en estos casos igual a  $\tilde{N}$ ), las fluctuaciones alrededor de  $N^*$  debidas a los términos azarosos son bastante grandes como para muy pronto una fluctuación negativa produzca la extinción del grupo. Denominaremos inestables a situaciones de este tipo.

Dentro del modelo existen básicamente dos formas para llegar a situaciones estables: la primera es incrementar  $N^*$  llevándolo a un valor  $N^* = n\tilde{N}$ ; la segunda es reducir la amplitud de las fluctuaciones bajando los valores de  $f$ .

La primera implica que el valor inicial de  $R$  (ec. 7) debe ser distinto de cero. En un primer análisis mantendremos fijos (además de  $f$ ),  $B = 0,05$  y  $D = 0,04$ , de modo que para  $N_i = N^*$  se tiene siempre  $E(N^*) = S = 0,01$ . El caso  $n = 2$  sigue siendo inestable en el sentido aclarado arriba; pero  $n = 3$ , con una población de equilibrio  $N^* = 150$ ) es estable y desde luego los son caso con valores de  $n$  mayores.

La segunda posibilidad, o sea la reducción de valores de  $f$ , permite obtener situaciones estables incluso con  $n = 1$ .

Para explorar las condiciones de estabilidad, se consideró, para una dada combinación de  $n$  y  $f$ , un conjunto de 100 poblaciones, con  $\tilde{N} = 50$  individuos,  $B = 0,05$ ,  $D = 0,04$ , y se contó, luego de un tiempo  $a_f = 50000$ , cuantas poblaciones sobreviven. La Figura 6 muestra los resultados, donde se consideró  $1 < n < 10$  y  $0,2 < f < 0,9$ . La combinación de parámetros  $(n, f)$  para los cuales sobreviven el 100% de los grupos está limitada a la Región I, bordeada con una línea sólida. Dentro de la región de inestabilidad distinguimos dos regiones: en la región II entre un 99 % y un 11% de grupos sobreviven; en la III menos del 11%. Es claro que para un dado  $n$ , si aumentan las  $f$ , la población termina por ingresar en la zona de inestabilidad. En cambio, para un dado  $f$ , el aumento de  $n$  hace más probable que la población sobreviva.

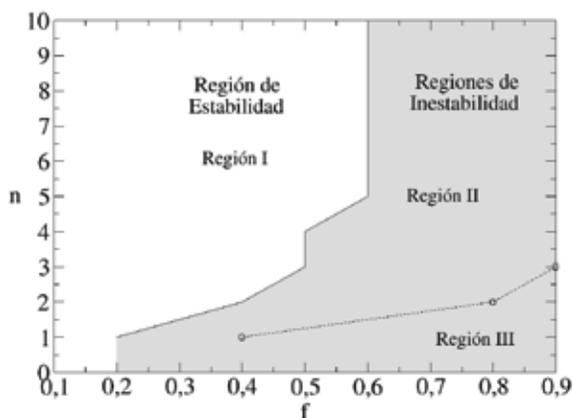


Figura 6: Zonas de estabilidad en un mapa  $n$  versus  $f$ . La línea sólida separa la Región de Estabilidad de la Región de Inestabilidad. La línea punteada separa, dentro de la Región de Inestabilidad, los casos en los que sobreviven entre un 99 % y un 11% de las poblaciones (Región II) y los casos en que la supervivencia es menor al 11% (Región III).

Se analizó la estabilidad para otras dos combinaciones de las tasas  $B$  y  $D$ . La Figura 7 muestra las regiones de estabilidad para  $B = 0,03$ ,  $D = 0,02$ , es decir para un caso en que la diferencia entre ambas es la misma que para el caso  $B = 0,05$ ,  $D = 0,04$ . El límite que separa la región estable de la inestable (línea punteada) se ha desplazado hacia valores de  $f$  mayores.

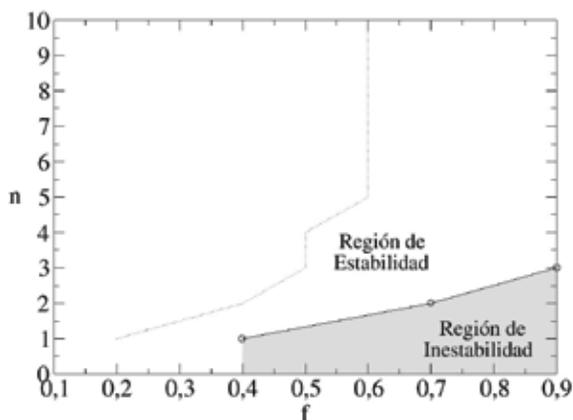


Figura 7: Zonas de estabilidad en un mapa  $n$  versus  $f$ , para  $B = 0,03$  y  $D = 0,02$ . El límite que separa las regiones de Estabilidad y de Inestabilidad (línea punteada) se ha desplazado respecto del caso con  $B = 0,05$  y  $D = 0,04$  (línea sólida).

La Figura 8 muestra la zona de estabilidad para el caso  $B = 0,03$  y  $D = 0,024$ , es decir manteniendo la misma razón entre las tasas que para el caso  $B = 0,05$  y  $D = 0,04$ . Aquí observamos que el límite que separa la región estable de la inestable (línea punteada) se ha desplazado en menor medida que en el caso  $B = 0,03$  y  $D = 0,02$ .

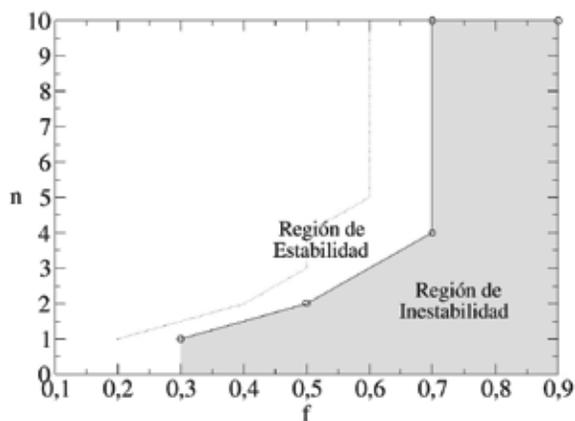


Figura 8: Zonas de estabilidad en un mapa  $n$  versus  $f$  para  $B = 0,03$  y  $D = 0,024$ . El límite de la región de estabilidad (línea punteada) se ha desplazado moderadamente respecto al caso con  $B = 0,05$  y  $D = 0,04$  (línea sólida).

Es interesante ver, en una situación autorregulada como la estudiada, la distribución de los grupos por números de individuos que los integran. La Figura 9 muestra el número de grupos que para  $a = a_f = 50000$  años, cuentan con el número de individuos  $N_{JS}$  para el caso estable (todos los grupos sobreviven)  $B = 0,05$ ,  $D = 0,04$ ,  $n = 3$  ( $N^* = 150$ ) y  $f = 0,3$ .

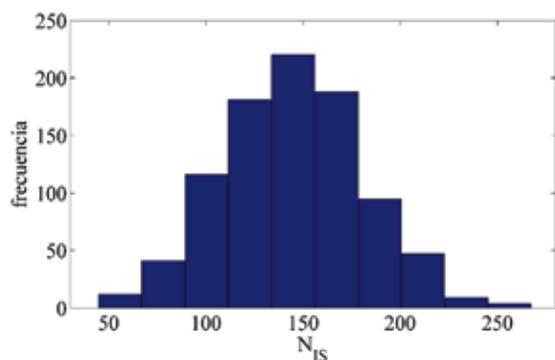


Figura 9: Distribución de grupos por número  $N_{JS}$  de individuos sobrevivientes para el caso  $B = 0,05$ ,  $D = 0,04$ ,  $n = 3$  y  $f_k = 0,3$ . En este caso sobreviven todas las poblaciones (caso estable).

Nótese como la distribución es cualitativamente diferente de las encontradas para los evoluciones estudiadas en las secciones precedentes (Figuras 2 y 5) Tiene la forma de una campana centrada en  $N^* = 150$ , con un semiancho del orden de  $\pm 50$  alrededor de ese valor.

#### 4. CONCLUSIONES

Hemos estudiado la evolución de una población dividida en grupos que no interactúan entre sí, caracterizada por tasas de natalidad y mortalidad altas (por ejemplo 0,05/año) equilibradas entre sí de modo que la tasa neta media sea mucho más pequeña que cada una por separado. La alternancia puramente azarosa de situaciones positivas o negativas de la tasa neta alrededor de un valor medio nulo

durante lapsos (LTC), de duración, también azarosa (en nuestros cálculos en promedio 30 años), dentro de los cuales las tasas se suponen constantes, puede producir una importante deriva de la población, a diferencia de lo que sucedería si la tasa fuese fija y nula.

El cálculo de la evolución de 1000 grupos inicialmente integrados por igual número relativamente pequeño de individuos (50 en los cálculos presentados) muestra que la población total crece, pero tiende a concentrarse en un número de grupos progresivamente menor. Después de un par de miles de LTC, sólo sobrevive un pequeño porcentaje de los grupos, con número de individuos en promedio muy alto. Pero la distribución de grupos sobrevivientes en función del número de individuos que los integran al término del período estudiado ( $a = a_f = 50000$  años) es extremadamente ancha, abarcando grupos entre un centenar de individuos y decenas de miles de individuos. Debe destacarse que los grupos no interactúan entre sí y que, salvo el azar, no existen factores que privilegian ciertos grupos respecto de otros. El resultado es robusto, en el sentido que repitiendo el cálculo 200 veces (obviamente, con diferentes componentes azarosas) se llega a resultados cualitativa y cuantitativamente parecidos, con modas bien definidas. La entidad del efecto es tanto mayor cuanto mayores son las tasas. Puede hablarse entonces de derivas sistemáticas, un ejemplo teórico de cómo el simple azar conduce a la supervivencia de unos pocos grupos entre muchos.

Por otra parte, la incorporación de la subdivisión de grupos grandes en grupos menores modifica las derivas pero no las elimina. Con las mismas tasas que en el caso precedente, la población total crece ligeramente más que en el caso precedente, pero el número de grupos crece más que la población total, de modo que el número de individuos por grupo (que presenta una distribución bastante dispersa entre 10 y 100) tiende, aunque levemente, a reducirse. Es destacable que, para  $a = a_f = 50000$  años los grupos sobrevivientes, si bien muy numerosos, se han originado a partir de un número reducido de grupos ancestros originales, del mismo orden del número de grupos sobrevivientes del caso anterior. La gran mayoría de los grupos originales no genera, en cambio, grupos sobrevivientes.

Finalmente, se ha estudiado el efecto de un mecanismo de autorregulación del número de individuos en cada grupo, consistente en suponer que una fracción de la tasa de mortalidad se debe a muertes por causas externas (MCE) y que esa fracción es proporcional al número  $N$  de individuos que integran el grupo. De este modo la tasa neta media se anula sólo para un valor determinado  $N = N^*$ , que funciona como atractor o población de equilibrio. La presencia de los términos azarosos, hace que  $N$  fluctúe alrededor de  $N^*$ .

Bajo ciertas condiciones, que denominamos de inestabilidad, más o menos pronto se da una fluctuación negativa que origina la extinción del grupo, mientras que esto no sucede en condiciones de estabilidad. El límite entre ambas condiciones depende seguramente de  $N^*$  y de la amplitud de las variaciones al azar, pero aun no hemos explorado otras posibles dependencias. En los casos estables se obtienen distribuciones en forma de campanas bastante simétricas (alrededor de  $N^*$ ) del número de

grupos en función del número de individuos que los integran. Debe notarse que, si en una situación de equilibrio, se reduce la razón entre la tasa de MCE y la de nacimientos, por ejemplo merced a cambios en la organización social, se origina un nuevo valor de equilibrio, mayor que el precedente, hacia el cual  $N$  tiende rápidamente. Desde luego, lo opuesto ocurre si por alguna

razón dicha razón se incrementa. Un cambio en este último sentido podría llevar a una condición de inestabilidad que implicaría la extinción.

Si bien los cálculos reportados se refieren a situaciones muy esquemáticas, pensamos que pueden ser útiles como aportes a la comprensión de la evolución de la población humana durante el Paleolítico Inferior y Medio.

## Bibliografía

- (1) Pennington, 2001. Hunter-Gatherers. An Interdisciplinary Perspective. Capítulo 7. Cambridge University Press.
- (2) Daniel Garrigan, Sarah B. Kingan, Maya M. Pilkington, Jason A. Wilder, Murray P. Cox, Himla Soodyall, Beverly Strassmann, Giovanni Destro-Bisol, Peter de Knijff, Andrea Novelletto, Jonathan Friedlaender and Michael F. Hammer, Inferring Human Population Sizes, Divergence Times and Rates of Gene Flow From Mitochondrial, X and Y Chromosome Resequencing Data, *Genetics* 177: 2195–2207 (December 2007).
- (3) Jean-Pierre Bocquet-Appel, Pierre-Yves Demars, Lorette Noiret, Dimitry Dobrowsky, Estimates of Upper Paleolithic meta-population size in Europe from archaeological data, *Journal of Archaeological Science* 32 (2005) pp 1656-1668.
- (4) Kim Hill\*, A.M. Hurtado, R.S.Walker. High adult mortality among Hiwi hunter-gatherers: implications for human evolution. *Journal of Human Evolution* 52 (2007) 443-454.
- (5) Marcus J. Hamilton, Bruce T. Milne, Robert S. Walker, and James H. Brown. Nonlinear scaling of space use in human hunter–gatherers. *PNAS*, vol 104 N°11. pp 4765-4769. 2007.
- (6) J. Rial, R. Pielke sr., M Beniston, M. Claussen, J. Canadell, P. Cox, H. Held, N. de Noblet-Ducoudré, R. Prinn, J. Reynolds y J. Salas, *Climatic Change* 65: 11–38, 2004.
- (7) Boyce, Mark S., Haridas, Chirakkal V., Lee, Charloatte T. and the NCEAS. Stochastic Demography Working Group. Demography in an increasingly variable world. *Trends in ecology and evolution*. Vol. 21, No. 3, 141-148. 2006.