Universidad Politécnica de Madrid

Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica, Alimentaria y
de Biosistemas

**Sobre como la evolución permite transitar entre
interacciones ecológicas: un modelo de dinámica
de poblaciones unificado**

Tesis Doctoral

Luciano Stucchi Portocarrero
Máster en Física de Sistemas Complejos
Magíster en Física
Licenciado en Física

2019

Grupo de Sistemas Complejos
Departamento de Ingeniería Agroforestal
Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica, Alimentaria y
de Biosistemas

**Sobre como la evolución permite transitar entre
interacciones ecológicas: un modelo de dinámica
de poblaciones unificado**

Luciano Stucchi Portocarrero
Máster en Física de Sistemas Complejos
Magíster en Física
Licenciado en Física

Director: Javier Galeano Prieto
Doctor en Ciencias Físicas

2019

Índice general

Agradecimientos	9
Resumen	11
<i>Abstract</i>	13
Introducción	15
1. Marco teórico	21
1.1. Modelos de dinámica poblacional	21
1.1.1. Secuencia histórica	27
1.1.2. Hacia un modelo unificado	38
1.2. Transiciones ecológicas	40
1.2.1. Transiciones ontogénicas	40
1.2.2. Transiciones estacionales	42
1.2.3. Transiciones evolutivas	43
1.2.4. Factores que afectan las transiciones ecológicas	48
1.3. Evolución	53
1.3.1. Secuencia histórica	54
1.3.2. La endosimbiosis de Margulis	57
1.3.3. Modelo de dinámica adaptativa	58
2. Materiales y métodos	63
2.1. Modelo generalizado de dinámica poblacional	64
2.2. Propiedades dinámicas	66
2.2.1. Modelo de una población	67
2.2.2. Modelo de dos poblaciones	69

2.3.	Propiedades espaciales	74
2.3.1.	Patrones de Turing	77
2.3.2.	Presas autocatalíticas sin interacciones intraespecíficas . .	79
2.3.3.	Presas autocatalíticas con interacciones intraespecíficas .	79
2.3.4.	Depredadores autocatalíticos	80
2.3.5.	Inestabilidad generada por difusión	81
2.4.	Modelo evolutivo de dinámica adaptativa	82
2.4.1.	Regiones viables donde puede darse la evolución	84
2.4.2.	Modelo evolutivo para dos especies microbianas	90
2.4.3.	Dinámica adaptativa	96
2.4.4.	Regiones permitidas por la dinámica adaptativa	99
3.	Resultados	103
3.1.	Regímenes ecológicos permitidos por el modelo generalizado . . .	104
3.1.1.	Extensión del modelo logístico mutualista	104
3.1.2.	Catálogo de comportamientos del modelo generalizado con interacciones intraespecíficas	106
3.2.	Patrones espaciales del modelo generalizado	122
3.2.1.	Resultados del análisis de estabilidad lineal	122
3.2.2.	Simulaciones numéricas	124
3.3.	Caso aplicado del modelo	137
3.3.1.	Sistema ecológico Silene-Hadena-parasitoide	139
3.3.2.	Aplicación del modelo en el sistema	147
3.4.	Dinámica adaptativa aplicada a las transiciones ecológicas	152
3.4.1.	Distribución de transiciones	154
3.4.2.	Catálogo de transiciones simuladas	161
3.4.3.	Comparación con transiciones documentadas	167
4.	Discusión y conclusiones	179
4.1.	Sobre el modelo generalizado	179
4.1.1.	Cooperación y el Efecto Allee	181
4.1.2.	Cooperación y su influencia en las interacciones interes- pecíficas	181
4.1.3.	Competición y su influencia en las interacciones interes- pecíficas	182
4.1.4.	Propiedades espaciales del modelo	183
4.2.	Sobre la aplicación del modelo general a un sistema ecológico . .	184
4.3.	Sobre la evolución y las transiciones ecológicas	186
4.4.	Conclusiones	188

4.5. <i>Conclusions</i>	190
4.6. Trabajos futuros	192
A. Datos - Dinámica espacial	195
A.1. Adimensionalización del sistema especial generalizado presentado en la sección 2.3	195
A.2. Valores numéricos de la 3.2	196
B. Datos - Modelo aplicado	199
B.1. El rol de las plantas macho del sistema Silene-Hadena	199
B.2. Valores numéricos de la sección 3.3.2	200
Bibliografía	205
Índice de tablas	219
Índice de figuras	220

Agradecimientos

En primer lugar, le agradezco a Mariella, pues por ella vine a Madrid en el 2014 y ese fue el primer gran paso para iniciar esta aventura. Pero su rol va mucho más allá de eso, ella ha sido una gran amiga desde hace casi veinte años y en estos últimos cinco fue el hombro donde me apoyé, el «oso de peluche» al que le hablé y sin el cual nunca habría podido realizar el doctorado. Ella está en los cimientos de este trabajo y siempre se lo reconoceré así.

Le agradezco a mis padres, Ana María y Santiago, porque ellos están en la base de quien soy y he vivido gracias a su apoyo, cariño, orgullo y entusiasmo, no solo estos cinco años, sino los treinta y ocho que tengo encima. Por lo mismo, a mi familia, Marcelo, Judith, Santiago, Fernando y Yasmín, Santi y Fiore, Vilma, Martha y Maruja, les agradezco su paciencia, cariño y apoyo durante todo este tiempo. En especial, a Marcelo, le agradezco por su interés en mi trabajo y por todo lo que me ha enseñado. Soy el profesional que soy gracias a él.

También le agradezco a quienes me recibieron aquí, en Madrid, como amigos y colegas, a Natalia, Enrique, Elena, Víctor y Mirella. A Ángel y Matías, amigos muy queridos a quienes redescubrí aquí y han sido un soporte emocional inmenso. A Juan Carlos, porque siempre me tendió la mano y fue gracias a esa primera conversación que tuvimos que decidí estudiar en la UPM. A Jose, porque mucho de este trabajo se ha hecho gracias a él. A Juanma, David y Ana, porque me hicieron sentir parte de ellos y convirtieron mi día a día, en el café y en los almuerzos, en la costumbre más cómoda y familiar. A Javi, porque además de maestro, ha sido un gran amigo, un ejemplo de magnífica persona y de excelente profesional, alguien a quien puedo aspirar a ser.

A mis grandes amigos de la vida, Güero, Pili, Guillermo y Ale, porque cada uno me apoyó, escuchó y comprendió, a su manera y con sus excentricidades,

porque me recibieron, despidieron y hasta visitaron, siempre con el mayor entusiasmo. Porque me escucharon hasta la última palabra sobre mi trabajo; porque me creyeron. A Larita, porque cada año me dio la oportunidad de volver a conocerla, de aprender con ella y ahora me espera con Pablito, para seguir conociéndonos y aprendiendo juntos. A Tali y Oskar, porque siempre me hicieron sentir en casa, a pesar del tiempo y la inevitable distancia.

Tengo un agradecimiento especial para todos los miembros de la Universidad del Pacífico, que desde su lugar me apoyaron en este proceso, sobre todo Carlos, Fernando, Edgardo, Christian, Elsa, Cynthia, David, Miguel C., Moisés y María Inés. A Patty Armas, porque como columna vertebral de la Facultad de Ingeniería, me ha apoyado de todas las formas posibles, tanto en los periodos de estudio, como en las temporadas que pasé en Lima. A Patty Sabroso, porque no solo me ha ayudado, una y otra vez, siempre con una enorme sonrisa y su infinita paciencia, sino porque en estos años se ha convertido en una verdadera amiga. A Michelle, porque confió en mí, incluso cuando yo mismo no lo hacía, porque siempre me apoyó de la forma más precisa, como solo una verdadera líder es capaz de hacerlo.

A Marilú, porque sin ella no estaría aquí ahora.

Y a Luis, mi compañero, mi mejor amigo, el amor de mi vida. Porque has sido mi motor, mi combustible y mi meta, durante estos años y todos los que vendrán. Porque había dejado mi puerta entreabierta y entraste tú sin avisar. Porque soñar no cuesta nada, soñar y nada más, con los ojos abiertos. *Don't get me wrong, if I'm acting so distracted, I'm thinking about the fireworks that go off when you smile.* Porque estuviste ahí y estuviste aquí, siempre al otro extremo de nuestro hilo rojo. Y ahora, ya vuelvo a casa, contigo y nuestros dos hijitos gatunos.

Resumen

En esta tesis presentamos el modelo unificado de dinámica de poblaciones que hemos desarrollado y que es capaz de representar cualquier interacción ecológica entre poblaciones de organismos vivos. Mostramos también, como este modelo permite representar, por medio un mecanismo evolutivo, la forma en que se dan las transiciones entre regímenes ecológicos.

La dinámica de poblaciones es el estudio del comportamiento, temporal y espacial, que siguen el colectivo de individuos de una especie, a partir de las interrelaciones que se dan entre estos y con su entorno. Se trata de una disciplina fenomenológica por excelencia, pues resulta de la confluencia de diversas ramas de las ciencias naturales, como la ecología y la biología, por el lado experimental y como objetos de la investigación, así como de la física y las matemáticas, por el lado teórico y como los sujetos del estudio. Este es un campo de investigación de indiscutible vigencia, dada la cada vez más relevante importancia del cuidado del medio ambiente y el impacto que tenemos nosotros, como seres humanos, en la biodiversidad y el equilibrio de la biosfera.

Las relaciones entre las poblaciones de organismos vivos no son estáticas, ni inmutables. Tanto por cuestiones relativas al entorno —i.e. factores climáticos o geológicos—, como por los efectos de la civilización humana, las interacciones ecológicas están bajo constante presión y sometidas a diversos estímulos de cambio. Estas presiones externas subyacen el motor del fenómeno biológico de la evolución, de modo que las relaciones ecológicas están sometidas también a este proceso. De este modo, un entendimiento profundo de la dinámica de poblaciones no solamente requiere de un marco teórico capaz de representar cualquier relación ecológica, sino también de un mecanismo matemático que permita modelar y explicar cómo se dan las transiciones entre dichas relaciones.

En esta tesis presentamos los resultados de las investigaciones que hemos llevado a cabo en esa dirección. Por un lado, presentamos un modelo teórico, construido desde el modelo «logístico-mutualista» a partir de extender la apli-

cabilidad de este e incorporar relaciones intraespecíficas directas. Mediante este modelo somos capaces de representar cualquier relación ecológica, de manera robusta y presentando soluciones nuevas respecto de otros modelos anteriores. A partir de las relaciones intraespecíficas directas, podemos explicar el «efecto Allee» y la aparición de patrones espaciales producidos mediante la inestabilidad por difusión.

Adicionalmente, aplicamos el modelo al estudio de un caso ecológico real, el sistema «*Silene-Hadena*», en el que evaluamos el rol que cumple un tercer elemento, los parasitoides. El sistema «*Silene-Hadena*» es un sistema ecológico relevante, no solo porque los sistemas de polinización representan el arquetipo de relación mutualista, sino porque en particular, un sistema de este tipo, ofrece matices bastante más profundos de la relación mutualista. En este sistema —llamado *nursery pollination*— se alternan los beneficios de la polinización que realizan los insectos, con los perjuicios que causa la depredación que estos hacen de su contraparte vegetal. Se trata de un juego que alterna entre mutualismo y antagonismo y donde un participante adicional, como los parasitoides del insecto polinizador, pueden ayudar a equilibrar las relaciones hacia un resultado beneficioso —neto— para todos. Tener un modelo de relaciones ecológicas unificado nos ha permitido modelar este sistema, con todas sus relaciones ecológicas, dentro de un mismo esquema teórico.

Finalmente, para poder modelar las transiciones entre regímenes ecológicos fue necesario identificar un mecanismo matemático capaz de representar un proceso evolutivo de selección natural. Para ello, se recurrió al modelo matemático de la Dinámica adaptativa. Con este marco teórico, se diseñó un «modelo juguete» sobre la base de las interacciones de dos organismos microbianos —muy— sencillos, pero que nos ha permitido obtener algunas intuiciones de cómo se da la evolución de las relaciones ecológicas dentro de nuestro modelo unificado. De este modo, nuestros resultados ofrecen un mecanismo que se asemeja a algunos casos documentados en la bibliografía que estudia estos procesos, cada vez más amplia gracias al auge de los análisis filogenéticos.

Abstract

In this thesis, we present a unified model of population dynamics we have developed and that is capable of representing any ecological interaction among populations of living organisms. We also show how this model allows to represent, by means of an evolutionary mechanism, the way in which transitions between ecological regimes occur.

Populations dynamics studies the temporal and spatial behavior that groups of organisms follow, from the interrelationships that occur between them and with their environment. It is a phenomenological discipline par excellence, as it results from the confluence of diverse branches of some natural sciences, such as ecology and biology, on the experimental side and acting as research objects, as well as physics and mathematics, on the theoretical side and acting as the subjects of the study. This is a research field of current relevance given the increasingly importance of environmental concern and the impact we have, as human beings, on the biodiversity and the balance of the biosphere.

The relationships between the populations of living organisms are not static or immutable. Either by factors related to the environment—that is, climatic or geological— or for the effects of human civilization, ecological interactions are under constant pressure and subjected to changes due to diverse stimuli. This external pressure underlies the core of the biological phenomena known as evolution, so that ecological relations undergo evolutionary transitions as well. Therefore, a deep understanding of population dynamics not only requires a theoretical framework capable of representing any ecological relationship, but also a mathematical mechanism that allows evolutionary transitions among ecological interactions.

In this thesis we present the results of the research we have conducted in this direction. First, we present a theoretical model, built based on the «logistic-mutualist» model, by extending its applicability and incorporating direct intraspecific interactions. Therefore, this model is also able to represent any ecological

relationship in a robust way and to present novel solutions compared to other previous models. From the addition of direct intraspecific interactions, we can explain the «Allee effect» and the appearance of spatial patterns caused by diffusion-driven instability.

In addition, we use our model to study a real ecological case, the «Silene-Hadena» system, in which we evaluate the role played by a third party, the parasitoids. The «Silene-Hadena» is a relevant ecological system, not only because pollination represents the archetype of mutualistic relations, but because in particular, a system of this type, offers deep insights on mutualism. In this system -called *nursery pollination*- the involved species alternate the benefits of insect pollination, with the harms caused by predation of the plants counterpart. It is a game that alternates between mutualism and antagonism and where an additional player, such as pollinator parasitoids, might help balancing the interactions towards a net beneficial outcome for everyone. Having a unified model of ecological relations allowed us to model this system, with all its ecological relationships, within a single theoretical framework.

Finally, we identify a mathematical mechanism capable of carrying out the evolutionary process of natural selection. For this, we used the mathematical model of Adaptive Dynamics. Within this theoretical framework, we designed a «toy model» on the basis of the interactions of two —very simple— microbes, but that has allowed us to obtain some intuitions of how the evolution of ecological relationships occurs within our unified model. This way, our results offer a mechanism that resemble some cases found in the bibliography, which continuously increases due to the rise of phylogenetic analysis.

Introducción

El estudio de la dinámica poblacional es una de las aplicaciones más importantes y trascendentes que han tenido, desde su origen, la dinámica no-lineal y los sistemas de ecuaciones diferenciales. En la presente tesis ofreceremos una revisión crítica al modelo logístico mutualista de García-Algarra et al. [2014], con la idea de extenderlo y generalizarlo a otro tipo de relaciones entre poblaciones que no sean mutualistas, i.e. relaciones interespecíficas antagonistas y competitivas, y considerando las autointeracciones o interacciones intraespecíficas directas. Realizaremos el análisis dinámico, temporal y espacial, de este modelo unificado, para mostrar que es capaz de representar cualquier interacción ecológica de manera robusta —i.e. sin necesidad de forzar un ajuste fino de los parámetros— y explorar qué nuevas soluciones aparecen cuando se incorporan las autointeracciones, procesos biológicos que usualmente se ignoran en los modelos de ecología. Veremos también que es posible aplicar este modelo para estudiar un sistema ecológico de tres especies, el sistema *Silene-Hadena*, en el que están involucrados un insecto polinizador, la planta que poliniza y le sirve de alimento y un grupo de insectos parasitoides que afectan al primero. Este estudio servirá para comprobar la viabilidad del modelo y nos permitirá identificar qué rol cumplen los parasitoides en el equilibrio de dicho sistema ecológico [Force y Thompson, 1984, Elzinga et al., 2003, Crabb y Pellmyr, 2006, Nunes et al., 2018].

Adicionalmente, presentaremos un mecanismo que encajará con el modelo logístico generalizado que se propone, para poder describir las transiciones que se producen entre las diferentes relaciones que ocurren entre especies, a partir de un mecanismo coevolutivo, la dinámica adaptativa. Estas transiciones se encuentran entre los procesos más interesantes que se han estudiado en las últimas décadas, relacionados con el equilibrio ecológico —generalmente de microorganismos— y mecanismos de adaptación y supervivencia a efectos perniciosos o cambios drásticos en el ambiente. Más aún, estas transiciones entre relaciones en

las especies han sido también indicio para postular modelos de evolución, como la endosimbiosis de Margulis [Sagan, 1967, Margulis, 1996, Margulis y Dolan, 2002, Margulis y Sagan, 2002].

De los resultados presentados en esta tesis, se han publicado los correspondientes al estudio del sistema *Silene-Hadena* en: *The role of parasitoids in a nursery-pollinator system: A population dynamics model* en la revista académica *Ecological Modelling*, número 396, pp. 50-58 [Stucchi et al., 2019]. Además, se han enviado a revisión los correspondientes al análisis dinámico, a la revista académica *Journal of Theoretical Biology* y al análisis espacial, a la revista *Physical Review E*. Los resultados del modelo evolutivo están todavía escribiéndose para poder enviarse a una revista académica generalista. En toda esta tesis hemos usado tanto el software Mathematica como Python.

Objetivos de la tesis

En la presente tesis hemos trazado el siguiente objetivo general: desarrollar un modelo de dinámica de poblaciones capaz de representar cualquier interacción ecológica y que pueda, a su vez, incorporar un mecanismo evolutivo que permita transitar entre estas.

A partir de este, hemos trazado los siguientes objetivos específicos:

1. Extender la aplicabilidad del modelo de dinámica poblacional de García-Algarra et al. [2014] para utilizarlo no solo con interacciones mutualistas, sino también antagonistas y de competencia. Ello implicará demostrar que el modelo tiene soluciones estables en cualquiera de estos regímenes ecológicos y que es robusto, es decir, que las soluciones se pueden determinar sin necesidad de realizar un ajuste fino de los parámetros.
2. Construir un modelo más general, a partir de incorporar las interacciones intraespecíficas directas entre los miembros de las poblaciones. Esto requerirá cumplir los mismos requisitos de estabilidad y robustez que exigimos antes.
3. Estudiar las propiedades dinámicas estructurales del nuevo modelo, para identificar qué nuevos fenómenos puede explicar, a diferencia de sus predecesores.
4. Estudiar las propiedades espaciales del nuevo modelo, cuando se introduce el mecanismo de difusión, para identificar si se producen inestabilidades y

patrones de Turing. Este estudio deberá comparar los resultados obtenidos con los que se conocen de otros modelos anteriores o equivalentes.

5. Probar la utilidad de nuestro modelo aplicándolo al estudio de un sistema ecológico que requiera de un marco teórico general por estar compuesto de diferentes tipos de interacciones ecológicas.
6. Construir un «modelo juguete» utilizando un mecanismo matemático que modele los procesos evolutivos asociados a la selección natural y que podamos engranar con nuestro modelo de dinámica poblacional, para representar las transiciones entre regímenes ecológicos.
7. Contrastar los resultados obtenidos de nuestro modelo unificado con los casos bibliográficos de transiciones entre regímenes ecológicos, a modo de identificar la capacidad predictiva de nuestra propuesta teórica.

Estructura de la tesis

La tesis está dividida en cuatro capítulos, además de esta Introducción y dos apéndices finales. A continuación explicaremos el contenido de cada capítulo y su relación con los objetivos.

En el capítulo 1, Marco teórico, partiremos presentando un breve desarrollo de lo que estudia la dinámica poblacional y de su historia, para entender el contexto en el cual se sitúa el modelo logístico-mutualista y por qué tiene sentido desarrollar un modelo unificado a partir de este. Haremos una breve revisión de cuáles son los diferentes tipos de regímenes ecológicos que pueden darse entre poblaciones, para poder describir cómo se modelan estos desde la dinámica poblacional. Plantearemos las limitaciones que tiene el modelo logístico-mutualista y en qué sentido debería plantearse la generalización de este, para lograr un modelo de interacciones ecológicas unificado. En este capítulo presentaremos también cómo se dan las transiciones entre regímenes ecológicos, los tipos de transiciones que pueden darse —ontogénicas, estacionales y evolutivas—, para presentar a continuación una síntesis de los factores biológicos que pueden afectar dichas transiciones. El capítulo lo cerraremos presentando una breve secuencia histórica de la teoría evolutiva, especialmente de los mecanismos de selección natural y la endosimbiosis. Esto permitirá entender por qué recurrimos al modelo matemático de la dinámica adaptativa, que presentaremos luego, para engranarlo con nuestro modelo de dinámica poblacional.

En el capítulo 2, Materiales y métodos, presentaremos formalmente nuestro modelo unificado de dinámica poblacional y realizaremos el estudio de sus propiedades dinámicas y espaciales. Estos estudios serán breves, pues se tratarán de desarrollos analíticos matizados muy ocasionalmente de algún cálculo numérico, a modo de ejemplo. En ese mismo sentido, haremos el análisis de nuestro modelo bajo el enfoque evolutivo, para identificar si este permite pasar de un régimen ecológico a otro a través de cambios continuos de los parámetros. Con esto, presentaremos el «modelo juguete» que hemos construido desde la dinámica adaptativa, para acoplarlo de nuestro modelo de dinámica poblacional y evaluaremos si, una vez acoplados, ambos modelos pueden representar las transiciones que buscamos.

En el capítulo 3, Resultados, presentaremos primero todos los regímenes ecológicos que se pueden simular desde este modelo generalizado, como muestra de su robustez y versatilidad. Esta sección la hemos escrito y enviado como artículo y está bajo revisión. Luego, presentaremos los patrones espaciales que pueden aparecer en este sistema cuando se le provoca una inestabilidad debida a difusión. Esta sección la hemos escrito y enviado como artículo y está también bajo revisión. Presentaremos luego un caso de aplicación de este modelo generalizado en el estudio de un sistema ecológico, el sistema tripartito *Silene-Hadena*-parasitoide. Esto servirá como ejemplo para mostrar la utilidad del modelo, además de permitir dar una explicación plausible al rol que tienen los parasitoides en dicho sistema. Esta sección ya la hemos publicado como Stucchi et al. [2019]. Otro de los resultados será el estudio fenomenológico de las transiciones que se pueden modelar desde la dinámica adaptativa y el correlato que estos resultados ofrece con los casos bibliográficos. Esta última sección se encuentra en proceso de ser redactada y enviada a una revista académica generalista, debido a la relevancia y novedad de nuestros resultados.

Cerramos con el capítulo 4, que hemos dividido en Discusión, Conclusiones y Trabajos futuros. La tres secciones que componen la Discusión las hemos enfocado en debatir todos los aportes que presentan nuestros resultados a la dinámica de poblaciones, desde el punto de vista del modelo generalizado y sus propiedades, desde su aplicación a un caso ecológico y desde la perspectiva de la evolución de las transiciones ecológicas. Hemos escogido este formato, algo atípico para la Física, pero muy propio de la Ecología y Biología, justamente porque consideramos que esta tesis debe leerse y valorarse desde un enfoque totalmente interdisciplinario. En la Discusión buscamos tener puentes entre nuestro análisis y los resultados e interpretaciones que se dan desde otras disciplinas, aquellas justamente que forman nuestro objeto de estudio. Finalmente, en las Conclusiones presentamos un resumen de los resultados obtenidos en esta tesis y su

relación con los objetivos que trazamos al inicio. En Trabajos futuros, presentamos algunas ideas para explorar, sobre la base de lo que aquí hemos construido y que marcarán la dirección hacia la cual encaminaremos nuestra investigaciones.

Capítulo 1

Marco teórico

Como esta tesis está escrita a partir la confluencia de varias disciplinas, desde la ecología y biología hasta la física y las matemáticas, el marco teórico que presentamos a continuación lo hemos enfocado en describir la manera en que confluyen estas disciplinas, en los modelos de dinámica poblacional, las transiciones entre regímenes ecológicos y las teorías evolutivas. Nuestra intención es exponer aquellos elementos que se necesitan para entender nuestros objetivos, integrándolos de manera interdisciplinaria y saliéndonos de una visión estrictamente descriptiva de los aspectos biológicos o puramente abstracta de los aspectos matemáticos. Con este soporte teórico podremos construir luego los materiales y métodos que nos permitan obtener unos resultados orientados hacia nuestros objetivos.

1.1. Modelos de dinámica poblacional

En su icónica obra *La rebelión de las masas*, Ortega y Gasset cuenta que «[h]acia el año cuarenta y tantos, un emigrante meridional, nostálgico de su paisaje —¿Málaga, Sicilia?—, llevó a Australia un tiesto con una chumberita de nada. Hoy los presupuestos de Oceanía se cargan con partidas onerosas destinadas a la guerra contra la chumbera, que ha invadido el continente y cada año gana en sección más de un kilómetro» [Ortega y Gasset, 2013]. Aunque algo imprecisa, pues la chumbera —cualquier planta del género *Opuntia*— se introdujo en Australia a mediados del siglo XIX, esta anécdota del intelectual madrileño refleja uno de cientos o quizás miles de ejemplos de especies introdu-

cidas artificialmente en un ecosistema y que han terminado colapsándolo (Ver Figura 1.1).

Figura 1.1: Plaga de chumberas *Opuntia spp.* en Australia, especie introducida durante el siglo XIX y controlada mediante la introducción de una polilla parásita, el «gusano de la tuna» *Cactoblastis cactorum* (foto: CSIROscope).

¿Cómo cambia en el tiempo la población de una especie, en función al resto de especies de su ecosistema? ¿Cuánto sabemos acerca de la dinámica temporal de las relaciones entre estas especies? ¿Cuál será el rol que cumplirá dicha especie una vez que sea introducida y cómo podemos controlarla, si se convierte en una plaga? Hoffman et al. [1998] reportan precisamente cómo la introducción de otra especie, la polilla *Cactoblastis cactorum*, que antes había servido con éxito de mecanismo de control para frenar la proliferación de chumberas en Australia, no funcionó igual en el Parque Nacional Kruger, en Sudáfrica, si acaso terminó empujando en la dirección contraria. En lugar de erradicar las grandes aglomeraciones de chumbera —como ocurrió en el desierto australiano— aquí, la fragmentación de los ejemplares grandes, intensificó el brote de individuos más

jóvenes, incrementando su densidad y estimulando una producción más variada —y por tanto factible de ser más resistente— de frutos de chumberas.

¿Qué determina que la introducción de una nueva especie dentro de un ecosistema empuje hacia una mayor o menor estabilidad de este? Poder responder esta pregunta todavía resulta difícil. Existen numerosos estudios alrededor de especies introducidas en un ecosistema relativamente aislado que han empujado hacia una transformación radical de éste. Es usual en estos casos que se pueda intuir de antemano cuál podrá ser la función que cumpla la nueva especie respecto a las demás. Sin embargo, en algunos otros, los resultados pueden ser totalmente imprevistos. ¿Cómo se relacionan las especies entre sí y qué funciones pueden cumplir una respecto de otras? ¿Cómo se afectan los cambios temporales de una a partir de las relaciones que tenga establecidas con las demás?

Para responder estas preguntas se debe empezar por abordar la pregunta fundamental: ¿cómo cambia en el tiempo la población de una especie? Ya sea esta población de animales —incluyendo a los humanos—, plantas, hongos o cualquier otro organismo vivo, se trata de una cuestión de suma relevancia para poder entender el mundo. Para poder aprovecharlo —económica o científicamente— o evitar que este se aproveche de nosotros. Su relevancia no solo es contemporánea, pues le compete a los humanos desde el momento mismo en que éstos —como especie— recurren a la agricultura, la ganadería, a la caza y la pesca colectivas, entre otros mecanismos de supervivencia. Es cierto que la abundancia y riqueza de los ecosistemas no reflejaron esa importancia quizás hasta hace unos pocos siglos. Pero ya entrado el siglo XXI, la necesidad que se tiene por entender el comportamiento de las poblaciones y la dinámica subyacente a sus interacciones resulta imprescindible para poder seguir funcionando de manera sostenida en el planeta. El caso que se discute al inicio de esta sección es solo un ejemplo de la relevancia de este tema.

En este trabajo, cuando se estudie una especie, lo haremos desde el punto de vista del tamaño de su población —esto es de la cantidad de individuos que la constituyen— en un momento dado y como cambia en relación al tiempo. Dichos cambios ocurren a partir de dos posibles procesos: o bien nacen nuevos individuos, o bien mueren los que ya están presentes. En ese sentido, cuando se hable de las relaciones entre especies, nos interesarán aquellas acciones que hagan que una especie favorezca la reproducción o el desarrollo de la otra, o en todo caso, propicie la muerte o incapacidad de sus individuos. A eso se circunscribirá el beneficio o perjuicio que se causen y se relacionará indirectamente con los recursos —alimentos, nutrientes, energía— que una especie sea capaz de proveer o de extraer de la otra.

Al explorar las relaciones entre múltiples poblaciones, que se muestran por

medio de ejemplos en la Figura 1.2, son necesarias ciertas aproximaciones específicamente para una o dos de estas. En ese sentido, las etiquetas que usamos para categorizar los diferentes tipos de interacciones ecológicas dependen de cómo sea el resultado final —y promedio— para la población. Así, le llamaremos relación mutualista (ver Figuras 1.2 y 1.3) a aquella donde dos poblaciones se favorecen mutuamente en términos reproductivos, ya sea facilitándose recursos directamente o incrementando la obtención de estos desde el entorno. Una relación mutualista puede resumirse como una donde todas las poblaciones involucradas obtienen algún tipo de beneficio neto.

Por otro lado, está la relación antagonista (ver Figura 1.2), que es aquella en la que una población se beneficia de la otra, mientras esta última se ve perjudicada por aquel beneficio que se extrae a costa suya. Los dos paradigmas de relación antagonista son el parasitismo y la depredación. En el parasitismo, la población que obtiene un beneficio suele etiquetarse como parásita o huésped, mientras la otra es denominada la hospedadora o anfitriona. Estos términos refieren justamente a que la primera suele hospedarse dentro, sobre la superficie, o en las cercanías de la segunda. Pero siempre se encuentra en contacto físico, de modo que el beneficio que extrae es paulatino, constante y no necesariamente implica la muerte del anfitrión. Aquellos parásitos que provocan la muerte de su hospedador se denominarán parasitoides. Dentro del parasitismo se puede dar también el «cleptoparasitismo», en el que la población parásita roba el alimento —recién capturado o ya procesado— de la población parasitada, sin causarle un daño directo a esta. La depredación, por otro lado, relaciona una población depredadora que se beneficia de la población presa a partir de cazarla y comérsela. El efecto perjudicial aquí no viene de disminuir su tasa reproductiva, restarle recursos o dificultar su desarrollo, sino de eliminar individuos para alimentarse directamente de estos.

Un tercer tipo de relación será la comensalista (ver Figura 1.3). Esta relación es algo más difícil de describir, pues se trata de una en la que una población se beneficia de la otra, sin que esta segunda tenga algún tipo de efecto o esté al tanto de esto. Es una relación que podría pensarse como unilateral aunque esto no llega a ser del todo preciso. Según Leung: «[E]n la práctica, los comensalistas son indistinguibles de aquellos parásitos que perjudican al anfitrión comparativamente poco y de los mutualistas que exigen una inversión tan grande de recursos por sus servicios, que a las justas se compensa el beneficio que aportan.» [Leung y Poulin, 2008]. Esto implica que, en realidad, se puedan tener comportamientos que se aproximen a mutualistas o a parasitarios, que por su influencia comparativamente tan baja respecto al entorno, puedan ser considerados como comensalistas. De hecho, Miller plantea [Miller et al., 2006] que en

Figura 1.2: Regímenes ecológicos cuando consideramos dos poblaciones respecto del beneficio mutuo. Imagen superior izquierda: alacrán *Brachistosternus pegnai* comiendo una garrapata *Ornithodoros amblus* (foto: Marcelo Stucchi). Imagen superior derecha: hormiga alimentándose de un áfido (especies sin identificar, foto: Charles Chien). Imagen inferior izquierda: Gallinazos cabeza roja *Cathartes aura* se alimentan del cadáver de un guanay *Phalacrocorax bougainvillii* mientras un gallinazo de cabeza negra *Coragyps atratus* y dos gaviotas dominicanas *Larus dominicanus* esperan por sus respectivos turnos (foto: Judith Figueroa). Imagen inferior derecha: «gusano del tabaco» *Manduca sexta* infestada por larvas de la avispa parasitoide *Cotesia congregata* (foto: Betty Gray).

Figura 1.3: Mutualismos y comensalismo. Imagen superior izquierda: Larva de *Hadena bicruris* dentro de un fruto de *Silene sp.*, donde ha crecido luego de polinizarla (foto: Jeroen Voogd). Imagen superior derecha: hormiga alimentándose de un áfido (especies sin identificar, foto: Charles Chien). Imagen inferior izquierda: Zorro andino *Lycalopez culpaeus* comiendo restos de caballo doméstico (foto: Marcelo Stucchi). Imagen inferior derecha: Agaónidos -himenópteros- alrededor de un fruto de *Ficus sp.* (foto: Gregory G. y Mary Beth Dimijian).

una relación de parasitismo, si la población afectada negativamente desarrolla tolerancia en lugar de resistencia hacia su parásito, es posible que eventualmente la relación se decante en un comensalismo aparente. Sin embargo, esta relación camufla el hecho de que la población involucrada ha incurrido en un costo energético enorme para realizar esa adaptación, solo que esta se ha llevado a cabo no a nivel individual, sino de población, en una escala temporal bastante distinta a la que se representa en nuestros modelos. Un caso particular de comensalismo se da en las poblaciones que se relacionan con carroñeros, o los que se alimentan de sus excrementos y otros residuos. Si bien en estos casos la población cuyos cadáveres o desperdicios son utilizados como alimentos no se ve afectada directamente por la actividad de la otra, no podemos decir que no existe una relación entre ambas. Como se mencionó anteriormente, solo se está viendo una de las direcciones de una relación bilateral. Y aquí se considerará que es importante nunca desatender dicha bilateralidad.

Finalmente, otro tipo de relación que se podrá tener será la de competición (ver Figura 1.2). En la competición, ambas poblaciones involucradas se perjudican mutuamente, reduciendo su tasa reproductiva y debilitando su estabilidad y adaptación al entorno donde viven. En una relación competitiva, o bien ambas poblaciones pueden pelear por un mismo recurso, o bien ambas pueden depredarse mutuamente. El efecto neto es que ambas reducirán su crecimiento poblacional. Usualmente, este tipo de relación no es evaluada en ecosistemas de dos o menos poblaciones porque suele considerarse irrelevante —y hasta trivial— cuando la única estabilidad posible se da por medio de la extinción de una de las poblaciones, o de la extinción de ambas. Sin embargo, aquí veremos que este no es el caso siempre y que, de hecho, la competición es una interacción ecológica relevante y no trivial incluso en sistemas de solo dos especies.

El marco de referencia que hemos utilizado para estudiar matemáticamente cómo evolucionan las especies se conoce como modelos de dinámica poblacional. A continuación se van a introducir estos modelos, para ver cómo se manifiestan en ellos las relaciones entre poblaciones de especies. Eso será relevante también para cuando luego se quieran describir las transiciones entre dichas relaciones y la necesidad de un modelo que sea capaz de describirlas.

1.1.1. Secuencia histórica

Para situar esta tesis en su contexto, haremos un recuento de cómo se ha modelado la dinámica de poblaciones a lo largo del tiempo, para establecer algunos puntos clave que servirán en la discusión posterior. Al tratar solo con poblaciones de especies asexuales o monomorfas, donde los machos y las hembras se

comportan ecológicamente igual, el estudio de la dinámica de poblaciones tendió a ignorar las interacciones entre individuos, centrándose solo en los efectos generales, de toda la población [Mallet, 2012]. La línea principal de argumentación que presentamos aquí se centra, como lo explicó Turchin [2003], en que un modelo de dinámica de poblaciones es principalmente un modelo mecanicista, donde las interacciones individuales deberían dar lugar a la dinámica del grupo.

Malthus fue uno de los primeros autores —si acaso el primero en publicarlo—, que llamó la atención sobre el crecimiento exponencial de la población humana y las terribles consecuencias que esto podría tener [Malthus, 1798]. Sus hipótesis no se basaron en las interacciones individuales de las personas, ni de ninguna otra especie, sino en los cambios netos que diversas poblaciones humanas experimentaban en —o hasta— su época. Así, el cambio neto de una población fue modelado como una función $X(t)$, que dependía del tiempo y era estrictamente *markoviana*, es decir, que dependía exclusivamente del tamaño de la población anterior. En el límite continuo, esta formulación dio pie a una ecuación diferencial sencilla, $\dot{X}(t) = r_{ef}X(t)$, donde el parámetro r_{ef} , llamado **tasa efectiva** de crecimiento, sería una constante (con unidades de tiempo⁻¹) y reflejaría la diferencia entre los nacimientos y las muertes que experimenta la población, durante un intervalo de tiempo dado. En modelos posteriores, r_{ef} empezó a ser descompuesto en más términos, dándosele dependencia lineal, cuadrática o de otro orden, respecto de $X(t)$. Fisher [1930] lo denominó «parámetro Malthusiano de *fitness* darwiniana», aunque también se le ha llamado «función de respuesta» [Turchin, 2003]. Esta última será la denominación que usaremos aquí.

Verhulst [1838] propuso, casi medio siglo después de Malthus, un mecanismo que reflejara el hecho, además observado, de que la tendencia general de las poblaciones de cualquier especie no crece indefinidamente, ni decrece hasta llevarlas a la extinción. Para esto introdujo un término que reflejara un proceso de saturación, un efecto sobre la población que la regulara hasta que alcanzase su valor límite, aquel dado por una *capacidad de carga* de su entorno. Verhulst planteaba que el mecanismo de crecimiento de Malthus respondía a una tendencia imposible de ser mantenida mucho tiempo, debido a las limitaciones externas que necesariamente existen en cualesquiera espacios ecológicos donde las especies vivan [Verhulst, 1838]. Su argumento fue que cuando la población de una especie alcanza cierto tamaño, los recursos que consumen del ambiente habrán de volverse escasos y la presencia de los otros miembros de la misma población actuará entonces como un *freno*, el cual ralentizará progresivamente su crecimiento. En un determinado momento, la capacidad de carga del ambiente se habrá alcanzado y, en ausencia de perturbaciones externas, la

población se mantendrá constante. El mecanismo de Verhulst se puede ver como una modificación del modelo de Malthus, realizando una expansión lineal de la tasa efectiva de crecimiento. Esta tasa r_{ef} ahora comprendería una **tasa intrínseca** de crecimiento r_{in} y un *freno* intrínseco $a_{in}X(t)$, de modo que $r_{ef} = r_{in} - a_{in}X(t)$. A esta ecuación se le denominó la **ecuación logística**. Así, el nuevo término $a_{in}X^2(t)$ se entendería como una competición intraespecífica, pero que reflejaría una interacción indirecta. Esta interacción indirecta podría ser explotadora (*exploitative*) —individuos semejantes reducen los recursos comunes—, o preventiva (*preemptive*) —individuos semejantes ocupan el espacio común— [Gaxiola y Armesto, 2012]. Asumiendo que $r_{in} \geq 0$, es posible definir $K = r_{in}/a_{in}$ como el límite en el que la población alcanza su límite estacionario, donde K representaría la capacidad de carga del entorno. Sin embargo, esta interpretación genera algunos problemas conceptuales. Como lo refieren Mallet [2012] y Gabriel et al. [2005], el mecanismo de Verhulst solo puede ser realmente entendido cuando se considera en su forma original, dejando fuera el concepto de capacidad de carga K . Olson [1992] se refiere a esto, a modo de broma, como la «relación de amor-odio» entre los ecólogos teóricos y la ecuación logística.

Uno de los argumentos fundamentales que presentamos en esta tesis es que los modelos de dinámica de poblaciones deben obedecer a leyes fundamentales basadas en las interacciones individuales de sus miembros. Consecuentemente, el término logístico debería emerger espontáneamente como un fenómeno de competición intraespecífica, a partir de una limitada cantidad de recursos o de espacio, en el entorno. Hasta ahora, los términos de Malthus y Verhulst han sido introducidos *ad hoc* en las ecuaciones, con el objetivo de modelar los dos distintos comportamientos posibles. Por ejemplo, el término $a_{in}X(t)$ no refleja una interacción en el sentido estricto, sino una saturación debida a que los individuos de la población X compiten entre ellos por los recursos disponibles del entorno. En un modelo más general, las interacciones intraespecíficas deberían poder incluir también otros tipos de interacción, más directa, como podrían ser las luchas —motivadas por territorialidad, carácter, peligro, o cualquier otro motivo—, la interferencia [Gaxiola y Armesto, 2012] o inclusive, el canibalismo (véase en Gabriel et al. [2005] una breve discusión sobre este tema). En este sentido, el término intraespecífico debería incluir tanto las interacciones positivas, como la cooperación, solo considerada marginalmente y en modelos más complejos como el theta-logístico de Ayala et al. [1973] (véase adicionalmente también Aviles [1999]). Este tipo de interacciones directas serán consideradas más adelante. Podemos ver ejemplos de esto en las Figuras 1.4 y 1.5.

Figura 1.4: Contraste entre saturación y competición directa. Arriba, larvas de un insecto (sin identificar) se alimentan del cadáver de un león marino juvenil *Otaria byronia*. Abajo, dos gaviotas dominicanas *Larus dominicanus* peleando. Esta es una especie especialmente conocida por su agresividad intraespecífica, incluso mayor que la interespecífica (fotos: Marcelo Stucchi).

Figura 1.5: Interacción intraespecífica directa y positiva: miembros de *Suricata suricatta*, una especie social bastante conocida por la interacción cooperativa entre sus individuos (foto: Javier Galeano).

1.1.1.1. Modelos con interacciones

Muchas décadas después de la publicación del modelo de Verhulst, Lotka [1925] y Volterra [1926] introducirían el modelo depredador-presa, primero desde una perspectiva descriptiva y cualitativa [Lotka, 1925, Volterra, 1926] y luego, considerando justamente las interacciones entre individuos, desde una perspectiva más mecanicista [Volterra, 1928]. Por otro lado, Pearl y Reed [1920] llegaron a la determinación de que el término cuadrático del modelo logístico correspondía a la competición interna entre los individuos de una población, cuando modelaron la tasa de crecimiento de la población de Estados Unidos. Sus observaciones finales se centraron en relacionar la mecánica detrás de estos procesos y los del crecimiento propio de un individuo y la autocatálisis. Esto significa que las primeras consideraciones que se hicieron del carácter individual de las interacciones en la dinámica de poblaciones aparecieron casi un siglo después del modelo de Verhulst. En ese sentido, no sorprende que el término logístico se haya asumido casi siempre como un reflejo de la competición intraespecífica indirecta.

De acuerdo con Volterra [1928], la manera más sencilla de construir un modelo depredador-presa con dos especies es por medio de dos ecuaciones que relacionen la tasa de cambio de las poblaciones, tanto de los depredadores como

de las presas, por medio de funciones de respuesta linealmente dependientes del entorno y de las otras poblaciones. Ambos mecanismos deben actuar de forma opuesta para cada una de las poblaciones [Murray, 2007]. En un sistema de este tipo, llamado también Lotka-Volterra, los signos son incorporados en la ecuación para establecer claramente el significado y efecto de cada uno de los términos, sean estos beneficiosos (términos positivos) o perjudiciales (términos negativos). Así, los parámetros propios de las ecuaciones pasarían a ser todos números positivos y medirían únicamente la intensidad de las interacciones. Un sistema Lotka-Volterra se escribe como

$$\begin{aligned}\dot{X}_1(t) &= [r_1 - b_{12}X_2(t)] X_1(t) \\ \dot{X}_2(t) &= [-r_2 + b_{21}X_1(t)] X_2(t),\end{aligned}\tag{1.1}$$

donde X_1 representa a la población de las presas y X_2 de los depredadores.

Sin embargo, todos los términos pueden reflejar un significado mucho más profundo si se eliminan los signos y los parámetros pasan a ser tanto positivos como negativos. Esta idea puede generalizarse para un ecosistema con n cantidad de poblaciones de especies. La tasa intrínseca de crecimiento sería así expresada como una **tasa propia de crecimiento**, relativa al entorno r_i más la suma de todos los efectos correspondientes a la interacción con el resto de poblaciones. Eso daría

$$\dot{X}_i(t) = \left[\left(r_i + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n b_{ij} X_j(t) \right) - a_i X_i(t) \right] X_i(t).\tag{1.2}$$

De acuerdo con MacArthur [1970], los coeficientes b_{ij} pueden representar la interacción de la población i con la j , donde el signo sería ya el que represente si esta es beneficiosa o perjudicial para cada una de las especies involucradas. Así, si pensamos en dos poblaciones, podremos tener antagonismo, cuando $b_{ij} > 0$ y $b_{ji} < 0$ y competición, cuando ambos $b_{ij} < 0$. Aunque MacArthur [1970] se limita a estos dos regímenes, es directo suponer que se puede tener mutualismo, cuando ambos $b_{ij} > 0$. De hecho, como contaremos luego, este será el planteamiento de May [1981].

1.1.1.2. Límite tipo Verhulst

El modelo clásico de Lotka-Volterra está intrínsecamente acotado por la interacción negativa que se da entre las presas y los depredadores [Murray, 2007]. Sin embargo, en un caso general con interacciones positivas, las poblaciones de una especie podrá crecer de forma ilimitada siempre que su tasa propia de crecimiento solo incluya términos positivos. Esto es conocido como «la orgía de beneficios mutuos» [May, 1981]. De hecho, esa fue la aproximación que May tomó cuando quiso modelar las relaciones mutualistas. Rápidamente se dio cuenta de cuán sensible era un sistema lineal positivo a las condiciones iniciales y cuán rápidamente este podía diverger hacia un crecimiento ilimitado. Para contrarrestar esto, May propuso también un término logístico de saturación, pero solo correspondiente a las interacciones con el entorno, es decir, debido a las relaciones intraespecíficas indirectas, el $a_{in}X_i(t)$ o *freno* del que ya se habló en la sección anterior [García-Algarra et al., 2014].

Esta limitación se resuelve por medio de un término adicional de interacción intraespecífica indirecta. De la misma manera en que se estableció que el término de interacción con el entorno r_{in} debe ser saturado por medio de un término de interacción intraespecífica indirecta a_{in} , que ejerce su efecto disminuyendo —de forma pasiva— la frecuencia con el que los recursos son consumidos, esta misma disminución debería establecerse para los términos de interacción directa. Veámoslo de esta forma: si antes, el beneficio que un individuo obtenía del ambiente se reducía por la presencia de otros semejantes, ahora diremos que el beneficio que un individuo obtiene de los miembros de otra especie también se verá reducido si hay otros compañeros suyos que puedan obtener ese beneficio antes.

A partir de la idea conceptual de Verhulst de su límite logístico, García-Algarra et al. [2014] propusieron el modelo logístico mutualista. La idea de dicha formulación fue de escribir una tasa *intrínseca* de crecimiento como la suma de la tasa *propia* de crecimiento más la interacción mutualista. Asociada a esta tasa *intrínseca*, se incluiría un término de saturación que afecte tanto al entorno, como a la interacción mutualista. El modelo fue planteado así, para dos poblaciones,

$$\begin{aligned}\dot{X}_1 &= [(r_1 + b_{12}X_2) - (a_1 + c_1b_{12}X_2)X_1] X_1, \\ \dot{X}_2 &= [(r_2 + b_{21}X_1) - (a_2 + c_2b_{21}X_1)X_2] X_2,\end{aligned}\tag{1.3}$$

donde b_{12} refleja nuevamente la interacción entre las poblaciones i y j . El término $a_iX_i^2$ representa la competencia intraespecífica indirecta de recursos y el término

$c_i b_{ij} X_j X_i^2$ jugaría el rol de la saturación del beneficio mutualista. Esta corrección prevendría entonces un crecimiento ilimitado de la interacción mutualista y describiría, por tanto, un modelo que se comporta razonablemente, con suficiente riqueza dinámica como para modelar ecosistemas completos de redes mutualistas.

Este modelo puede plantearse fácilmente para un ecosistema de n especies, siguiendo la notación de García-Algarra et al. [2014] —diferenciando interacciones y saturación—, como

$$\begin{aligned} \dot{X}_i(t) = & \left[r_i + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n b_{ij} X_j(t) \right] X_i(t) \\ & - \left[a_i + c_i \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n b_{ij} X_j(t) \right] X_i^2(t), \end{aligned} \quad (1.4)$$

o separando los términos entre entorno y otras poblaciones, así

$$\begin{aligned} \dot{X}_i(t) = & [r_i - a_i X_i(t)] X_i(t) \\ & + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n b_{ij} X_j(t) [1 - c_i X_i(t)] X_i(t). \end{aligned} \quad (1.5)$$

En ambos casos, b_{ij} refleja la interacción entre las especies i y j , ya sea que esta sea beneficiosa o perjudicial para cada una de ellas. Por su parte, c_i es introducida solamente como una «constante de proporcionalidad» [García-Algarra et al., 2014].

El modelo propuesto por García-Algarra et al. [2014] solo fue planteado y estudiado para relaciones mutualistas, pero plantearemos y demostraremos, más adelante en el Capítulo 2, que también puede funcionar para relaciones antagonistas, comensalistas y de competición. Puede verse que el *freno* de la población ahora incorpora dentro de sí el término de interacción b_{ij} , además del parámetro adicional c_i , el cual denota una tasa de auto-interacción. Esta tasa tiene unidades de inversa de población y debería reflejar la presencia relativa de un individuo, en una región dada, respecto de la cantidad máxima de individuos que dicha región podría admitir. Se trata de un límite físico, que responde al aspecto preventivo de la saturación [Gaxiola y Armesto, 2012]. En ausencia de

Figura 1.6: Saturación tipo Verhulst vs saturación tipo Holling. Arriba, dos gallinazos cabeza roja *Cathartes aura* se alimentan del cadáver de un guanay *Phalacrocorax bougainvillii*, mientras un gallinazo de cabeza negra *Coragyps atratus* y dos gaviotas dominicanas *Larus dominicanus* esperan por sus respectivos turnos para comer (foto: Judith Figueroa). Abajo, un león *Panthera leo*, bien alimentado y saciado, descansa cómodamente y no volverá a cazar hasta que vuelva a tener hambre (foto: Javier Galeano).

interacciones con el entorno, c_i^{-1} reflejaría nuevamente el límite al cual la población i tendería a crecer. a_i refleja nuevamente la saturación producida por la interacción de la población i con el entorno. Más adelante veremos que la suma puede considerar j desde 1 hasta n , sin necesidad de ignorar $j = i$. Estos términos b_{ii} , de acuerdo con nuestro planteamiento, reflejarán interacciones intraespecíficas directas y sus respectivas saturaciones.

1.1.1.3. Límite tipo Holling

Las funciones de respuesta tipo Holling fueron construidas intencionalmente con la idea de reflejar una propiedad observada en la naturaleza: que la **tasa efectiva** de crecimiento, $\frac{dX}{dt}$, de una población seguía una forma sigmoideal. Esto significa que al inicio tiene una dependencia casi lineal, o creciente, con la disponibilidad de recursos, hasta alcanzar un punto de inflexión donde la dependencia se ralentiza y luego satura hasta tender asintóticamente hacia un límite determinado [Turchin, 2003]. Este comportamiento se ha modelado a partir de datos empíricos y se ha justificado conceptualmente desde la idea de que la abundancia de recursos causaría una saturación en sus consumidores dados los mecanismos internos asociados a la recolección, procesamiento y asimilación de estos [Holling, 1965, Wright, 1989]. Resulta notable que, hasta donde sabemos, nunca se haya establecido una diferenciación entre este efecto de saturación y el causado por la competición, ni indirecta ni directa, cuando se trata de procesos claramente distintos y actuando a escalas muy diferentes. Esto significa que, algunas veces, será uno de los mecanismos el que ejerza la mayor influencia, cuando en otros casos podrá ser el otro el que marque la condición limitante. Salvo por el modelo de García-Algarra et al. [2014], la competición intraespecífica indirecta solo ha sido considerada en la literatura para efectos de los recursos del entorno y no para las relaciones interespecíficas. Esto significa que los modelos ecológicos han considerado, durante todo este tiempo para estos procesos, dos formas diferentes de saturar, correspondientes a dos mecanismos ecológicos distintos, a pesar de que, conceptualmente, se trata de un mismo tipo de interacción.

A modo de ejemplo y, para simplificar la notación, presentamos un sistema con un límite tipo Holling, utilizando la función de respuesta hiperbólica, también conocida como funcional de Holling tipo II. Su estructura parte de la idea de colocar a la población consumidora en el denominador de la interacción, manteniendo en el numerador a la otra población y el respectivo parámetro que mide la intensidad de la relación [Turchin, 2003]. Como se está considerando interacciones tanto mutualistas como antagonistas y competitivas, podemos

escribir el modelo de la siguiente forma:

$$\dot{X}_i = (r_i - a_i X_i) X_i + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \left(\frac{b_{ij} X_j}{1 + h_i |b_{ij}| X_j} \right) X_i, \quad (1.6)$$

donde hemos obviado la notación que denota la dependencia temporal (t) de las poblaciones, para simplificar las ecuaciones. X_i es la población receptora de los recursos y X_j funciona como su contraparte ecológica, cualquiera que sea su función, es decir, sea que beneficie o perjudique a la primera. Es importante notar que, aunque la relación interespecífica está limitada hiperbólicamente, la interacción con el entorno está limitada logísticamente, es decir, por el término $-a_i X_i$. Esto solo tiene sentido si se establece *a priori*, que X_i interactúa de manera diferente con cualesquiera de los recursos que saque de su entorno respecto de los que obtiene de su interacción con X_j . Hasta donde sabemos, esta distinción no ha sido establecida ni comprobada en ninguna parte en la literatura. Podemos ver ejemplos de esta distinción en la Figura 1.6.

La función de respuesta hiperbólica fue propuesta a partir de los datos provenientes de algunas observaciones y donde se distinguían dos comportamientos típicos. Uno inicial de crecimiento acelerado, donde la tasa de crecimiento de la población aumentada rápidamente, que corresponde a cantidades pequeñas tanto de recursos como de consumidores, y otro final, de crecimiento desacelerado y asintótico, correspondiente a cantidades mayores tanto de recursos como de consumidores. La saturación de tipo Holling fue concebida como un proceso vinculado a la parte activa de las interacciones, que las disminuía por efectos de un mecanismo interno e indefinido de los consumidores [Holling, 1965]. Ha sido mucho tiempo después que se le dio una interpretación específica a estos mecanismos, con el fin de poderle asignar parámetros medibles y cuantificables al denominador. De este modo, los términos de interacción fueron definidos como $\frac{b_{ij} X_j(t)}{1 + h_i |b_{ij}| X_j(t)}$, donde h_i se refiere a un parámetro usualmente interpretado como tiempo de forrajeo (*handling time*), i.e. el tiempo durante el cual ocurre la consumición —o, a efectos prácticos, cualesquiera sean las interacciones entre individuos— [Turchin, 2003]. Es notorio que la saturación que refleja este término solo esté asociada a la fisiología de una de las poblaciones interactuantes, la consumidora o X_i , a pesar de que la interacción depende también de X_j . Por su lado, es cierto que h_i puede acomodarse a depender o no de cada interacción, hacerlo lineal o no linealmente, y de cada una de las poblaciones, de ninguna, o de todas; de hecho, a estas formas se les conoce como funcionales de Holling tipo III.

De cualquier forma, este tipo de limitación lidia solo con saturación auto-inducidas, limitaciones dadas por el propio consumidor y la forma como este maneja los recursos, por su capacidad de procesar sus beneficios y no por la interacción en sí misma. Este hecho refleja solo una de los posibles aspectos que puede adoptar la saturación, ya sea por la saciedad de los individuos o por su limitada capacidad de procesamiento. Esta saturación no está relacionada de ninguna manera con la competición, ni directa ni indirecta, ni con la capacidad de carga del entorno, justamente porque parte de un escenario con una cantidad ilimitada —con límites por encima de lo alcanzable— de recursos. Cuando exista una abundancia de consumidores, la sola presencia de estos reducirá la disponibilidad de los recursos, sea por competición explotadora o preventiva. Es posible compensar esta carencia teórica insertando una limitación logística para los recursos del entorno, como lo hizo May [1981]. Pero esto no resuelve el hecho de que las interacciones interespecíficas también saturan intraespecíficamente y este no es un proceso que pueda despreciarse.

1.1.2. Hacia un modelo unificado

Luego de esta revisión de los modelos clásicos de dinámica poblacional, podemos observar que los diversos comportamientos ecológicos pueden ser modelados desde diversos paradigmas. En esta tesis buscamos sintetizar dichos enfoques en un solo modelo generalizado que sea capaz de reflejar *cualquier* relación ecológica, independientemente de su naturaleza y de la cantidad de poblaciones involucradas. Estas relaciones las resumimos en la Tabla 1.1. Como punto de partida usaremos, justamente, una generalización del modelo logístico mutualista, dadas las ventajas conceptuales que este ofrece. El uso de una única ecuación, como marco general, puede ser útil para explicar las propiedades comunitarias de los sistemas ecológicos que involucran diferentes tipos de interacciones entre las poblaciones que conforman el sistema.

Siguiendo el espíritu del modelo logístico mutualista propuesto por García-Algarra et al. [2014], se puede escribir cualquier tasa de crecimiento de forma logística. El crecimiento intrínseco se convierte a la forma logística simplemente añadiendo una corrección negativa debida a la competición intraespecífica indirecta por los recursos del entorno. En el mismo sentido, un término de interacción puede ser escrito de forma logística añadiendo una contribución negativa, respecto del signo de la interacción, debida a la competición intraespecífica indirecta por los recursos provenientes de la interacción. En el caso de las relaciones mutualistas, el término de interacción será positivo y el efecto de la saturación será negativa. Un ejemplo de esto se observa en Sáez et al. [2014], en donde

r_i	r_j	b_{ij}	b_{ji}	<i>interacción</i>	abreviatura
+	+	+	+	mutualismo facultativo-facultativo	FFM
+	−	+	+	mutualismo obligado-facultativo	OFM
−	−	+	+	mutualismo obligado-obligado	OOM
+	+	−	−	competición	CMP
+	+	−	+	depredación / parasitismo facultativo	FPP
+	−	−	+	depredación / parasitismo obligado	OPP
+	+/−	~ 0	+	comensalismo	COM

Tabla 1.1: Signos de las tasas propias de crecimiento, r_i y los parámetros de interacción, b_{ij} que describen las interacciones ecológicas, tal y como las manejaremos en nuestro modelo.

se explica que los abejorros *Bombus terrestris* compiten por el néctar de una población limitada de flores de frambuesa. Un abejorro, individualmente, tiene menos oportunidades de alimentarse de una flor si hay una gran abundancia de otros abejorros rondando por los mismos recursos. Sáez et al. [2014] muestra cómo la sobrepoblación de abejorros, definidos de manera aislada como socios mutualistas de las frambuesas, pueden reducir el impacto positivo de la relación que obtienen ambas especies.

Pero esto no solo aplica para las relaciones ecológicas beneficiosas. En el caso de las relaciones perjudiciales, antagonistas o competitivas, la contribución a la tasa *efectiva* de crecimiento es introducida también con un signo negativo, de modo que el efecto de la saturación sobre la población termina siendo positivo, al reducir el perjuicio causado individualmente. Esto porque para cualquier individuo de una población que es depredada resulta positiva la abundancia de semejantes. Este efecto puede visualizarse claramente en las poblaciones gregarias —manadas y rebaños—, en donde el amontonamiento de individuos reduce el riesgo *per cápita* de ser depredado. Esto aparece como una reducción de la saturación intraespecífica en el término logístico [Gabriel et al., 2005].

Con todo este conjunto de ideas, construiremos un modelo generalizado de dinámica poblacional que puede incluir todas las posibles interacciones ecológicas, además de distinguir entre las saturaciones intraspecíficas y las autoinducidas. Este modelo generalizado lo escribiremos de forma muy concisa y resultará fácilmente comprensible, una vez que cada uno de sus términos es definido e interpretado desde un punto de vista mecanicista, basado en las interacciones individuales. El modelo lo presentaremos en el siguiente capítulo.

1.2. Transiciones ecológicas

Uno de los diálogos más curiosos de la película *Jurassic Park* (1993) se da entre el matemático Ian Malcolm y la Dra. Ellie Sattler. El primero argumenta: «—Dios crea al dinosaurio. Dios destruye al dinosaurio. Dios crea al hombre. El hombre destruye a Dios. El hombre crea al dinosaurio.» A lo que la segunda replica: «—El dinosaurio se come al hombre... y la mujer hereda la tierra.» Fuera de lo ingeniosa de la respuesta, lo que relata este breve intercambio no es otra cosa que una serie de transiciones entre los roles que juegan *Dios*, el dinosaurio y el hombre —y la mujer, claro está—, transiciones en lo que podríamos llamar sus relaciones de poder, dentro del imaginario de los protagonistas. No es casualidad que la película introduzca este diálogo, pues parte de su argumento —así como el de muchas películas de terror— consiste justamente en la crisis que se genera cuando las relaciones ecológicas entre dos o más especies se trastocan.

A continuación, revisaremos tres tipos de transiciones ecológicas, clasificación que hemos hecho a partir de si estas se dan durante el desarrollo convencional de un organismo, si se dan de forma intermitente, de acuerdo con la temporada del año, o si se han dado de manera evolutiva, a lo largo de la historia natural de las poblaciones involucradas.

1.2.1. Transiciones ontogénicas

La ontogenia es el proceso de desarrollo de un organismo, a lo largo de su vida. Abarca los cambios sufridos desde su estado embrionario, hasta adulto. Leung y Poulin [2008] recogen en una breve revisión varios ejemplos de transiciones simbióticas que destacan por sus particularidades y que aquí se resumen para explorar los diferentes matices que tiene este proceso.

En primer lugar, se menciona el caso de los tremátodos *Podocotyloides stenometra*, que parasitan al pez mariposa *Chaetodon multicinctus*, pero a través de utilizar como vector a los pólipos de los corales. La infección del tremátodo hincha dichos pólipos y previene que estos se puedan retraer en la protección calcárea de los corales, lo cual facilita su depredación por parte de los peces mariposa. En sentido estricto, el tremátodo se relaciona como parásito más adelante con dicho pez, pero su infección es tan leve y la cantidad de alimento que le provee al hinchar los pólipos es tan alta, que para los peces mariposa resulta bastante conveniente todo el proceso. Este caso es peculiar porque el factor mutualista que el tremátodo induce en el pez resulta indirecto. Una infección desasociada a la hinchazón de los pólipos de coral le resultaría puramente negativa —parasitaria— a un individuo de *C. multicinctus*. Sin embargo, que de

por medio exista un vector y este padezca de un efecto tan beneficioso para el pez, deja abierta la posibilidad de que esta relación se vea más como mutualista que como parasitaria. Evidentemente, quien pierde en todo sentido a lo largo de este proceso, son los corales.

Otro ejemplo peculiar citado por Leung es el de los cangrejos *C. gracilis*, quienes suelen establecerse en su estado larvario y juvenil en la superficie del cuerpo de las medusas *Phacellophora camtschatica*, conocidas como «huevo cocido» por su aspecto, aunque sean capaces de alcanzar grandes dimensiones —más de medio metro en los adultos—. Junto con los cangrejos, se establecen sobre las medusas otros crustáceos parásitos, los anfípodos *Hyperia medusarum*. Las larvas del cangrejo se alimentan ferozmente de los tejidos de la medusa, por lo que se encuentran en una relación indiscutiblemente parasitaria con estas. Lo propio hacen los anfípodos, durante todo su ciclo de vida. Sin embargo, Leung cita el trabajo de Towanda y Thuesen [2006], en el que se reporta que, a medida que los cangrejos van creciendo y transitando del estadio larvario al juvenil, su dieta transita a su vez del tejido de la medusa hacia los mismos anfípodos. En ese sentido, lo que al comienzo era una convivencia entre ambos crustáceos, se convierte en un sistema depredador-presa, que a su vez, convierte en mutualista la relación de los depredadores con la medusa, que sirve de soporte a todo el sistema. Aquí podría ser discutible que el beneficio que obtiene la medusa es temporal: una vez acabados los anfípodos, el cangrejo habría de regresar a su antigua dieta. Pero eso no es así, pues esta transición resulta irreversible. Estas especies se muestran en la mitad derecha de la Figura 1.7.

Un último caso que vale la pena mencionar refiere al de las plantas carnívoras sudafricanas *Roridula dentata*, la cual se alimenta atrapando insectos que se quedan pegados en el fluido viscoso que estas generan en sus hojas. Sin embargo, a las roridulas no les basta atrapar dichos insectos, pues la planta es incapaz de digerir los cadáveres, al no contar con las enzimas para ello. Lo que hace la planta es depender de un hemíptero, el *Pameridae marlothii*, el cual ha evolucionado hasta ser capaz de evitar quedarse pegado al fluido viscoso de la planta, y es quien digiere a los insectos atrapados. La planta, en realidad, se alimenta de los excrementos del hemíptero, que son depositados luego de la digestión, sobre las mismas hojas. A toda vista quedaría claro que la relación entre la planta carnívora y el hemíptero es un mutualismo, obligatorio incluso. Pero en la realidad, los individuos de *P. marlothii* se alimentan también de la savia de la planta, para lo cual clavan sus mandíbulas en sus hojas y tallos, extrayéndole nutrientes y debilitando sus estructuras. Así, una sobreabundancia de hemípteros puede provocar que un ejemplar de *Roridula* termina colapsado y su tasa reproductiva disminuya abruptamente. Este es un caso en que el mutualismo o

Figura 1.7: A la izquierda, *Pameridae marlothii* y *R. dentata* (foto: Rostislav Simek); a la derecha, *C. gracilis* y *Phacellophora camtschatica*. Ambos pares de especies forman relaciones que oscilan entre el mutualismo y el antagonismo, dependiendo de la presencia o ausencia de terceras especies (foto: David Doubilet). Manifiestan, por ello, transiciones ontogénicas entre sus regímenes ecológicos.

parasitismo de la relación viene dado entonces a partir de la abundancia relativa de una especie respecto a la otra. Estas especies se muestran en la mitad izquierda de la Figura 1.7.

1.2.2. Transiciones estacionales

Canestrari et al. [2014] plantean un interesante caso a partir de estudiar la intervención de los críalos europeos *Clamator glandarius* en los nidos de la corneja negra *Corvus corone*. Los críalos son una especie parasitaria que introducen sus huevos en los nidos de otras aves, con el objetivo de que sean estas quienes se ocupen de empollarlos y alimentarlos. Algunas aves que manifiestan este comportamiento llegan incluso a deshacerse de las crías verdaderas de sus potenciales anfitriones, de modo que acaparan por completo los recursos y atención para sus polluelos. Los críalos, sin embargo, no llegan a este extremo. Su actividad no deja de ser parasitaria aunque sus pichones sean de menor tamaño que los de la corneja —casi un tercio de su peso—, puesto que igual requerirán de alimento, atención y cuidados, como cualquier otro pichón. En la Figura 1.8 se muestra un nido de corneja negra, con pichones de esta y un pichón, algo más pequeño, de críalo europeo.

Hay una particularidad en esta relación, a pesar de ello. Lo que Canestrari y sus colegas reportan es que el parasitismo que los críalos realizan con las cornejas es estacional, puesto que los pichones de críalo despiden naturalmente una sustancia fétida, una secreción glandular que es capaz de ahuyentar, muy efectivamente, a los depredadores. Esta estacionalidad entonces obedecerá a la abundancia o presión que los depredadores ejerzan sobre los nidos de corneja. En temporadas donde esta presión es baja, el mecanismo ahuyentador de los pichones de críalo no reportará beneficio alguno y el consumo de recursos que estos hagan a los padres, terminará disminuyendo la efectividad neta de su crianza —a efectos de cómo se hubieran criado los pichones de corneja sin el parásito—. Sin embargo, en temporadas donde esta presión sea alta, el mecanismo ahuyentador sí reportará un beneficio significativo, garantizando la supervivencia no solo del pichón parásito, sino de los pichones de la corneja, que hubieran sido devorados por los depredadores en ausencia de su inquilino. Así, la efectividad en la crianza de las cornejas estará supeditada a dos factores externos: la presencia o ausencia de pichones parásitos y la presión de los depredadores.

En otras palabras, lo que este ejemplo demuestra es que en la relación simbiótica entre los críalos y las cornejas, una disminución en el parámetro del entorno de estas últimas, que haga que este se vuelva negativo, provocará que el parámetro de relación con los críalos, que era negativo, se vuelva positivo. Esto ha requerido, es verdad, que los críalos ya tengan de antemano un mecanismo que permita ofrecer alguna ventaja a su anfitrión.

1.2.3. Transiciones evolutivas

Un caso paradigmático de transición evolutiva, reportado por Jeon y Lorch [1967] es de la X-bacteria y una población de *Amoeba proteus*. La bacteria, desconocida hasta entonces, infectó a la población de amebas que eran cultivadas en el laboratorio de los autores, matando a la gran mayoría de estas. Algunas lograron sobrevivir y luego de algunas pocas generaciones, la descendencia de las amebas sobrevivientes desarrolló una dependencia obligada a las bacterias, al punto que su separación resulta letal, para ambas especies [Jeon, 1992, 1995].

Existen otros casos más reportados de infecciones bacterianas que, en el transcurso de pocos años han revertido su efecto parasitario negativo hasta convertir su relación en un mutualismo efectivo y generalmente irreversible. Weeks et al. [2007] reportan el caso de la relación entre un pariente cercano de la mosca de la fruta, la *Drosophila simulans* y la bacteria *Wolbachia*. Esta bacteria tiene una forma muy peculiar de garantizar su permanencia como parásito, pues solo es capaz de transmitirse a través de las hembras de la mosca. Al infectar un ma-

Figura 1.8: Pichón de críalo europeo *C. glandarius* (a la derecha) en un nido corneja negra *C. corone*, junto con sus pichones. Los críalos parasitan a las cornejas, pero su relación antagonista tiene matices mutualistas, ya que las cornejas pueden beneficiarse ocasionalmente de la presencia de los críalos (foto: Daniela Canestrari)

cho y este reproducirse con una hembra sana, la bacteria induce la infertilidad en esta. Si la reproducción se da con una hembra infectada, esta resultará inmune a dicho proceso de infertilidad y podrá reproducirse tranquilamente, transmitiendo a su progenie la infección bacteriana. El trabajo de Weeks muestra que las primeras infecciones de *Wolbachia* en poblaciones sanas de *D. simulans* provocan una disminución entre 15 % y 20 % de la tasa de fertilidad de dichas moscas. Sin embargo, un seguimiento controlado a dichas poblaciones, mostrará en el transcurso de algunos años, que la tasa reproductiva será capaz de revertir ese efecto y aumentar hasta en un 10 % por encima de su valor original.

Este caso es peculiarmente importante, porque recoge un concienzudo análisis que busca diferenciar las cepas de *Wolbachia* presentes en las moscas infectadas. Así, se puede demostrar que no se trata de una especie distinta que haya infectado a las *D. simulans* logrando revertir su tasa reproductiva. Ni se trata del desarrollo de una resistencia por parte de estas, pues las poblaciones de *Wolbachia* se mantienen constantes en las moscas, a lo largo de los años. Lo que aquí ha ocurrido es una evolución —o coevolución— entre las especies, que ha revertido el parasitismo de la bacteria en la mosca, generando una relación mutualista. Ni siquiera se trata de una tolerancia —lo que induciría a pensar en comensalismo— puesto que la tasa reproductiva de las *Drosophila* termina estando por encima del valor inicial, previo a la infección de *Wolbachia*. Más adelante se verá que este tipo de transiciones se ven fuertemente inducidas cuando la reproducción de un organismo parásito se produce verticalmente, es decir, desde los padres anfitriones hacia sus hijos. Ese será un argumento importante al momento de sostener la validez de nuestro modelo propuesto.

Es conocido que las higueras tienen una profunda relación simbiótica con ciertas avispas, las pertenecientes a la familia Chalcidoidea. Las higueras son polinizados por estos insectos y, a cambio, los insectos suelen pasar toda su etapa larvaria dentro del fruto de estas, los higos. Sin embargo, ciertas especies de Chalcidoidea, del género *Ceratosolen*, como la *C. galili* han dejado su función polinizadora y se relacionan con las higueras exclusivamente para alimentarse de ellas y reproducirse dentro de ellas [Machado et al., 2001]. Esta especie en particular de avispa parasita al sicómoro *Ficus sycomorus*. Podría pensarse que esta avispa nunca atravesó un periodo distinto al parasitario, sin embargo, los individuos de *C. galili* retienen como caracteres vestigiales las corbículas, o canastillas de polen. Esto induce a pensar entonces que en realidad la relación mutualista entre planta e insectos fue empujada hacia una relación de corte parasitario, en el cual otra avispa ha pasado a ocupar el lugar de *C. galili*, la *C. arabicus*, que aunque pertenece al mismo género, no se encuentra directamente relacionada con ella. En la Figura 1.9 se muestran ambas especies.

Figura 1.9: A la izquierda, ejemplar de *C. galili* (foto: Vida van der Walt). A la derecha, ejemplar de *C. arabicus* (foto: Jean-Yves Rasplus). Ambas son especies de avispas del higo. La primera es un parásito que evolucionó como tal desde una relación mutualista con el sicómoro *Ficus sycomorus*. La segunda es la especie que pasó a reemplazar a la primera, una vez que esta dejó de polinizar al sicómoro. Aunque son muy similares, no están emparentadas.

Otro caso relevante a considerar, por su carácter más general y profundo, es el de la hormigas y termitas con los hongos, especies que en ciertos géneros han desarrollado una relación mutualista tan profunda, que no solo es obligatoria, sino que constituye un análogo muy claro con la agricultura humana [Mueller et al., 2005]. Tellería [2011] relata el caso de las hormigas del género *Attini*, las llamadas «cortadoras de hojas», que se caracterizan por alimentarse casi exclusivamente en todo su ciclo vital de los hongos que se reproducen en los cúmulos fermentados de las hojas de diferentes plantas que acumulan en sus hormigueros. La relación mutualista es obligatoria: ni las hormigas pueden sobrevivir sin alimentarse de los hongos, ni los hongos pueden reproducirse prescindiendo de las hormigas. De hecho, la mayoría de estos cultivos son clones de un mismo hongo, que es reproducido hasta el hartazgo dentro de una colonia y es transportado por la reina, cuando surge una nueva que va a desarrollar una nueva colonia lejos de su predecesora. Se trata, por ello, de una transmisión vertical.

Tellería ensaya algunas explicaciones, a partir de diversos autores, para describir esta relación mutualista tan fuerte —y excéntrica—, pero se decanta por aquella explicación que, según sostiene, es generalizable a otras especies de hormigas y hongos que se relacionan de maneras menos amistosas. La explicación que plantea es la siguiente: un antepasado de las hormigas *Attini*, siendo todavía cazador-recolector, estableció su lugar de residencia en las inmediaciones de un

ambiente propicio para los hongos. Esto puede haber sido el interior de los troncos podridos o las superficies rocosas y húmedas de un terreno pantanoso. Como las hormigas, sea cual sea su alimentación, construyen sus hormigueros a partir de usar su bolo alimenticio regurgitado —un amasijo húmedo y generalmente compuesto por celulosa masticada—, es muy posible que los hongos hayan encontrado en dicho amasijo y, por lo mismo, en la cavidad bucal de la hormiga, un ambiente más propicio y atractivo para vivir que las paredes húmedas de un tronco putrefacto o una roca liquenizada. En ese sentido, es razonable imaginar que los hongos empezaron a servirse de las hormigas como un vector para su reproducción hasta que eventualmente estas empezaron a incorporarlas en su dieta. El paso de los años y de innumerables generaciones, habría derivado en una dedicación exclusiva de dicha dieta hacia elementos fúngicos, con el correspondiente proceso —que esta teoría no pretende explicar— de aprendizaje de cultivo. Esta teoría decíamos que guardaba relación con otras relaciones menos amistosas entre hormigas y hongos, puesto que no son pocas las variedades de estos últimos que se reproducen a partir de infectar especies muy específicas de hormigas, a través de su alimentación, y reproducirse a costa de comerse al insecto parasitado desde adentro hacia fuera. Ese es el caso de los emblemáticos hongos *Ophiocordyceps* [Andersen et al., 2009, Hughes et al., 2011].

Estas transiciones de parasitismo o comensalismo hacia mutualismo tienen particular relevancia en este caso, porque se está hablando de transformaciones severas y muy profundas en las especies involucradas, al punto de que casi toda su actividad vital se centra exclusivamente en la relación simbiótica. Como ejemplo final, cabe mencionar el de las termitas y los hongos, que se desarrolla con mucho detalle en Margulis y Dolan [2002], Margulis y Sagan [2002]. Todas las termitas se alimentan, de una u otra forma de madera. Sin embargo, ninguna de ellas tiene los mecanismos propios para digerirla, específicamente, para descomponer la lignina de la celulosa. Las termitas, sin embargo, recurren a dos mecanismos muy diferenciados para alcanzar este objetivo. Por un lado, un grupo de ellas —denominadas inferiores— sobreviven a partir de mantener un rico cultivo de protistas y bacterias degradadores de celulosa en su sistema digestivo. Se les llama inferiores justamente porque dicho cóctail microbiótico es muy parecido al de las cucarachas comedoras de madera, antepasado directo de las termitas. Otro grupo de termitas, el mayor de ambos —y denominado superior— ha prescindido por completo de sus simbiontes protistas y bacteriales. En su lugar, han desarrollado una actividad agricultora de hongos, equivalente a la de las hormigas Attini, o bien han desarrollado su propio cultivo interno de hongos en el interior de sus sistema digestivo. Como quiera que se haya dado el caso, las termitas han pasado entonces de tener una relación de parasitismo

con los hongos y de mutualismo con protistas y bacterias, a prescindir de estas últimas y revertir su relación con las primeras.

1.2.4. Factores que afectan las transiciones ecológicas

A partir de los trabajos de Moya y Peretó [2011] y Merino [2013], es posible construir, desde ejemplos biológicos, un marco teórico que permita entender la naturaleza de las transiciones ecológicas. Este marco será construido en detalle, aunque cabe indicar que existirá una combinación enorme de posibilidades a partir de cambiar cada uno de los parámetros, respecto al resto y comprobar los efectos que esto podrá tener sobre la evolución de las relaciones entre poblaciones. Nuestro objetivo en esta tesis no será mostrar todas esas posibilidades. Lo que haremos será partir de un caso específico que muestre que dichas transiciones son posible y realistas, desde una interpretación que tenga sentido y esté de acuerdo con la información bibliográfica que existe de las relaciones entre especies.

No son pocos los ejemplos que existen de relaciones mutualistas cuya intensidad cambia en el tiempo, pasando de facultativa a obligatoria, como tampoco son escasos los ejemplos de relaciones parasitarias que se vuelven mutualistas; facultativas, en un primer momento, obligatorias en una etapa posterior. Es posible sistematizar estos ejemplos a partir de la historia natural de las relaciones entre las especies. Antes, durante y después de la transición en estas relaciones, existen factores internos y externos que cambian, para ambas poblaciones. Estos factores, a su vez, responden a características fenotípicas¹ y ontogénicas que hacen a los individuos reaccionar de una u otra manera, entre ellos y con su entorno. Con estos factores, se pueden establecer correlaciones con los roles que cumplen las especies en su relación con otras. Si bien la correlación no implica necesariamente causalidad, permite establecer un sustento empírico para un modelo analítico. Una vez que el modelo resulta coherente para los casos estudiados, se puede usar para realizar predicciones con otros casos. Así, se podrá verificar la causalidad supuesta en las correlaciones.

Para clarificar lo dicho en el anterior párrafo, se desarrollará un ejemplo muy sencillo, a modo didáctico. Supóngase que se tienen dos poblaciones de sendas especies en una relación mutualista obligatoria: una planta que se reproduce sexualmente a partir de la polinización de sus flores y un tipo de abeja que se alimenta —y poliniza— exclusivamente a dicha planta. Se tiene, además, la

¹El fenotipo es el conjunto de manifestaciones físicas del desarrollo de un organismo. Se suele decir que el fenotipo es la forma como los genes de un organismo se expresan, tanto fisiológica como conductualmente.

evidencia de que el pariente más cercano de dicha planta es otra especie que ha desarrollado un proceso de reproducción asexual, que no requiere polinización, puesto que cada individuo se fecunda a sí mismo. Y, se cuenta además con registros paleontológicos que muestran que el antepasado común de ambas plantas se reproducía sexualmente, como la primera, pero a partir de la polinización de varios insectos, de los cuales el antepasado de la abeja mencionada anteriormente era solo uno de ellos.

¿Cuál sería la interpretación correcta para describir la evolución de la relación entre estas dos especies? Podría decirse, por un lado, que la especialización de la abeja empujó a una división que hizo que una subespecie de la planta se volviera mutualista obligatoria de ella, mientras la otra, en ausencia de más polinizadores, desarrolló un tipo de reproducción que prescindiera de estos. O podría interpretarse la transición al revés, diciendo que el aislamiento de un subgrupo de plantas facilitó la división en subespecies y condicionó a la abeja a volverse especialista de una de ellas, dejando que la otra subespecie desarrollase un tipo de reproducción que no requiera de ellas. Quizás hasta podría encontrarse evidencias que apunten en una u otra dirección. Por ejemplo, la extinción de todas las demás especies de insectos que servían de polinizadores a la planta ancestral. O el aumento de tamaño y capacidad transportadora de la abeja actual. Quizás, en paralelo a ello, podrían haberse dado condiciones ambientales que redujeran la variedad nutricional del polen de la planta ancestral, de modo que solo una especie de insecto polinizador —aquel más afín a dichos nutrientes— pudiera sobrevivir teniéndolo de alimento exclusivo. Si toda esa evidencia estuviera en frente, ¿cuál podría argumentarse que fue el orden causal que desencadenó la transición de la relación mutualista facultativa a mutualista obligatoria?

Podría entonces tenerse un modelo que, a partir de las presiones del entorno, como la reducción de polinizadores y la correspondiente reducción del término r , se viera favorecido el crecimiento del término de interacción, b , respecto de las abejas, de modo que fuese la presión ambiental la que empujara al mutualismo obligatorio. O podría tenerse un modelo que, a partir de la competencia entre insectos polinizadores, se forzara al ancestro de las abejas a crecer su b permitiendo que las plantas ancestrales requieran menos de los demás polinizadores y se viese poco favorecida la producción de polen muy sofisticado, manteniéndose el mínimo conjunto de nutrientes que las abejas requieren. Cualquiera de estos dos modelos es igualmente válido, pero lo más interesante, es que ninguno tendría por qué ser exclusivamente cierto.

En un sistema de ecuaciones diferenciales, las funciones están entremezcladas y cualquier cambio en una de ellas influye inmediatamente en la otra. Así, si se supone un factor foráneo que empuja un cambio, aunque sea mínimo, en

una de las funciones, este cambio afectará automáticamente a la otra función, de modo que a largo plazo el efecto será totalmente equivalente a si el factor foráneo hubiera influido a la segunda función. Teniendo esto en consideración, se puede recurrir a la información recogida y sistematizada en múltiples casos para establecer correlaciones con las cuales construir un modelo que permita darle una explicación ecológica al sistema.

Moya y colaboradores han desarrollado un modelo (Moya et al. [2008] y Moya y Peretó [2011]) sobre la formación de las relaciones mutualistas, compuesto de tres fases: un primer establecimiento, una posterior consolidación y luego una posible complementación o un posible reemplazo. Esta última fase, que tiene dos posibilidades, hace referencia necesariamente a la presencia de una tercera especie mutualista. Dado que nuestro enfoque solo se centrará en relaciones entre dos especies, solo tendremos en cuenta las dos primeras fases del modelo.

Este modelo permite entender la forma cómo se va acondicionando el mutualismo, empezando a veces desde un tenue comensalismo, para pasar luego de ser facultativo a volverse obligatorio; y a veces hasta decantar en una endosimbiosis². Sin embargo, no da una idea de cuáles son los factores internos en las especies que pueden ir empujando —o verse empujados— por esta transición en la relación. Para ello, los autores dan ciertas pistas sobre qué elementos son los que condicionan que el establecimiento de una relación de interacción entre especies se incline hacia el parasitismo o el mutualismo. En ese mismo sentido, en el modelo de virulencia desarrollado por Merino [2013], apoyado en algunos trabajos más [Chaston y Goodrich-Blair, 2010, W., 1995, Toft y Andersson, 2010, Vallet-Gely et al., 2008] se sistematiza la información bibliográfica, para recoger una serie de elementos que coinciden en la relevancia de los factores recogidos inicialmente por Moya et al. [2008].

Los factores que condicionan la formación de parasitismo o mutualismo son los siguientes:

1. Tipo de transmisión. Es un factor que influye en la evolución hacia el parasitismo o hacia el mutualismo, solo para el caso de una relación hospedador-huésped³. Pensemos que, si un organismo infecta a otro y resulta muy dañino para este último, la supervivencia del primero estará condicionada a que sea capaz de escaparse —o hacer escapar a su progenie— de los individuos infectados antes de que estos mueran. Por tanto, la transmisión se puede asociar a la velocidad reproductiva relativa. Podemos dividir la transmisión en dos tipos:

²La endosimbiosis se define como un proceso que lleva una relación mutualista entre dos especies hasta el extremo, siendo una de ellas asimilada por la otra hasta volverse ambas un solo organismo.

³Esto significa que uno de los organismos vive dentro —o sobre la superficie— del otro.

horizontal o vertical.

La transmisión horizontal responde a una velocidad reproductiva muy rápida del organismo infeccioso, respecto del infectado y esta acelerada fecundidad requerirá abundantes recursos, por lo cual estará condicionada a partir de cuántos nutrientes extrae el huésped de su hospedador. Una transmisión vertical será, por el contrario, aquella en la cual una especie parasitaria se transmita dentro de la otra. Es decir, en estos casos, la reproducción del hospedador será más rápida que la del parásito, de modo que esta no salte entre individuos, sino que sobreviva a través de la progenie de su hospedador. Y para lograr ello, la especie parásita debe asegurarse de no extraer muchos recursos de su hospedador. Una característica de este tipo será propia de una relación que tiende más al mutualismo que al parasitismo, pues la especie dependiente necesitará no perjudicar la reproducción de su anfitrión —o incluso facilitarla— para garantizar así su propia supervivencia.

2. Variabilidad genética o eficacia biológica. Este factor hace referencia a la capacidad que tiene una especie respecto a la otra de sobrevivir fuera de la relación simbiótica. Un organismo con mucha variabilidad genética —o una gran eficacia biológica—, encontrará rápidamente cómo obtener un beneficio a partir de su interacción y optimizará sus relaciones con el entorno. Si esta variabilidad la tiene la especie que hospeda un parásito, empujará a que el primero recurra al entorno para proveerse de los nutrientes que necesita para compensar la relación parasitaria. Es decir, fomentará la dependencia a los beneficios que extrae del entorno. Si por el contrario, la relación del hospedador con el simbiote es mutualista, una alta variabilidad empujará a que éste recurra a los nutrientes que obtiene de su relación con la otra especie y deje de depender de los recursos que le provee el entorno.

Moya y Peretó [2011] mencionan que la variabilidad es relevante cuando las relaciones se dan entre un organismo que se reproduce muy rápido horizontalmente y un hospedador poco hostil. Ahí, una variabilidad genética alta por parte del primero —entiéndase, respecto al segundo— promoverá una relación de tipo parasitaria. Si más bien la variabilidad genética del parásito es reducida, un anfitrión poco hostil promoverá en su lugar una relación mutualista, que beneficie a ambos, así la reproducción se dé horizontalmente. Cuando por el contrario, la reproducción se dé verticalmente, dicha variabilidad promoverá relaciones más profundas, es decir, favorecerá el mutualismo obligatorio y esto será independiente de las defensas que tenga el anfitrión.

3. Sistema defensivo u hostilidad de las especies. Este factor es probablemente el más intuitivo y directo. Refleja cuán fuertes son las defensas de un organismo respecto del otro, en el momento de una interacción. Defensas débiles por

parte de organismo víctima de un parásito reforzarán el rol parasitario de este último y promoverán un mayor aprovechamiento de recursos y una velocidad reproductiva mayor. Pues la debilidad del anfitrión garantiza poca capacidad de supervivencia de este y una necesidad imperiosa del parásito por transmitirse —o transmitir sus descendientes— hacia otro organismo. Salvo que el parásito tenga una variabilidad genética reducida, como mencionamos antes, en cuyo caso la «hospitalidad» del anfitrión promoverá más bien una convivencia que impida que ambos organismos se maten mutuamente. En estos casos, la limitación más fuerte del parásito será la de reproducirse con menos ímpetu, de modo que los efectos perniciosos sobre el anfitrión se reduzcan. Para esto, la transmisión podrá tornarse vertical, o la relación habrá de volverse mutualista.

Por otro lado, un nivel defensivo alto por parte de una especie que recibe un potencial parásito, empujará hacia un resultado distinto. Si el parásito tiene una tasa reproductiva alta, es decir, si se transmite horizontalmente, será poco probable que pueda establecer una relación parasitaria, puesto que sus recursos estarán enfocados en reproducirse, o contraatacar. Casi independientemente de si tenga o no una gran variabilidad genética. Es imaginable, sin embargo, que si la variabilidad genética —entiéndase en este contexto, adaptabilidad— del parásito es lo suficientemente alta, eventualmente podrá revertir las defensas del potencial anfitrión, hasta someterlo. Una transmisión vertical del parásito acompañada de un anfitrión con defensas muy fuertes, sin embargo, empujará hacia una relación mutualista. Sea que una u otra especie tengan una gran variabilidad genética, la transmisión vertical condicionará a que el parásito se vea obligado a sobrevivir dentro del anfitrión, a merced de un ambiente hostil, de modo que lo único que le quedará será cooperar con este. Ya sea que él mismo se adapte, o que el anfitrión sea quien adapte su interior a la existencia del organismo foráneo.

Como las relaciones que se han planteado no funcionan de manera independiente, sino que se entrelazan para generar sus efectos, se puede resumir estas en una tabla (ver Tabla 1.10), indicando qué condiciones de los factores expuestos favorecen cada tipo de relación entre especies y luego hilando las variaciones que deberían empujar hacia las respectivas transiciones. Todas las características están puestas en función de la especie anfitriona. Puede verse que las condiciones que favorecen el parasitismo son bastante específicas: defensas débiles, una rapidez reproductiva lenta y una variabilidad genética reducida. Si la variabilidad genética pasase de ser reducida a amplia, la relación se debería tornar mutualista.

Por otro lado, si las defensas del anfitrión se volviesen fuertes, para poder transitar hacia el mutualismo habría de ser necesario, manteniendo una variabi-

lidad reducida, que la rapidez reproductiva relativa del anfitrión aumente —es decir, que la transmisión del parásito pase de ser horizontal a vertical—. En cambio, si las defensas del anfitrión se mantienen débiles, pero su rapidez reproductiva aumenta, el mutualismo vuelve a ser viable siempre que la variabilidad genética de este sea suficientemente amplia.

Relación establecida hacia la especie X	Defensas de X respecto de Y	Rapidez reproductiva de X respecto de Y	Variabilidad genética (eficacia biológica) de X respecto de Y
Antagonismo	débiles	lenta	reducida
Comensalismo	fuertes		rápida
Mutualismo		débiles	
Antagonismo		lenta	amplia
			reducida

Figura 1.10: Factores que favorecen las diferentes relaciones entre especies, de acuerdo con el modelo presentado, resumido de Moya y Peretó [2011] y Merino [2013]. Si bien en las referencias no está el comensalismo, se ha escogido este aquí como un punto de partida desde el cual, cualquier cambio en los factores interespecie podría derivar en mutualismo o parasitismo. Se han colocado dos veces las condiciones parasitarias para mostrar que se puede dar un salto entre mutualismo y parasitismo, sin necesidad de pasar por un estadio intermedio. Los recuadros que se cruzan corresponden a las características que se pueden compartir en más de un tipo de relación.

1.3. Evolución

En esta tercera sección nos vamos a enfocar en el proceso evolutivo de los organismos vivos, ya que es desde aquí que partiremos para proponer un método

que nos permitirá modelar las transiciones ecológicas. Aunque sea tema de debate si el vínculo entre la ecología y las teorías evolutivas sitúan a estas últimas entre las raíces de la primera, debemos considerar que «[a] la luz de la teoría darwiniana los problemas que luego van a ser objeto de estudio de la ecología cobran un nuevo sentido y atraen la atención de los investigadores» [Casado de Otaola, 2000]. Por tanto, en esta sección relataremos muy brevemente la historia de las teorías evolutivas y su síntesis moderna; si cabe ese término, ya que actualmente no hay un consenso claro sobre cuál es el principal motor de la evolución, o si esta, en realidad, se mueve por varios, simultáneamente. Hacia el final, plantearemos un modelo matemático, conocido como Dinámica adaptativa, que pretende modelar la evolución como un proceso gradual, promovido por pequeñas variaciones en los individuos y sus respectivas poblaciones.

1.3.1. Secuencia histórica

La idea de evolución se puede resumir, a grandes rasgos, en la procedencia de un grupo de organismos vivos, desde un ancestro común que ha ido sufriendo cambios a lo largo del tiempo, hasta diferenciarse luego en varias poblaciones distintas. Es conocido ya que esta idea rondó las mentes de la ciencia occidental desde mucho antes de Charles Darwin [Fontdevila y Moya, 2008], especialmente por parte Buffon, Cuvier, Lamarck y su mismo abuelo Erasmus [Lamarck, 2017, Fontdevila y Moya, 2008, Sampedro, 2002]. Se sabe también que incluso rondó por algunas mentes iluminadas de la ciencia oriental, como lo atestiguan el *Libro de los animales*, de al-Jahiz —en el siglo IX d.C.— y otros naturalistas árabes posteriores [Álvarez, 2007]. Desde cualquiera de estos frentes, la idea de un cambio en los organismos vivos permeó el entendimiento biológico de la humanidad —tanto así, que se dio de manera inconsciente con la domesticación—, hasta el gran hito que representó la publicación de *Sobre el origen de las especies* de Darwin, en paralelo con Wallace.

Aunque la variación interespecífica de los pinzones galapaguenses le resultó a Darwin una evidencia ineludible de la evolución, tardó casi dos años y la ocurrencia casual del trabajo de Malthus [1798] para descubrir el mecanismo —ecológico— por el cual se daba esta. La idea de la selección natural entró así en el panorama científico mundial⁴, rebasando todos los límites disciplinarios y causando controversia, incluso hasta nuestros días [Sampedro, 2002]. La tesis de Malthus ya la hemos revisado: el crecimiento ilimitado de una población — $\dot{X} = Xr_{ef}$ —

⁴Aunque Álvarez [2007] argumenta que al-Jahiz también propuso un mecanismo equivalente a la selección natural y este trascendió a otros naturalistas posteriores.

podría acarrearle terribles consecuencias [Malthus, 1798]. Estas consecuencias no son otras que la escasez de los recursos y la eventual saturación del entorno, proceso que en manos de Verhulst se convirtió en el modelo logístico — $\dot{X} = X(r_{in} - a_{in}X)$ — [Verhulst, 1838]. La genialidad de Darwin estuvo justamente en notar que, si permitimos que **algunos** individuos dentro de una población sufran pequeñas variaciones — $r_{in} \rightarrow r_{in}^*$ — y estas resultan relativamente convenientes, entonces estos individuos sobrevivirán y se reproducirán con mayor éxito. Así, tras el paso de muchas generaciones, los mutantes podrán reemplazar a la población original y la especie habrá transitado gradualmente de un estadio a otro.

La selección natural se concibe de esta forma como un proceso gradual, que avanza ciega pero pacientemente a lo largo de muchas generaciones. Esto tomará más o menos tiempo según sea la tasa reproductiva de los organismos. Es por ello que los animales longevos pueden tardar varios miles de años en manifestar variaciones, pero los insectos pueden hacerlo en algunas décadas y las bacterias en unas cuantas semanas. Sampedro [2002] refuerza la idea de que la evolución debe entenderse desde dos ángulos: el proceso evolutivo como tal, que podemos considerarlo un hecho científico observado y el mecanismo que produce el proceso evolutivo, postulado por Darwin como la selección natural, que en estricto puede verse como solo una dimensión de dicho proceso y, para el cual existen, otros mecanismos adicionales [Fontdevila y Moya, 2008]. El mismo Darwin fue abandonando, con la edad, su propia teoría, en favor de un mecanismo que actuara más rápidamente y que le permitiese explicar cómo los cambios pasaban de una generación a otra [Sampedro, 2002]. Al final, recurrió a un proceso direccionado que planteaba que los caracteres adquiridos —en vida— se heredaban de padres a hijos y que tenía muchas similitudes con la teoría de Lamarck [2017].

La teoría de Lamarck se fundamenta en que la evolución se produce por la «herencia de los caracteres adquiridos». Esto significa que los cambios que ocurren en el medio ambiente, de una u otra manera afectan la forma en que los organismos se relacionan con este. Su efecto produce alteraciones en el uso y la morfología de sus cuerpos, provocando un cambio adaptativo que los progenitores transmiten, de alguna manera, a sus descendientes [Lamarck, 2017]. Aunque el modelo *lamarckiano* fue descartado hace mucho, es relevante mencionarlo por un motivo. Este sirvió de confluencia, junto con las ideas que Buffon y Cuvier desarrollaron casi simultáneamente, para empujar a Darwin y a Wallace al desarrollo paralelo y simultáneo de la teoría evolutiva por medio de la selección natural [Fontdevila y Moya, 2008, Sampedro, 2002]. Ambos partieron del mismo esquema y ambos dieron el último paso también, después de haber leído

a Malthus [Mallet, 2012]. El *lamarckismo* presupone una dirección, una intencionalidad, y aunque los modelos actuales prescinden de ello, en el uso cotidiano del término «evolución» todavía se tiene muy enraizada la idea de que esta se da *para* o *hacia* algo. Curiosamente, Wallace nunca abandonó su convicción de que la selección natural fuese el principal mecanismo de la evolución y publicó, en 1889, un libro titulado *Darwinismo: Una exposición de la Teoría de la Selección Natural, con algunas de sus aplicaciones* [Wallace, 1889].

Con el descubrimiento de los genes y el desarrollo de la genética, la selección natural tuvo a la mano un mecanismo biológico claro con que justificarse. Las investigaciones a inicios del siglo XX abrieron el debate en torno a nuevas controversias. De acuerdo con Fontdevila y Moya [2008], Fisher y Haldane planteaban que la evolución se daba por selección natural, pero sobre las mutaciones individuales que aparecían en poblaciones muy grandes. Este gran número de individuos permitía, por una cuestión probabilística, una gran posibilidad de variaciones. Y la selección natural actuaba, individualmente, sobre estas. Por otro lado, señalan Fontdevila y Moya [2008], Wright defendía la idea de la «deriva genética», una desviación estocástica en las poblaciones pequeñas, que actuaba de manera anterior y más fundamental que la selección natural. Según Wright, la especiación se puede producir por el aislamiento geográfico —llamado *alopatría*— de una pequeña parte de una población que, por una cuestión probabilística, poseería una distribución genética ligeramente distinta de la población total, pues se trata de muestreo aleatorio de esta [Sampedro, 2002]. Esta colonia podría acentuar su variación a partir del aislamiento, sin necesidad de que esta variación represente una ventaja, es decir, sin necesidad de que actúe la selección natural [Sampedro, 2002].

Las controversias alrededor de los mecanismos biológicos por los cuales actúa la evolución no han cesado durante el último siglo. A mediados del siglo XX y con el desarrollo de la genética de poblaciones, el darwinismo adoptó su versión más contemporánea en lo que se conoce como «neodarwinismo» o síntesis evolutiva moderna. Esta teoría plantea que el mecanismo por el cual se produce la evolución es el de las mutaciones y recombinaciones aleatorias que se dan, a nivel de los genes, al momento en que estos son copiados durante la reproducción de un organismo. Si bien este mecanismo ha sido demostrado rigurosamente, la aseveración de que se trata del motor *principal* de la evolución carece totalmente de evidencia. Por ello, resulta interesante ver lo dogmático que se ha vuelto el neodarwinismo, en las últimas décadas. Sus defensores —encabezados por Richard Dawkins—, son reconocidos por ignorar o atacar furiosamente cualquier teoría alternativa, como ha sido el caso de Lynn Margulis y la endosimbiosis [Margulis y Sagan, 2002], Stephen Jay Gould y los equilibrios puntuados [Gould, 2002],

la misma deriva genética de Sewall Wright [Sampedro, 2002] y recientemente, Edward O. Wilson y su cuestionamiento a la selección por parentesco [Nowak et al., 2010]⁵.

Aunque no revisaremos estas teorías complementarias —pues escapa totalmente a las intenciones de esta tesis y constituiría una digresión demasiado amplia—, sí desarrollaremos brevemente la teoría de la endosimbiosis de Margulis, pues esta se sitúa en el centro de la motivación inicial de este trabajo.

1.3.2. La endosimbiosis de Margulis

A partir de los trabajos seminales de Ivan Wallin y Konstantin Merechowsky Margulis y Sagan [1997], Lynn Margulis propuso que la evolución desde las células procariotas⁶ hacia las eucariotas⁷ no fue gradualista, es decir, no se dio por una serie de pequeñas mutaciones y adaptaciones desde una célula sin núcleo hasta una con núcleo [Sagan, 1967]. Según Margulis, dicho proceso se debió, en su lugar, a la transición de relaciones parasitarias hacia mutualistas —facultativas primero, obligatorias después— entre bacterias y arqueas hasta en dos ocasiones, hasta llegar a las protistas, hongos y animales, y en una tercera ocasión, con las plantas [Sagan, 1967, Margulis y Sagan, 1995, Margulis y Dolan, 2002].

De hecho, luego generaliza esta idea a que la evolución se da también —y especialmente— a través de la transferencia horizontal y vertical de genomas, parciales y enteros, entre organismos. En *Adquiriendo genomas: Una teoría sobre el origen de las especies*, Margulis y Sagan [2002] describen una enorme cantidad de ejemplos que manifiestan dicha transición, ya no solo a nivel celular, sino de organismos macroscópicos⁸. Aunque ya mencionamos algunos casos, volveremos a estos ejemplos más adelante. La teoría de endosimbiosis de Margulis ha encontrado tanta aceptación como detracción, aunque el consenso actual es que sea aceptada para explicar el origen de las células eucariotas [Fontdevila y Moya, 2008, Moya y Peretó, 2011, Sampedro, 2002]; la extensión sobre la adquisición

⁵Respecto a este debate, resulta especialmente iluminador ver los argumentos de ambas partes, que se desarrollaron en la misma revista, a lo largo de un año. A modo de resumen puede verse el siguiente artículo de Dawkins y la respectiva respuesta de Wilson: *The descent of Edward Wilson*.

⁶Las procariotas son las células sin núcleo y corresponden al tipo de células de las bacterias y las arqueas.

⁷Las eucariotas son las células que poseen núcleo y corresponden a aquellas de los protistas, hongos, animales y plantas.

⁸Fueron justamente estos ejemplos y la lectura de este libro los que motivaron la dirección de esta tesis.

de genomas, por el contrario, es algo menos popular [Margulis y Sagan, 2002].

Aunque la misma Margulis se cuida de usar los términos más convencionales de la dinámica de poblaciones —como competición y cooperación— para describir las interacciones entre organismos [Margulis y Sagan, 2002], las asociaciones que hace en su modelo describen precisamente estos procesos, solo que bajo la lupa de una disciplina distinta. Bajo su visión, el individuo constituyente de una población no suele identificarse tan fácilmente cuando uno se sale del reino animal, lo cual reduce considerablemente el espectro de aplicación de una teoría biológica [Margulis y Sagan, 2002]. Dado que esto se contrapone directamente con el enfoque mecanicista que le queremos dar a nuestro análisis, tendremos que dar un paso hacia atrás respecto del modelo endosimbiótico y describir los procesos que describe desde una óptica distinta. Los procesos simbióticos de Margulis se dan entre comunidades o colectivos y entornos físicos, que se relacionan simultáneamente a través de varios mecanismos, de ciclos energéticos y metabólicos [Margulis y Sagan, 2002].

Con las herramientas que disponemos —i.e. las ecuaciones diferenciales que describen la dinámica de poblaciones— no estamos en capacidad de hablar en los mismos términos. Nuestro enfoque, aunque efectivamente describe poblaciones, lo hace a partir de suponer individuos constituyentes que se relacionan a través de interacciones puntuales, claramente determinadas entre un individuo y otro. Sin embargo, este enfoque mecanicista, que parte de las interacciones individuales es capaz de describir procesos comunitarios, procesos complejos que emergen de las interacciones locales. Por lo mismo, podremos describir los procesos que postula Margulis, aunque en otros términos. Mostraremos eso más adelante.

1.3.3. Modelo de dinámica adaptativa

Si bien la genética de poblaciones es la base conceptual del «neodarwinismo», el dogmatismo de este último no deriva de esta disciplina, sino de la visión filosófica de sus defensores. La genética de poblaciones, como tal, es una disciplina basada en los trabajos de Wright y Haldane [Fontdevila y Moya, 2008], que describe la forma en que una población va cambiando su composición genética a partir de dos mecanismos: mutación y selección. Una de las herramientas que utiliza la genética de poblaciones es la dinámica adaptativa.

La dinámica adaptativa es el modelado, a través de ecuaciones diferenciales, de los procesos de mutación y selección de un conjunto de parámetros que describen la variabilidad genética de una población. La forma como lidia la dinámica adaptativa con la mutación y selección es por medio de conceptos derivados de la teoría de juegos, aplicadas a los procesos y comportamiento a nivel

de los individuos, a través de una ecuación maestra, determinista. Dieckmann y Law [1996] desarrolla un modelo de dinámica adaptativa fundamentado en la evolución conjunta y simultánea —coevolución— de dos o más poblaciones, que usaremos de paradigma justamente porque se enfoca en la evolución de las relaciones interespecíficas.

De acuerdo con Dieckmann y Law [1996], un modelo coevolutivo de dinámica adaptativa se fundamenta en cuatro postulados:

- La evolución solo tiene sentido, salvo casos excepcionales, en un contexto ecológico de coevolución. En otras palabras, la evolución de una población solo puede entenderse si se modela simultáneamente todo el entorno ecológico que rodea dicha población.
- Todo modelo, para ser más que descriptivo, necesita tener un soporte matemático subyacente.
- Dicho soporte matemático subyacente tiene que basarse en procesos individuales antes de hacer en las poblaciones, porque es a nivel de los individuos que actúan los procesos de la selección natural⁹.
- El trasfondo estocástico de la coevolución tiene varios niveles. Por un lado, i) las nuevas características fenotípicas se introducen de manera aleatoria en la población; ii) los individuos que conforman las poblaciones son entidades discretas, de modo que hay un componente histórico a tomar en cuenta en cada proceso; y, iii) aunque las poblaciones residentes sean discretas, se pueden tratar como infinitas, si las asumimos suficientemente grandes.
- Debido a que la diferencia en la escala temporal en la que actúa la evolución —la dinámica de los parámetros— y la escala temporal ecológica —la dinámica de las poblaciones—, la dinámica coevolutiva se podrá modelar con dos sistemas de ecuaciones diferenciales por separado.

Procedimentalmente, partiremos de una serie de valores iniciales para los parámetros de la población, dejaremos evolucionar dichos valores e iremos seleccionando aquellos que logran un mejor desempeño de la población con su

⁹En estricto, esto difiere de lo propuesto por Margulis, reseñado en la sección anterior. Sin embargo, no entrará en conflicto con nuestros resultados, si partimos de la premisa de que las interacciones individuales y locales, al superponerse, pueden generar procesos emergentes, en este caso, a nivel de las poblaciones

entorno y tienen, por lo tanto, mayores probabilidades de sobrevivir y reproducirse. La permanencia de estos mutantes estará sujeta a cierta probabilidad de ocurrencia, de modo que este proceso será estocástico. Una vez que una pequeña subpoblación de mutantes exitosos se establece, desplazará a la población original hasta sustituirla. Veremos este proceso por medio de un ejemplo.

Dada una población $X(t, s)$, donde s es un parámetro que la caracteriza, la dinámica de X viene dada por $\dot{X} = r_{ef}(X, s)X$ y de modo tal que exista al menos una población $X_0(s)$ tal que $\dot{X} = 0$, es decir, una solución estacionaria. Supongamos que repentinamente aparece una pequeña subpoblación X^* que se diferencia de la original por el parámetro $s^* = s \pm \delta s$. La dinámica de s se puede describir como valor medio en el tiempo de una función arbitraria, como

$$\langle s \rangle(t) = \int s P(s, t) ds.$$

De aquí podemos deducir que, si consideramos la dinámica de $s(t)$ como un proceso *markoviano*, entonces

$$\frac{d\langle s \rangle(t)}{dt} = \int s \frac{dP(s, t)}{dt} ds \quad (1.7)$$

$$\frac{dP(s, t)}{dt} = \int \left[W(s|s^*)P(s^*, t) - W(s^*|s)P(s, t) \right] ds^*, \quad (1.8)$$

donde $W(s|s^*)$ representa la probabilidad transicional de que $s \rightarrow s^*$ y $P(s, t)$ la probabilidad de ocurrencia de s al tiempo t . Decimos que este proceso será *markoviano* ya que el estado en el tiempo t solo depende de los estados en el tiempo $t - 1$, inmediatamente anterior, de ahí que las transiciones solo reflejen los casos en que $s \rightarrow s^*$ —y viceversa—, junto con sus correspondientes probabilidades. Más adelante definiremos W propiamente.

Siguiendo a Dieckmann y Law [1996], de las Ecuaciones. (1.8) podemos reescribir

$$\frac{d\langle s \rangle(t)}{dt} = \int \int (s^* - s) W(s^*|s) P(s, t) ds^* ds \quad (1.9)$$

$$(1.10)$$

y, dado que

$$W(s^*|s) = \sum_{i=1}^N W_i(s_i^*, s) \cdot \prod_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N \delta(s_j^* - s_j),$$

podemos escribir

$$\frac{ds_i}{dt} = \int (s^* - s) W_i(s_i^*, s) ds^*. \quad (1.11)$$

De esta forma, tenemos una ecuación dinámica para cada parámetro s_i —es decir, el parámetro s de la población X_i — en función de las probabilidades de transición $W_i(s_i^*, s)$. Para derivar la forma de cada W_i hay que definir claramente los factores que influyen en esta función. Para esto, partiremos de las premisas establecidas por Dieckmann y Law [1996]:

- Las mutaciones y la selección están estadísticamente no correlacionadas, es decir, podemos escribir ambos como procesos que se multiplican mutuamente. Así,

$$W_i(s_i^*, s) = \mathcal{M}_i(s_i^*, s) \mathcal{T}_i(s_i^*, s), \quad (1.12)$$

donde $\mathcal{M}_i(s_i^*, s)$ será la probabilidad de que aparezca un mutante con un parámetro s_i^* en una población con parámetro s y $\mathcal{T}_i(s_i^*, s)$ será la probabilidad de que dicho mutante s_i^* sobreviva al inicio. Podemos ver que $\mathcal{M}$ recoge el aspecto individual del proceso de mutación, mientras que $\mathcal{T}$ recoge el aspecto colectivo.

- Los procesos de mutación, en distintos individuos, no están correlacionados estadísticamente y se pueden escribir como una multiplicación entre los siguientes términos,

$$\mathcal{M}_i(s_i^*, s) = \mu_i(s_i) b(s_i, s) X_{0i}(s) M_i(s_i, s_i^* - s_i), \quad (1.13)$$

donde i) $\mu_i(s_i)$ será la fracción de nacimientos que originan un mutante, o la probabilidad de ocurrencia de estos —definida en la población, no por individuo—; ii) $b(s_i, s)$ es la tasa de nacimientos per cápita de la población X_i con parámetro s ; iii) $X_{0i}(s)$ será la población media en el equilibrio; y, iv) $M_i[s_i^* - s_i, s_i]$ será la distribución estadística que mostrará el proceso de mutación de s_i .

- La selección $\mathcal{T}$ determina la probabilidad de que una mutación ocurrente en la población sobreviva a una potencial muerte inicial y/o accidental. Esto significa que necesitaremos que las poblaciones mutantes X^* , siempre que sean viables, alcancen un cierto tamaño significativo límite que les permita invadir a la población residente X . En ese sentido, escribiremos:

$$\mathcal{T}_i(s_i^*, s) = b^{-1}(s_i, s) f_i(s_i^*, s)_+, \quad (1.14)$$

donde estamos escribiendo f_i en lugar del r_{ef} de la población X_i , para simplificar la notación. f_{i+} significa que solo sobrevivirán aquellos individuos cuyo $f_i > 0$, de modo que solo le daremos una probabilidad de supervivencia a aquellos que cumplan dicha condición.

Con todos estos cálculos, podemos escribir entonces la probabilidad transicional como

$$W_i(s_i^*, s) = \mu_i(s_i) X_{0i}(s) M_i(s_i, s_i^* - s_i) f_i(s_i^*, s)_{+}. \quad (1.15)$$

Esta expresión todavía se puede simplificar si hacemos dos sustituciones. Podemos hacer una expansión de Taylor para la función de respuesta, $f_i(s_i^*, s) = \partial_i^* f_i(s_i, s)(s_i^* - s_i) + \mathcal{O}^2$ y podemos escribir

$$\sigma_i^2(s_i) = \int (s_i^* - s_i)^2 M_i(s_i, s_i^* - s_i) d(s_i^* - s_i),$$

como la varianza de la distribución M_i y mientras que esta sea homogénea, es decir, mientras cualquier parámetro mute con igual probabilidad, $\sigma_i^2(s_i)$ puede venir dado por cualquier valor infinitesimal $(s_i^* - s_i)$. De este modo que la Ec. (1.15) queda como:

$$\frac{ds_i}{dt} = \frac{1}{2} \mu_i(s_i) \sigma_i^2(s_i) X_{0i}(s) \partial_i^* f_i(s_i, s). \quad (1.16)$$

En esta expresión, el $1/2$ aparece como consecuencia de que hemos absorbido el subíndice $+$ a partir de hacer la integración en solo un segmento de la recta real para $\sigma_i^2(s_i)$, o bien $\{-\infty, s_i\}$ o si no $\{s_i, \infty+\}$. Recordemos que dicho subíndice hacía referencia a que la supervivencia requiere de $f_i > 0$, de modo que, si suponemos monotonía —no necesariamente linealidad— en nuestra función $f_i(s_i)$, tendremos que $f_i = 0$ para cierto s_{0i} y $f_i > 0$, o bien para todo $s_i < s_{0i}$ o si no para todo $s_i > s_{0i}$.

En la Ec. (1.16) todavía pueden distinguirse la parte de mutación — μ, σ y X_{0i} — y selección — $\partial_i^* f_i$ —. En el caso de que nuestras poblaciones X_i dependan de más de un parámetro, lo único que tendrá que cambiarse es $s \rightarrow \bar{s}$ y sustituir $\partial_i^* \rightarrow \nabla_i^*$ en la Ec. (1.16). Esta es la ecuación maestra de la dinámica adaptativa y es la que usaremos, más adelante para modelar las transiciones ecológicas.

Capítulo 2

Materiales y métodos

Con todo el conjunto de ideas desarrollado en el capítulo anterior, se va a construir un modelo generalizado de dinámica poblacional, donde entren en juego todas las posibles interacciones ecológicas y donde se podrá además distinguir entre las saturaciones intraespecíficas y las autoinducidas. Este modelo generalizado será descrito y escrito de forma concisa y resultará fácilmente comprensible, una vez que cada uno de sus términos es definido e interpretado desde un punto de vista mecanicista, basado en las interacciones individuales.

Este capítulo se divide en cuatro partes. En la primera, desarrollaremos nuestro modelo generalizado haciendo especial énfasis en sus aspectos conceptuales y estructurales. En la segunda, desarrollaremos las propiedades dinámicas que pueden derivarse de nuestro modelo, especificando lo que ocurre con una y dos poblaciones. El estudio será analítico, pero se colocarán ejemplos numéricos para mostrar los comportamientos genéricos. En la tercera parte, desarrollaremos las propiedades dinámicas concernientes a una variable espacial, es decir, cuando introducimos el proceso de difusión. El estudio será estrictamente analítico. Finalmente, en la cuarta sección, presentaremos primero la viabilidad que tiene nuestro modelo para representar transiciones entre regímenes ecológicos. Luego presentaremos el «modelo juguete» que hemos construido usando la dinámica adaptativa, para cerrar el análisis presentando la viabilidad de ambos modelos, una vez que se acoplan dentro de un mismo esquema. Aunque en esta parte usaremos algunos resultados numéricos, estos se presentarán solamente como ejemplos de los comportamientos más generales que ofrecen nuestros modelos.

2.1. Modelo generalizado de dinámica poblacional

Para plantear el modelo general, partimos del modelo de García-Algarra et al. [2014] e introducimos los términos $i = j$, ya que es posible darle un significado a los $b_{ii}X_i(t)$ como aquellas interacciones intraespecíficas directas, cooperativas o competitivas, según se establezcan a partir del signo de b_{ii} . Así, se tiene:

$$\dot{X}_i = (r_i - a_i X_i) X_i + \sum_{j=1}^n b_{ij} X_j X_i \left(\frac{1 - c_i X_i}{1 + h_i | b_{ij} | X_j} \right), \quad (2.1)$$

donde r_i y a_i representan la interacción y saturación con el entorno, respectivamente, y el resto del modelo queda separado en tres partes. La primera, el término de interacción $b_{ij}X_jX_i$, la segunda, la saturación autoinducida $(1 + h_i | b_{ij} | X_j)^{-1}$ y la tercera, la saturación por competición intraespecífica indirecta $(1 - c_i X_i)$. Ambos términos de saturación actúan como correcciones al término de interacción y pueden, por lo mismo, ser descartados en aquellas circunstancias en las cuales no manifiesten efectos relevantes. Si se recuerda, c_i refleja la presencia relativa de un individuo con respecto a la región donde habita, de modo que resulta razonable entender c_i^{-1} como el número total de individuos que una región concreta pueda sostener, no en términos de recursos, sino de espacio físico.

Se ha visto que la competición intraespecífica puede denotar dos niveles diferentes de interacción (ver Figura 1.4), uno causado directamente ($b_{ii}X_i(t)$) y otro causado indirectamente ($a_{in}X_i(t)$), ambos en la Ec. (1.2). Este último término, el límite logístico o de Verhulst, puede ser visto como la respuesta de una población, como grupo, a su entorno y es esencialmente un parámetro positivo, precedido de un signo negativo. De esta forma, puede verse que ambos niveles de interacción tienen significados ecológicos totalmente diferentes, pues representan mecanismos distintos. La interacción directa actúa a nivel de los individuos, puede ser negativa o positiva, y no está limitada directamente por ningún otro término en el modelo de Lotka-Volterra (la interacción entre los suricatos y las gaviotas en las Figuras 1.4 y 1.5). De acuerdo con Mallet [2012], los procesos denso-independientes como los nacimientos y las muertes, deben definirse separadamente de los procesos denso-dependientes, como las saturaciones (lo que ocurre con las larvas en la Figura 1.4). Por esta razón, sería relevante incluir un término de saturación por cada término de interacción directa, así esta sea intraespecífica. Estas saturaciones han sido ignoradas hasta la

actualidad, justamente porque su relevancia solo aparece conceptualmente cuando se entiende el modelo desde la perspectiva de las interacciones individuales entre los miembros de las poblaciones. Como los términos lineales de interacción requieren de un término cuadrático para saturarse, será necesario recurrir a un término cúbico para saturar las interacciones cuadráticas, interespecíficas o intraespecíficas, cooperativas o competitivas.

La generalidad de este modelo permite que cualquier otro modelo de dinámica de poblaciones pueda ser reconstruido desde aquí, solo estableciendo las consideraciones mencionadas anteriormente. Es relevante notar, además, que dos parámetros relacionados con las interacciones han sido considerados solamente condicionados a una población, i.e. c_i y h_i asumen que tanto la competición intraespecífica indirecta y el tiempo de forrajeo dependen únicamente de la población x_i . Si bien, estas suposiciones son razonables, el sistema es fácilmente generalizable a situaciones en las que estas no se cumplan. Solo habría que reemplazar c_{ij} y h_{ij} y evitar la factorización de sus términos desde la sumatoria en j . Estas modificaciones no cambian, en lo absoluto, el marco conceptual e interpretativo del modelo.

Al tener ambas saturaciones multiplicándose en el modelo, este permite simplificaciones bastante sencillas bajo ciertas suposiciones. Si se asume que una de estas correcciones es muy pequeña, i.e. que dicho mecanismo de saturación demorará mucho en alcanzarse, puede hacerse que $h_i \sim 0$ o $c_i \sim 0$ y eliminarse dicho factor, dejando el modelo inalterado. En adelante, asumiremos $h_i \sim 0$, pues nuestro interés estará enfocado exclusivamente en las saturaciones de tipo intraespecíficas.

El modelo generalizado que hemos construido parte de la ecuación dinámica de la población i y cualesquiera especies que interactúen con ella, incluyéndose a sí misma. La interacción entre individuos de una misma población puede ser beneficiosa, llamándose *cooperación*, o perjudicial, llamándose *competición* intraespecífica directa; un ejemplo de esto último sería el canibalismo. Estas interacciones intraespecíficas directas usualmente han sido ignoradas en la literatura, en beneficio de las interacciones intraespecíficas indirectas, que han dado cuenta de la saturación en términos logísticos, en los modelos convencionales (ver Capítulo 1). Sin embargo, tanto la cooperación como la competición intraespecíficas directas son comportamientos ecológicos bastante documentados, en múltiples especies. La cooperación es un comportamiento bastante conocido entre las especies sociales y eusociales¹ [Wilson, 1971] y los beneficios

¹Se entiende eusocilidad como el comportamiento gregario de la población de una especie en el que los individuos dividen sus roles de manera jerárquica, en clases divididas y diferenciadas.

del comportamiento cooperativo han sido continuamente reportados, especialmente entre los animales eusociales [Stadler y Dixon, 2005]. Por otro lado, se sabe que la competición entre miembros de una misma especie no solo se reduce a la saturación de recursos del entorno. Stucchi y Figueroa [2006] reportaron el agresivo comportamiento intraespecífico del piquero peruano *Sula variegata*, cuyos miembros atacan viciosamente a sus pares, no para quitarles el alimento, sino simplemente por encontrarse en las inmediaciones de sus nidos. Del mismo modo, los piqueros adultos tienen muy poca tolerancia, en general, con los pichones que no son suyos, siendo capaces de picotearlos hasta su muerte cuando se les cruzan. Comportamientos equivalentes son conocidos para otras especies que manifiestan una marcada territorialidad.

Tanto la cooperación como la competición directas e intraespecíficas pueden ser incluidas como la interacción entre miembros de una misma población, dentro de sus tasas efectivas de crecimiento. Así, el modelo general quedaría escrito como,

$$\dot{X}_i = X_i \left[\left(r_i + \sum_{j=1}^n b_{ij} X_j \right) - \left(a_i + c_i \sum_{j=1}^n b_{ij} X_j \right) X_i \right], \quad (2.2)$$

donde el subíndice i corre desde 1 a n incluyendo los términos ($j = i$). El funcional correspondiente a la tasa efectiva de crecimiento del modelo Malthusiano quedaría como:

$$f_i = \left(r_i + \sum_{j=1}^n b_{ij} X_j \right) - \left(a_i + c_i \sum_{j=1}^n b_{ij} X_j \right) X_i, \quad (2.3)$$

que lo definimos para utilizarlo luego. Con estas consideraciones, es posible manejar un modelo general para cualquier tipo de interacción ecológica, con una tasa efectiva de crecimiento que incluya tanto las interacciones de una población, con su entorno, consigo misma (b_{ii}) y con otras poblaciones, ya sean estas últimas beneficiosas ($b_{ij} > 0$) o perjudiciales ($b_{ij} < 0$), así como los efectos de saturación sobre todas estas interacciones, debidos a la competición intraespecífica indirecta.

2.2. Propiedades dinámicas

En esta sección exploraremos las propiedades dinámicas del modelo generalizado. Por conveniencia, lo haremos primero para el caso de una población,

considerando interacciones intraespecíficas directas, pues esto nos permitirá entender el rol que tienen la cooperación y la competición dentro de una misma población. Luego, veremos el caso de dos poblaciones.

2.2.1. Modelo de una población

En general, este sistema de ecuaciones diferenciales no lineales no podría resolverse analíticamente, con expresiones algebraicamente sencillas, para una cantidad arbitraria de especies. Sin embargo, para el caso de una sola población, es posible encontrar expresiones sencillas para las soluciones estacionarias. Aunque encontrar especies aisladas que solo interactúen con un entorno pasivo sea empíricamente muy difícil —o hasta imposible, fuera de un ambiente experimental—, este estudio puede dar algunas pistas importantes sobre el tipo de soluciones que se obtienen cuando se introducen términos de interacción intraespecífica directa. Luego se extrapolarán estas conclusiones al caso de dos y más poblaciones.

Consideremos la Ec. (2.2) para solo una especie. Esta podría ser escrita como:

$$\dot{X} = X [(r + bX) - (a + cbX) X], \quad (2.4)$$

donde hemos removido los subíndices para simplificar la notación. Ahora, las soluciones no triviales de la Ec. (2.4) pueden obtenerse de la condición:

$$r + (b - a)X_0 - cbX_0^2 = 0, \quad (2.5)$$

De este modo, las soluciones estacionarias de la Ec. (2.4) serían la extinción y las soluciones de la Ec. (2.5):

$$X_0^\pm = \frac{(b - a) \pm \sqrt{(b - a)^2 + 4rbc}}{2bc} = \frac{(b - a) \pm \delta}{2bc}, \quad (2.6)$$

en donde $\delta = \sqrt{(b - a)^2 + 4rbc}$. Podemos encontrar diferentes soluciones dependiendo de los signos que tengan los parámetros de la ecuación, r y b . Cada solución necesitará un análisis de estabilidad lineal propio. Para comprender mejor lo que está pasando, se puede estudiar los máximos y mínimos de la ecuación Ec. (2.4),

$$X_{min,max} = \frac{(b - a) \pm \sqrt{(b - a)^2 + 3rbc}}{3bc}, \quad (2.7)$$

y corresponderán a los valores de población en los que $\dot{X}$ cambia de pendiente. Cuando r y b tienen el mismo signo solamente se tendrá un máximo o mínimo

positivo, dependiendo del caso, pero cuando r y b tienen signos contrarios, ambos máximo y mínimo serán positivos. Esto puede verse en la Figura (2.1).

Estudiamos ahora las soluciones y la estabilidad lineal dependiendo de los signos de los parámetros. Para realizar un análisis de estabilidad lineal, debe derivarse la Ec. (2.4), respecto de las poblaciones y calculadas estas en los valores de las soluciones estacionarias $X_0 = \{0, X_0^-, X_0^+\}$.

$$\left. \frac{d\dot{X}}{dX} \right|_{X=0} = r \quad (2.8)$$

$$\left. \frac{d\dot{X}}{dX} \right|_{X=X_0^\pm} = -r - cbX_0^2 \quad (2.9)$$

Cuando $r > 0$ y $b > 0$, el sistema se comporta de manera similar al modelo logístico de Verhulst. Sin embargo, la tasa propia de crecimiento, así como la saturación, manifestarán una aceleración lineal respecto de la propia población, X . Fuera de esto, el comportamiento será estructuralmente idéntico y las soluciones serán siempre reales, habiendo una positiva y otra negativa. La solución trivial, $X_0 = 0$, siempre será inestable, ya que el autovalor que determina su estabilidad, $\lambda = r$, lo estamos asumiendo como positivo. En las soluciones conjugadas, X_0^+ , es la única solución positiva no trivial, ya que la solución X_0^- representa a una población negativa, lo cual no tiene sentido desde el punto de vista ecológico. X_0^+ además será siempre estable.

Cuando $r > 0$ y $b < 0$, i.e. cuando existe competición intraespecífica directa, emerge una solución estacionaria adicional al límite de saturación. La solución menor X_0^+ será estable y la mayor X_0^- será inestable. Esto se representa en la Figura 2.1, a la derecha. En este caso, la interacción intraespecífica, al ser negativa, reducirá el límite de saturación.

Por otro lado, cuando $r < 0$, la extinción será una solución estable, pero la estabilidad lineal de $X_0^\pm$ dependerá adicionalmente del valor de b , es decir, se podrá verificar el efecto, tanto de la cooperación como de la competición intraespecíficas directas. Cuando $r < 0$ y $0 < a < b$, la solución estacionaria X_0^- será inestable y X_0^+ será estable. Este nuevo escenario muestra que la cooperación intraespecífica en un entorno hostil introduce una población límite, X_0^- . Si la población es mayor que el límite, convergerá a una solución estable, X_0^+ , mientras que si la población es menor, convergerá a la otra solución estable, la extinción. Esto se representa en la Figura 2.1, a la izquierda. El caso en el que $r < 0$ y $0 < b < a$ refleja una situación en la que los beneficios de la cooperación intraespecífica directa no compensan ni siquiera los efectos negativos de la saturación del entorno. En ese caso, la única solución positiva y estable será la extinción.

Figura 2.1: Dependencia de la derivada temporal de la población respecto de sí misma (arriba) y evolución de la población en el tiempo (abajo) para el caso de una especie con interacciones intraespecíficas directas. a) Tasa propia de crecimiento negativa, $r = -0,11$, e interacción intraespecífica directa positiva, $b = 0,00121$; b) Tasa propia de crecimiento positiva, $r = 0,11$, e interacción intraespecífica directa negativa, $b = -0,00099$. Usamos $c = 0,005$.

2.2.2. Modelo de dos poblaciones

En el caso de tener dos poblaciones, el modelo general de interacciones ecológicas con interacciones intraespecíficas directas puede escribirse de la siguiente manera:

$$\dot{X}_i = X_i \left[r_i - a_i X_i + \sum_{j=1}^2 b_{ij} X_j (1 - c_i X_i) \right] \quad (2.10)$$

En este caso, se tiene que aparece nuevamente la solución trivial, la extinción total $\{0, 0\}$. Adicionalmente, aparecen las extinciones parciales $\{X_{01}, 0\}$ y $\{0, X_{02}\}$, que se pueden obtener de las ecuaciones:

$$r_i + (b_{ii} - a_i) X_{0i} - c_i b_{ii} X_{0i}^2 = 0, \quad (2.11)$$

con lo cual pueden obtenerse dos posibles soluciones para cada una de las po-

blaciones, a saberse,

$$X_{0i} = \frac{(b_{ii} - a_i) \pm \sqrt{(b_{ii} - a_i)^2 + 4r_i c_i b_{ii}}}{2c_i b_{ii}}, \quad (2.12)$$

que son soluciones idénticas a las obtenidas en la Ec. (2.6), de modo que sus comportamientos podrán remitirse a los descritos en la sección anterior. En el caso de no haber interacción intraespecífica, estas soluciones recuperan su forma sencilla de $\{r_1/a_1, 0\}$ y $\{0, r_2/a_2\}$, que será válida siempre que $r_i > 0$.

Con respecto a las soluciones estacionarias de coexistencia, los términos intraespecíficos hacen algo más difícil que se puedan obtener soluciones analíticas. Las expresiones de las que se derivan las soluciones de coexistencia salen de la Ec. (2.10), que se pueden escribir como

$$\begin{aligned} X_{01} &= \frac{r_1 + b_{11}X_{01} + b_{12}X_{02}}{a_1 + c_1(b_{11}X_{01} + b_{12}X_{02})} \\ X_{02} &= \frac{r_2 + b_{21}X_{01} + b_{22}X_{02}}{a_2 + c_2(b_{21}X_{01} + b_{22}X_{02})}. \end{aligned} \quad (2.13)$$

Estas ecuaciones pueden manifestar hasta seis soluciones estacionarias, que corresponderían a seis posibles coexistencias de las poblaciones X_1 y X_2 . Aunque obtener las expresiones analíticas para esto sería demasiado engorroso, lo que sí puede hacerse fácilmente es explorar todos los posibles escenarios que pueden aparecer, por medio de simulaciones numéricas y explorando diferentes combinaciones de valores para los parámetros. Esto se realizará en la siguiente sección, luego de analizar la estabilidad lineal de todas las soluciones obtenidas aquí.

2.2.2.1. Análisis de estabilidad lineal

La estabilidad lineal del modelo genérico Eq. (2.2) puede ser analizada desde la matriz Jacobiana, evaluada en las soluciones estacionarias, y cuyos elementos pueden obtenerse de:

$$\left. \frac{\partial \dot{X}_i}{\partial X_i} \right|_{\vec{X}_0} = f_i(\vec{X}_0) + (b_{ii} - a_i)X_{0i} - 2c_i b_{ii} X_{0i}^2 - c_i b_{ij} X_{0i} X_{0j} \quad (2.14)$$

$$\left. \frac{\partial \dot{X}_i}{\partial X_j} \right|_{\vec{X}_0} = b_{ij} X_{0i} (1 - c_i X_{0i}) \quad (2.15)$$

donde $\vec{X}_0$ es el vector de soluciones estacionarias dado en la Ec. (2.13).

Extinción total En el caso de dos poblaciones, la matriz Jacobiana de la solución correspondiente a la extinción total, $\{0, 0\}$ es:

$$J_{\{0,0\}} = \begin{pmatrix} r_1 & 0 \\ 0 & r_2 \end{pmatrix} \quad (2.16)$$

y cuyos autovalores $\lambda_1 = r_1$ y $\lambda_2 = r_2$ serán negativos cuando ambas tasas de crecimiento propio r_i sean negativas.

Extinciones parciales Para las extinciones parciales, la matriz Jacobiana tendrá esta forma:

$$J_{\{X_{01},0\}} = \begin{pmatrix} -r_1 - c_1 b_{11} X_{01}^2 & b_{12} X_{01} (1 - c_1 X_{01}) \\ 0 & r_2 + b_{21} X_{01} \end{pmatrix} \quad (2.17)$$

Esta matriz Jacobiana es la misma que la matriz del modelo logístico mutualista [García-Algarra et al., 2014], aunque el elemento J_{11} ahora incluye un término de interacción intraespecífica $-c_1 b_{11} X_{01}^2$. Este nuevo término podrá cambiar la estabilidad de la solución, dependiendo de si la interacción es positiva o negativa. Lo mismo puede establecerse para la solución simétrica $\{0, X_{02}\}$, solo intercambiando los roles de las poblaciones.

Las extinciones parciales tienen la forma referida en la Ec. (2.12). Se puede ver cómo es la estabilidad lineal en el caso más sencillo, aquel en que no existen interacciones intraespecíficas y las extinciones parciales corresponden a $\{r_1/a_1, 0\}$ y $\{0, r_2/a_2\}$. Cuando X_i se extingue, los autovalores de Ec. (2.17) (y su contraparte) pueden calcularse como $\{\lambda_1, \lambda_2\} = \{r_i + b_{ij} r_j / a_j, -r_j\}$, lo que significa que la extinción parcial de X_i será estable solo cuando $r_j > 0$ y $r_i + b_{ij} r_j / a_j < 0$. Que $r_j > 0$ hace que la extinción parcial exista como solución positiva. Adicionalmente, habrá tres posibles escenarios en los que se podría tener la extinción parcial de X_i como solución estable:

- o bien $r_i < 0$ y $b_{ij} < 0$,
- o si no $r_i < 0$ y $b_{ij} > 0$ y además $|r_i| > b_{ij} r_j / a_j$, y
- finalmente, $r_i > 0$ y $b_{ij} < 0$, requiriendo que $r_i < |b_{ij}| r_j / a_j$.

En cualquier otra situación, la solución correspondiente a la extinción parcial de X_i será inestable. Por otro lado, cuando existen interacciones intraespecíficas, la deducción analítica de la estabilidad de las extinciones parciales no dará resultados tan sencillos de analizar. Sin embargo, se hará una exploración de estos casos en la sección de Resultados, pues cada combinación de valores para los parámetros de las poblaciones X_i da pie a un régimen ecológico particular.

Coexistencias En cuanto a las soluciones no triviales, $\{X_{01}, X_{02}\}$, la matriz Jacobiana se escribe como:

$$J_{\{X_{01}, X_{02}\}} = \begin{pmatrix} -r_1 - b_{12}X_{02} - c_1b_{11}X_{01}^2 & b_{12}X_{01}(1 - c_1X_{01}) \\ b_{21}X_{02}(1 - c_2X_{02}) & -r_2 - b_{21}X_{01} - c_2b_{22}X_{02}^2 \end{pmatrix} \quad (2.18)$$

En este caso, ambos elementos de la diagonal incluyen los términos de interacción intraespecífica y de interacción interespecífica con signos negativos. Esto significa que, por un lado, la colaboración intraespecífica promueve la estabilidad de la solución estacionaria, mientras que la competición intraespecífica promueve, en cambio, la inestabilidad de dicha solución. Asimismo, las relaciones beneficiosas entre poblaciones ($b_{ij} > 0$) promueven también la estabilidad, mientras que las relaciones perjudiciales ($b_{ij} < 0$) promueven en cambio a inestabilidad. Los casos extremos, como el mutualismo y la competición, promoverán justamente comportamientos opuestos, en caso de tener términos interespecíficos muy grandes: en el mutualismo se promoverá la estabilidad y, en la competición, la inestabilidad. Estos resultados se comentarán, más adelante, en la sección de Resultados.

A modo de entender cualitativamente el comportamiento del sistema, se pueden usar las isoclinas nulas, que son aquellas curvas donde una de las poblaciones mantienen una tasa de crecimiento nula. De la Ec. (2.10), las isoclinas nulas se obtienen encontrando las relaciones entre X_1 y X_2 , dado que $\dot{X}_1 = 0$ y $\dot{X}_2 = 0$, lo que dará dos curvas:

$$X_j = \frac{r_i + (b_{ii} - a_i)X_i - c_i b_{ii} X_i^2}{b_{ii}(c_i X_i - 1)}. \quad (2.19)$$

Esta expresión presenta una discontinuidad en $X_i = 1/c_i$. En esos puntos, la tasa de crecimiento de X_i se vuelve igual a $r_i - a_i/c - i$, independientemente del valor de X_j . Entonces, si $c_i \leq a_i/r_i$ la tasa será negativa y el sistema estará acotado a lo largo de dicha recta. En caso contrario, el sistema podrá divergir. Esto nos forzará a exigir dicha condición para los c_i y «acotará» la validez de nuestro modelo al espacio rodeado por las rectas $\{X_1 = 0, X_1 = 1/c_1, X_2 = 0, X_2 = 1/c_2\}$, desde cuyo interior las poblaciones no podrán «salirse».

En la Figura 2.2 representamos el rectángulo limitado por las rectas $X_i = 0, 1/c_i$, donde $X_i = 0$ son los ejes izquierdo e inferior y $X_i = 1/c_i$ son las líneas punteadas. En la parte izquierda de dicha figura, fijamos las condiciones $c_1 < a_1/r_1$ y $c_2 = a_2/r_2$, de modo que las poblaciones se mantienen dentro del rectángulo y no pueden «escapar» fuera de este. En la parte derecha, hemos

Figura 2.2: Isoclinas nulas y espacio de fases para un sistema antagonista donde ambas poblaciones cooperan de forma intraespecífica. Las líneas punteadas representan $X_i = 1/c_i$ mientras que las líneas sólidas son las isoclinas nulas (naranja para X_2 y negra para X_1). A la izquierda, $a_1 = 0,00078$ cumple la condición $c_1 < a_1/r_1$ y las poblaciones dentro del área $X_i = 0, 1/c_i$ no pueden escapar fuera de esta; a la derecha, $a_1 = 0,00072$, de modo que $c_1 > a_1/r_1$ de manera que las poblaciones pueden cruzar el área $X_i = 0, 1/c_i$ de dentro hacia fuera. Hemos usado $c_2 = a_2/r_2$ y $r_1 = 0,15, r_2 = -0,15, b_{11} = 0,0046, b_{12} = -0,00615, b_{21} = 0,0046, b_{22} = 0,0005, a_2 = 0,00075, c_1 = c_2 = 0,005$.

fijado $c_1 > a_1/r_1$ (manteniendo $c_2 = a_2/r_2$), de modo que algunas poblaciones pueden cruzar los límites del rectángulo, de dentro para fuera. Cabe notar que el comportamiento asintótico de las isoclinas nulas en $X_1 = 1/c_1$ ha cambiado y ahora pueden crecer hasta el infinito.

Las intersecciones de las isoclinas nulas definen las soluciones estacionarias. Como las expresiones de la Ec. (2.19) son no-lineales, pueden existir varias soluciones dentro del rectángulo, permitiendo más de una solución estable interior, separada de puntos-silla. Esto se puede ver en la Figura 2.2, donde las intersecciones de las isoclinas nulas —líneas negras para X_1 y naranjas para X_2 — se dibujan como puntos de color rojo. Dos de ellas son soluciones estacionarias estables, mientras que la otra, entre estas dos, es un punto-silla.

Por otro lado, las soluciones estacionarias de coexistencia pueden ser obtenidas combinando las Ecuaciones(2.13). Se explorará analíticamente solo el caso en que no existan interacciones intraespecíficas, dada la dificultad de hacerlo

con ellas. Así, en este caso, la ecuación cuadrática de las coexistencias quedaría como,

$$A_{1,2} X_{01,02}^2 + B_{1,2} X_{01,02} + C_{1,2} = 0, \quad (2.20)$$

y sus respectivas soluciones podrían escribirse como:

$$X_{01,02} = \frac{1}{2A_{1,2}} \left(-B_{1,2} \pm \sqrt{B_{1,2}^2 - 4A_{1,2}C_{1,2}} \right), \quad (2.21)$$

donde los coeficientes A_1 , A_2 , B_1 , B_2 , y C_1 , C_2 vienen dados por

$$\begin{aligned} A_1 &= b_{21} (a_1 c_2 + b_{12} c_1), \\ A_2 &= b_{12} (a_2 c_1 + b_{21} c_2), \\ B_1 &= (a_1 a_2 - b_{12} b_{21}) + (c_1 b_{12} r_2 - c_2 b_{21} r_1), \\ B_2 &= (a_1 a_2 - b_{12} b_{21}) - (c_1 b_{12} r_2 - c_2 b_{21} r_1), \\ C_1 &= -(r_1 a_2 + b_{12} r_2), \\ C_2 &= -(r_2 a_1 + b_{21} r_1), \end{aligned}$$

Puede demostrarse que el discriminante $\Delta = B_1^2 - 4A_1C_1 = B_2^2 - 4A_2C_2$ resulta ser el mismo. La estabilidad lineal para el caso de las relaciones mutualistas ha sido ya estudiada en García-Algarra et al. [2014], sin embargo, las soluciones para relaciones antagonistas y competitivas podrían ser diferentes, dado que $b_{ij} < 0$ ahora está permitido. Se explorarán estos casos, numéricamente, en el capítulo de Resultados, junto con el caso en que existan interacciones intraespecíficas.

2.3. Propiedades espaciales

Usualmente, en los estudios que se hace de dinámica de poblaciones, se suele considerar para una primera aproximación solo los elementos dinámicos del modelo. Todos los modelos discutidos hasta ahora, los hemos considerado únicamente de forma estructural, de modo que no hemos visto la influencia que las variables espaciales juegan en ellos. En esta sección exploraremos las variaciones espaciales, dado que estas constituyen un elemento clave para poder entender el comportamiento ecológico plenamente [Okubo, 2001].

En particular, las inestabilidades de Turing han sido estudiadas como parte de los comportamientos que ofrecen los modelos de dinámica de poblaciones. Se conoce como inestabilidades de Turing a los patrones espaciales que se forman en la distribución de las poblaciones, en un modelo dinámico en el que la difusión

espacial de los individuos involucrados se produce con tasas distintas [Murray, 2011]. Se sabe que solo los regímenes ecológicos cuyos términos de interacción tengan signos opuestos pueden provocar inestabilidades de Turing. Esto significa que el mutualismo o la competición no serán capaces de formar patrones espaciales por difusión, pero el antagonismo, sea que este refleje depredación o parasitismo, sí podrá [Murray, 2011, Okubo, 2001]. En un régimen antagonista se tiene la particularidad de que, si $b_{12} < 0$ entonces $b_{21} > 0$, de modo que la diagonal secundaria de la matriz Jacobiana, Ec. (2.18), tendrá necesariamente signos opuestos.

Figura 2.3: Comportamientos autocatalíticos de acuerdo con la estructura de la matriz Jacobiana. La imagen superior corresponde al caso de presas autocatalíticas, mientras que la inferior, al de depredadores autocatalíticos. La imagen ha sido adaptada de [Murray, 2011].

De acuerdo con Murray [2011], cuando un sistema de dos poblaciones antagonistas muestra patrones de Turing, o bien la población de presas será autocatalítica, o si no, lo será la población de depredadores. Ambos comportamientos tendrán una matriz Jacobiana con una estructura particular. Esto se aprecia en la Figura 2.3. A partir de la estructura que tenga la matriz Jacobiana, o

bien el elemento $J_{11} > 0$ y las presas actúan de forma autocatalítica, es decir, manifiestan un comportamiento que se retroalimenta de manera positiva, o si no es $J_{22} > 0$ y son los depredadores los que actúan de forma autocatalítica. En ambos casos, la especie no autocatalítica tendría que tener un mecanismo de autoinhibidor, una retroalimentación negativa.

Aunque específicamente el sistema clásico de Lotka-Volterra no es capaz de generar inestabilidades por difusión, estas pueden lograrse a través de pequeñas modificaciones. Segel y Jackson [1972] mostraron que los términos de interacción cuadráticos entre poblaciones son necesarios para poder generar inestabilidades de Turing en un sistema antagonista. Los autores introdujeron un término cuadrático positivo para las presas, entendido como cooperación, y un término cuadrático negativo para los depredadores, entendido como una tasa de mortalidad cuadrática o denso-dependiente. Curiosamente, se mostró que un término de cooperación entre los depredadores, introducido como parte de una expansión cuadrática en el término de interacción, no produciría el mismo efecto. Los autores concluyeron que la inestabilidad por difusión era causada entonces, por un mecanismo de retroalimentación positivo entre las presas, que actúan como los elementos desestabilizadores del sistema, y un mecanismo de retroalimentación negativo entre los depredadores, que actúan como los elementos estabilizadores.

Bartumeus et al. [2001] también mostraron que las inestabilidades de Turing se pueden producir por interferencias entre los depredadores. Ellos usaron un modelo tipo DeAngelis², pero incorporaron una función de respuesta que fuese dependiente de la tasa entre poblaciones. En McGehee y Peacock-López [2005], McGehhe et al. [2008] está presente otro mecanismo, usando un modelo tipo Bazykin³, donde la inestabilidad por difusión es producida también por un término de interferencia entre depredadores, representado por medio de un término cuadrático. Sin embargo, la función de respuesta es exclusivamente dependiente de la población de la especie depredada y no de la tasa entre poblaciones. Hasta cierto punto, estos resultados contradicen lo afirmado por Alonso et al. [2002], quienes mostraron que solo los términos de interacción que dependan de las tasas entre poblaciones podrían producir inestabilidades de tipo Turing. Finalmente, Sun et al. [2009] mostraron también que, usando un término cuadrático en una función de respuesta tipo Holling II, se podía generar inestabilidad por difusión.

En esta sección mostraremos que el modelo generalizado que hemos presen-

²Este modelo tiene una función de respuesta equivalente a una tipo Holling II, pero con un término $(1 + h_i b_{ij} X_j + w_i b_{ij} X_i)$ en el denominador [Turchin, 2003].

³La función de respuesta de este modelo satura de forma logística la interacción con el entorno y de forma hiperbólica la interacción entre poblaciones [Turchin, 2003].

tado también presenta inestabilidades de Turing, pero a partir de un mecanismo no descrito hasta ahora en la literatura. Estas inestabilidades aparecen tanto por los términos de interacción intraespecífica, cooperativos y competitivos, así como por los términos de saturación de las relaciones interespecíficas.

2.3.1. Patrones de Turing

La inestabilidad por difusión se da bajo ciertas condiciones que veremos a continuación. La incorporación de la variable espacial y su correspondiente término de difusión se hace de forma sencilla, en el modelo genérico de la Ec. (2.2) y considerando la definición de la Ec. (2.3), como

$$\begin{aligned}\dot{X}_1(t, z) &= \nabla^2 X_1(t, z) + f_1(X_1, X_2), \\ \dot{X}_2(t, z) &= \delta \nabla^2 X_2(t, z) + f_2(X_1, X_2),\end{aligned}\tag{2.22}$$

donde el operador ∇^2 es el Laplaciano —segunda derivada respecto de z — y el parámetro δ describe la proporción entre las difusividades de las dos poblaciones, es decir $\delta = d_2/d_1$. De acuerdo con Murray [2011], para tener inestabilidades por difusión, se requiere por lo menos que se cumpla, para las derivadas parciales,

$$\begin{aligned}f_{11} + f_{22} &< 0, \\ f_{11}f_{22} - f_{12}f_{21} &> 0,\end{aligned}\tag{2.23}$$

donde $f_{ij} = \partial f_i / \partial X_j$.

Para realizar el análisis en esta sección, procederemos a adimensionalizar el sistema genérico propuesto. El proceso de adimensionalización lo hemos descrito en el Apéndice A.1. Se omitirá la dependencia de las poblaciones a las variables t y z para simplificar la notación. El sistema queda, para las poblaciones adimensionales u_i , como:

$$\begin{aligned}f_1(u_1, u_2) &= \gamma u_1 (1 - q_1 u_1 \\ &\quad + (p_{11} u_1 + p_{12} u_2) (1 - u_1)) \\ f_2(u_1, u_2) &= \gamma u_2 (s - q_2 u_2 \\ &\quad + (p_{21} u_1 + p_{22} u_2) (1 - u_2)).\end{aligned}\tag{2.24}$$

donde los $p_{ij} = b_{ij}/(c_j r_1)$ son términos proporcionales a los de interacción b_{ij} , $q_i = a_i/(c_i r_1)$ es una proporción entre los límites de población del entorno e

interespecífico, $s = r_2/r_1$ representa una tasa de proporcionalidad entre las tasas de crecimiento propias y $\gamma = r_1 L^2/d_1$ es un factor de escala sin dimensiones.

Sin perder generalidad fijaremos $\gamma = 1$ y así la notación será más sencilla. Calculando f_{ij} para las soluciones estacionarias del sistema, u_{0i} , obtenemos:

$$\begin{aligned} f_{11} &= -(1 + p_{12}u_{02} + p_{11}u_{01}^2), \\ f_{12} &= p_{12}u_{01}(1 - u_{01}), \\ f_{21} &= p_{21}u_{02}(1 - u_{02}), \\ f_{22} &= -(s + p_{21}u_{01} + p_{22}u_{02}^2). \end{aligned} \quad (2.25)$$

Dado que ahora el sistema es adimensional, las poblaciones estarán restringidas, por el reescalamiento, a $u_i \leq 1$. Esto prevendrá que sobrepasen las poblaciones límite establecidas anteriormente. Si se escoge u_i como la población de las presas y u_j la población de los depredadores, se tendrá que $p_{ij} < 0$ y $p_{ji} > 0$, de modo que $f_{ij} < 0$ y $f_{ji} > 0$.

Para tener inestabilidad provocada por difusión, existen dos posibilidades, como se mencionó en la sección anterior. Si $f_{11} > 0$ y $f_{22} < 0$, se tendrá el escenario en el que las presas muestran un comportamiento autocatalítico. Por otro lado, si $f_{12} < 0$ y $f_{21} > 0$, serán los depredadores los que muestren el comportamiento autocatalítico. De acuerdo con Murray [2011], aquella población que actúe de forma autocatalítica será la que tenga una menor tasa de difusión. La Ec. (2.22) es coherente con el primer escenario, en el que $d_2 > d_1$. Para el segundo escenario, en el que $d_2 < d_1$, tendrá que considerarse un reescalamiento de la dimensión especial por un factor de $\sqrt{\delta}$ (ver el Apéndice A.1 para más detalle).

En ausencia de los términos de interacción intraespecífica, i.e. cuando $p_{ii} = 0$, las Ec. (2.24) están forzadas a que $(1 + p_{12}u_{02}) = u_{01}(q_1 + p_{12}u_{02})$ y $(s + p_{21}u_{01}) = u_{02}(q_2 + p_{21}u_{01})$ para que se produzca inestabilidad por difusión. Dado que ya se ha fijado que $p_{12} < 0$, $f_{11} > 0$ solo ocurre si $|p_{12}| > 1/u_{02}$ y $|p_{12}| > q_1/u_{02}$. Esto abre la posibilidad de un mecanismo de inestabilidad por difusión motivado enteramente por el término de saturación intraespecífico que actúa sobre la interacción interespecífica, en la Ec. (2.24). Este mecanismo corresponde al escenario de presas autocatalíticas. No será posible tener esta situación con depredadores autocatalíticos, ya que $u_2(q_2 + p_{21}u_{01}) > 0$ para cualquier valor de q_2 and p_{21} .

En ausencia de saturación intraespecífica sobre las interacciones, tanto intra como interespecíficas, la Ec. (2.25) da el resultado conocido de $f_{11}, f_{22} \leq 0$, que no permite inestabilidad de Turing, ya que, para que esta ocurra, la difusión deberá provocar que $\delta f_{11} + f_{22} > 0$ [Murray, 2011]. El caso aún más extremo,

en el que no existe ninguna saturación intraespecífica, ni siquiera con el entorno, $f_{11}, f_{22} = 0$, que corresponde al caso conocido de Lotka-Volterra [Okubo, 2001].

2.3.2. Presas autocatalíticas sin interacciones intraespecíficas

En ausencia de las interacciones intraespecíficas, i.e. cuando $p_{ii} = 0$, se ha visto que $f_{11} > 0$ solo si $|p_{12}| > 1/u_{02}$ y $|p_{12}| > q_1/u_{02}$. De acuerdo con estas condiciones, puede derivarse

$$\frac{\max(1, q_1)}{u_{02}} < |p_{12}|. \quad (2.26)$$

Por otro lado, $f_{22} < 0$ siempre, ya que $(s + p_{21}u_{01}) > 0$ para cualquier p_{21} , de modo que no es necesario imponer ninguna otra condición para este escenario.

2.3.3. Presas autocatalíticas con interacciones intraespecíficas

En este escenario, al permitirse que $p_{ii} \neq 0$, se podría cumplir $f_{11} > 0$ solo cuando $(1 + p_{12}u_{02} + p_{11}u_{01}^2) < 0$. De la Ec. (2.24), evaluada en u_{0i} , se obtiene,

$$p_{11}u_{01} + p_{12}u_{02} = \frac{q_1u_{01} - 1}{1 - u_{01}}, \quad (2.27)$$

entonces, para que $f_{11} < 0$ se necesita que,

$$\frac{q_1 - 1}{(1 - u_{01})^2} + p_{11} < 0. \quad (2.28)$$

Esta condición permite dos posibles comportamientos relacionados con p_{11} , i.e. para las interacciones intraespecíficas de las presas. Para $q_1 > 1$, las presas tendrá que ser necesariamente competitivas y $|p_{11}| > (q_1 - 1)/(1 - u_{01})^2$, pero para $q_1 < 1$, las presas podrán ser necesariamente competitivas. El valor de q_1 , como ya se vio, proviene de su interpretación en las Ec. (2.22), a partir de la transformación establecida en el Apéndice A.1. Así, $q_1 = (1/c_1)/(r_1/a_1)$ puede entenderse como la proporción entre el límite de la población establecido exclusivamente por los recursos obtenidos de sus interacciones inter e intraespecíficas —i.e. $1/c_1$ —, con el límite de población establecido exclusivamente por los recursos obtenidos del ambiente r_1/a_1 .

Esta distinción no es del todo trivial. Cuando $q_i > 1$, la población tiene un límite mayor por las interacciones inter e intraespecíficas que por los recursos del ambiente. Esto significa que la saturación intraespecífica del entorno es más fuerte que la saturación de las interacciones. En otras palabras, el término cuadrático negativo $a_i X_i^2$ es grande. Así, es esperable que la especie esté forzada a ser competitiva y tener un término $b_{ii} X_i^2$ también grande. Véase la Ec. (2.14). El escenario de las presas autocatalíticas requiere que $f_{11} > 0$, de modo que los términos involucrados deben propiciar un cambio de signo. Por otro lado, una mayor saturación intraespecífica en las interacciones respecto del entorno, permitirá un mayor juego en las primeras; de ahí la permisividad de que las presas puedan ser cooperativas como competitivas.

Adicionalmente, $f_{22} < 0$ requiere que $(s + p_{21}u_{01} + p_{22}u_{02}^2) > 0$. Usando u_{0i} y $f_2 = 0$ en las Ec. (2.24), se puede derivar,

$$p_{21}u_{01} + p_{22}u_{02} = \frac{q_2 u_{02} - s}{1 - u_{02}}, \quad (2.29)$$

de modo que, para $f_{22} > 0$ es necesario que se cumpla

$$\frac{q_2 - s}{(1 - u_{02})^2} + p_{22} > 0. \quad (2.30)$$

lo que permite tanto que la población de depredadores sea cooperativa como competitiva, independientemente del signo de s . Siempre que se cumpla que $0 < (q_2 - s) / (1 - u_{02})^2$, los depredadores podrán ser cooperativos, sin ninguna restricción, o competitivos, siempre que $|p_{22}|$ no sobrepase el término anterior. Por otro lado, si $(q_2 - s) / (1 - u_{02})^2 < 0$, los depredadores tendrán que ser forzosamente cooperativos y p_{22} deberá, en cambio, sobrepasar el tamaño de dicho término. Más adelante se verá también que la intensidad del parámetro p_{22} condicionará el valor de la difusión crítica.

2.3.4. Depredadores autocatalíticos

En este otro escenario, el cambio que se tiene es que ahora se requiere que $f_{11} < 0$ y $f_{22} > 0$. Para la primera condición, es necesario que se cumpla que $(1 + p_{12}u_{02} + p_{11}u_{01}^2) > 0$. Usando lo derivamos en la subsección anterior y dado que la Ec. (2.27) se satisface nuevamente, en lugar de tener la Ec. (2.28), ahora tenemos,

$$\frac{q_1 - 1}{(1 - u_{01})^2} + p_{11} > 0. \quad (2.31)$$

Ahora, esta condición permite tanto que las presas sean cooperativas o competitivas, pero siempre a partir de una condición contraria a la que se cumplía para estas en el escenario anterior. Así, cuando $q_1 > 1$, las presas podrán ser competitivas, siempre que $|p_{11}| < (q_1 - 1) / (1 - u_{01})^2$ y cooperativas sin restricción. Por otro lado, si $q_1 < 1$, las presas tendrán que ser cooperativas siempre y además $|p_{11}| > (q_1 - 1) / (1 - u_{01})^2$.

Por otro lado, para que $f_{22} > 0$, se puede usar la Ec. (2.29) y ahora, en vez de la Ec. (2.30), se tendría que,

$$\frac{q_2 - s}{(1 - \bar{u}_2)^2} + p_{22} < 0. \quad (2.32)$$

En el caso en que $q_2 - s > 0$, $p_{22} < 0$, lo que significa que los depredadores tendrán que ser necesariamente competitivos y además se tendrá que cumplir $|p_{22}| > (q_2 - s) / (1 - u_{02})^2$. Por otro lado, si $q_2 - s < 0$, los depredadores podrán ser competitivos, sin restricción, o bien, podrán cooperar, pero siempre que $|p_{22}| < (q_2 - s) / (1 - u_{02})^2$.

Cabe aclarar que todas las condiciones derivadas para estos escenarios no deben interpretarse ligeramente, pues las poblaciones u_{0i} dependen, no linealmente, de p_{ii} y de p_{jj} . Estas condiciones se presentan más para demostrar la posibilidad —o imposibilidad— de que se den ciertos regímenes ecológicos, determinados por el signo de los términos de interacción intraespecíficos. Lo mismo ocurre para el caso de p_{12} y su relación con q_1 , pues u_{02} depende también, de modo no lineal, de ambos.

2.3.5. Inestabilidad generada por difusión

Para que pueda aparecer, la inestabilidad por difusión requiere, de acuerdo con Murray [2011], que las condiciones de las Ec. (2.23) cambien a,

$$\begin{aligned} \delta f_{11} + f_{22} &> 0, \\ (\delta f_{11} + f_{22})^2 - 4\delta(f_{11}f_{22} - f_{12}f_{21}) &> 0. \end{aligned} \quad (2.33)$$

Estas condiciones permiten entender por qué, cuando consideramos el escenario de las presas autocatalíticas con interacciones intraespecíficas, en la Ec. (2.30) p_{22} puede verse como un indicador de la difusión crítica δ_c . Esto se aplica también para el escenario de los depredadores autocatalíticos, excepto que, en este caso, será p_{11} el parámetro que actúe como indicador del tamaño de δ_c . De acuerdo con [Murray, 2011] es necesario que δ_c cumpla con,

$$\delta_c^2 f_{11}^2 + 2\delta_c (2f_{12}f_{21} - f_{11}f_{22}) + f_{22}^2 = 0. \quad (2.34)$$

Esto significa que, por lo menos, $|f_{22}/f_{11}| < \delta_c$. En otras palabras, dado un f_{11} , cuanto mayor sea la cooperación de los depredadores, mayor será la difusión crítica necesaria para obtenerse patrones de Turing. En el escenario de los depredadores autocatalíticos, δ acompaña a f_{22} , en lugar de f_{11} en las Ec. (2.33) y (2.34), de modo que la dependencia inversa será necesaria para obtener la difusión crítica.

Para evaluar la inestabilidad causada por difusión, hemos usado un sistema adimensionalizado y se han introducido pequeñas perturbaciones a las soluciones estacionarias del sistema, dadas por $\bar{X}_i$. Las perturbaciones son introducidas, como funciones con longitud de onda fija de la forma $X_i = \bar{X}_i + X'_i e^{\lambda t} e^{ikz}$, en las Ecuaciones. (2.22). Despejando los términos no-lineales, de acuerdo con [Stucchi y Vasquez, 2013], se obtienen dos juegos de ecuaciones relacionando los autovalores λ con los números de onda k . Esto último constituye una relación de dispersión desde donde se puede evaluar la inestabilidad del sistema, en función de uno o más parámetros.

Presentaremos esta relación de dispersión, para cada uno de los escenarios discutidos, en el capítulo de Resultados. Ahí presentaremos también las simulaciones numéricas del sistema no-lineal y los patrones espaciales —y temporales— que se forman para cada caso.

2.4. Modelo evolutivo de dinámica adaptativa

Por último, en esta sección vamos a presentar un modelo para estudiar las transiciones entre diferentes interacciones ecológicas. Como hemos descrito en la Introducción, sección 1.2, existen transiciones entre regímenes ecológicos en muchas especies, que se desarrollan a lo largo de tiempos evolutivos, es decir, en periodos suficientemente largos como para que las características fisiológicas de los individuos de cada población se modifiquen y adopten nuevas formas, nuevas estructuras. Asimismo, hemos visto en la sección 1.3 que podemos modelar las transiciones de los parámetros con los que describimos las poblaciones siguiendo un modelo evolutivo de mutaciones y selección, basado en la teoría darwinista.

Para modelar las transiciones ecológicas, primero es necesario recordar que nuestro modelo de dinámica poblacional puede enfocarse desde dos puntos de vista. Para una población X_i , tenemos la función de respuesta —es decir, la forma como funciona su tasa de cambio temporal $\dot{X}_i/X_i$ — dividida estructuralmente en dos partes: r_{in} , la tasa intrínseca de crecimiento, y a_{in} , la tasa de

saturación intrínseca. Ambas partes incorporan dentro de sí cualesquiera interacciones, sea con el entorno, sea con otras especies, a las cuales esté sujeta la población X_i . Por lo mismo, la función de respuesta podemos dividirla también de otra forma, a partir de con quiénes se da dicha interacción: $r_i - a_i X_i$ reflejaría la interacción y saturación con el entorno, mientras $b_{ij} X_j (1 - c_i X_i)$ reflejaría la interacción y saturación con otra población X_j .

Las transiciones entre interacciones ecológicas que evaluamos aquí se dan siempre a partir del cambio de los dos parámetros que denotan la relación de una población, o con su entorno r_i o con la otra especie b_{ij} . Las transiciones siempre se dan a partir del cambio de ambas, como se ha visto en los ejemplos, salvo por el caso del comensalismo, que solo está en función del parámetro b_{ij} . A modo de simplificación, obviaremos en esta sección lo que ocurre cuando existen interacciones intraespecíficas, es decir, consideraremos que los $b_{ii} = 0$. Los regímenes ecológicos los tendremos divididos de la siguiente manera:

Transición →	r disminuye →		$r = 0$	r disminuye →
	b aumenta →	$b = 0$	b aumenta →	
Antagonismo $r \gg 0, b < 0$		Comensalismo $r > 0, b \sim 0$		Mutualismo facultativo $r > 0, b > 0$
				Mutualismo obligatorio $r < 0, b \gg 0$
Transición ←	← b disminuye	$b = 0$	← b disminuye	
	← r aumenta		$r = 0$	← r aumenta

Figura 2.4: Transiciones entre regímenes según los parámetros r y b . Se puede ver que la transición se da a lo largo del continuo de valores de r y b , cuando uno de estos o ambos, cambian de signo.

Usando el modelo general, los parámetros correspondientes a las saturaciones, a_i, c_i , los mantendremos fijos. Esto podemos justificarlo considerando que los cambios evolutivos se pueden dar solo debido a las interacciones entre las poblaciones de especies, es decir, en un entorno fijo previamente determinado. Así, las poblaciones solo se caracterizarán por medio de dos variables, la tasa propia de crecimiento, r_i y la interacción con la otra población, b_{ij} . Ambas variables estarán sujetas a procesos de mutación y selección y estarán relacionadas por medio de un mecanismo de intercambio o compensación (*trade-off*).

En adelante —y sin pérdida de generalidad— trabajaremos con solo dos poblaciones, de modo que el tratamiento matemático se simplifique.

2.4.1. Regiones viables donde puede darse la evolución

Partiremos del hecho de que debemos probar si nuestro modelo es capaz de modelar transiciones evolutivas a partir de suponer que estas se darán a través de cambios en los parámetros de interacción con el entorno, r_i , y con otra población, b_{ij} . Para ello, tenemos que ver si es posible tener soluciones estacionarias estables, reales y positivas —ya que estas representan poblaciones—, a partir de fijar arbitrariamente los parámetros secundarios a_i, c_i y mover los parámetros r_i y b_{ij} , de acuerdo con lo establecido por la Tabla 2.4.

Considerando solo dos poblaciones, todavía se tiene un espacio paramétrico de cuatro dimensiones $\{r_1, r_2, b_{12}, b_{21}\}$ en el cual puede evolucionar el sistema. Para facilitar una primera aproximación de cómo serán las regiones viables entre las cuales pueden evolucionar las poblaciones X_i , fijaremos los valores de r_1 y r_2 a cuatro combinaciones distintas de signos y con una magnitud arbitraria. Luego, localizaremos las regiones en el plano b_{12} – b_{21} en el cual existan soluciones de X_i que sean viables, es decir, que sean reales, positivas y estables.

A modo de ejemplo, consideraremos los siguientes valores: $a_1 = a_2 = c_1 = c_2 = 0,001$ y $r_1 = r_2 = -0,5$, que mostramos en la Figura 2.5. Las soluciones solo son reales y positivas en aquellos cuadrantes donde $b_{12}, b_{21} > 0$ o $b_{12}, b_{21} < 0$, pero solo la solución en el primer cuadrante es estable (ver sección 2.2.2.1). De todas formas, este último cuadrante debe ser descartado, ya que, ecológicamente hablando, no es viable un sistema en el que tanto $r_i < 0$ como $b_{ij} < 0$ para las dos poblaciones. En la Figura 2.5 mostramos también el espacio de fases correspondiente al cuadrante $b_{12}, b_{21} > 0$, donde puede verse que hay dos soluciones reales y positivas, una estable y otra inestable. También mostramos el espacio de fases correspondiente al cuadrante $b_{12}, b_{21} < 0$, donde se puede ver que, aunque hay dos soluciones reales y una es positiva, ambas son inestables. Pero incluso, la solución positiva inestable se encuentra fuera del límite $1/c_i$, de modo que no es siquiera alcanzable desde dentro del sistema.

Lo que hemos visto corresponde al caso en que $a_1 = a_2 = c_1 = c_2$ con $r_1 = r_2 < 0$. Para explorar otras relaciones entre a_i y c_i , de modo que pueda verse si nuestro modelo permite transiciones entre diferentes regímenes ecológicos de forma más general, se considerarán tres posibles escenarios en la relación que tienen los parámetros de saturación, $a_i = c_i, a_i > c_i$ y $a_i < c_i$. Para ello, generaremos gráficos equivalente a los anteriores, pero para todas las posibles combinaciones de r_1 y r_2 . Cada secuencia de gráficos corresponderá a una re-

Figura 2.5: (a) Regiones reales y positivas representadas en el plano b_{12} – b_{21} cuando $a_i = c_i = 0,001$, $r_1 = r_2 = -0,5$. Se puede ver que las soluciones reales y positivas están permitidas en dos cuadrantes, correspondientes a $b_{12}, b_{21} > 0$ y a $b_{12}, b_{21} < 0$. Este último cuadrante debe descartarse, ya que, ecológicamente hablando, no es viable un sistema en el que tanto $r_i < 0$ como $b_{ij} < 0$ para las dos poblaciones. (b) Espacio de fases correspondiente al cuadrante $b_{12}, b_{21} > 0$, donde se ven dos soluciones reales y positivas, una estable y otra inestable.

lación específica entre a_i y c_i , en donde evaluaremos cuatro combinaciones de signos para r_1 y r_2 . Los planos que se presentan son de b_{12} – b_{21} , de modo que, dado un valor de r_1 y r_2 determinará que un cuadrante sea un régimen ecológico establecido por la Tabla 2.4.

En la Figura 2.6a tenemos el caso en que $a_1 = a_2 = c_1 = c_2 = 0,001$. Aquí puede verse claramente que están permitidas las transiciones entre mutualismo, antagonismo y hasta competición, al menos en principio. Más precisamente, cuando ambos $r_i < 0$, solo podrá tenerse mutualismo obligatorio-obligatorio y este solo será posible cuando ambos valores de b_{ij} sean lo suficientemente grandes, lo cual es, hasta cierto punto, esperable. Cuando los r_i tienen signos opuestos, las regiones viables cubren tanto la región mutualista como la antagonista, de modo que se permiten con bastante holgura las transiciones entre estos regímenes. Si ambos $r_i > 0$, la región viable cubre todo el cuadrante mutualista (ambos $b_{ij} > 0$), pero se extiende muy ligeramente sobre los otros tres cuadrantes, permitiendo, por tanto, antagonismo y competición. El área fuera del cuadrante mutualista será una franja bastante estrecha, cuyo ancho sobre cada eje dependerá del valor respectivo de r_i . Los valores de las poblaciones se pueden obtener resolviendo numéricamente el sistema de la Ec. (2.2) y estas están representadas en la Figura 2.6b.

Si cambiamos los valores de los parámetros ambientales a_i, c_i podemos ver que no todas las combinaciones de estos permiten transiciones entre los diversos regímenes ecológicos. Por ejemplo, cuando $a_i > c_i$, las regiones viables se extienden ligeramente hasta acercarse a los ejes $b_{ij} = 0$, lo que significa que el comportamiento es equivalente al caso $a_i = c_i$; este último podría considerarse precisamente un caso límite. Esto puede verse en la Figura 2.7. Por otro lado, cuando $a_i < c_i$, las soluciones viables se encuentran separadas, en los diferentes cuadrantes, por un espacio que no permite soluciones reales. Esto significa que no serán posibles las transiciones entre regímenes, aunque sí sean viables las poblaciones dentro de estos, por separado. Esto puede apreciarse en la Figura 2.8.

La Ec. (2.2) implica que en la solución estacionaria de coexistencia

$$X_{0i} = \frac{r_i + b_{ij}X_{0j}}{a_i + c_i b_{ij}X_{0j}}, \quad (2.35)$$

de modo que $X_{0i} > 0$ requiere que tanto el numerador como el denominador de la fracción lleven el mismo signo. Usualmente, estos dos términos son positivos, pero si $b_{ij} < 0$ —cuando hay antagonismo o competición—, también puede tenerse una solución viable si es que se cumple que $r_1 < |b_{12}X_{02}|$ y $a_1 < |c_1 b_{12}X_{02}|$. Pero esta solución, aunque matemáticamente justificable, es

Figura 2.6: (a) Regiones de poblaciones viables representadas en el plano b_{12} – b_{21} . Los parámetros ambientales se fijan como $a_1 = a_2 = c_1 = c_2 = 0,001$. Los valores de r_1 , r_2 aparecen en cada panel. Se puede ver que, si ambos $r_i < 0$, solo hay poblaciones reales, positivas y estables cuando $b_{ij} > 0$. Cuando ambos $r_i > 0$, se puede tener cualquier signo de b_{ij} , lo cual refleja posibles transiciones entre todos los regímenes. Sin embargo, la gran mayoría de las poblaciones viables se encuentran en el cuadrante mutualista. (b) Soluciones numéricas de las Ec. (2.2) para el mismo juego de parámetros que (a). Cada punto es una solución y el color de estos indica el tamaño de la población, siendo mayores los rojos y menores los azules. Nótese que las poblaciones siempre crecen en la dirección de crecimiento de ambos b_{ij} .

Figura 2.7: (a) Regiones de poblaciones viables representadas en el plano b_{12} – b_{21} . Los parámetros ambientales se fijan como $a_1 = a_2 = 0,01$, $c_1 = c_2 = 0,001$. Los valores de r_1 , r_2 aparecen en cada panel. Para esta elección de parámetros, las regiones son similares al caso en que $a_i = c_i$, solo que se permitirá un espectro mayor de valores de b_{ij} . (b) Soluciones numéricas de las Ec. (2.2) para el mismo juego de parámetros que (a). Cada punto es una solución y el color de estos indica el tamaño de la población, siendo mayores los rojos y menores los azules. Nótese que las poblaciones siempre crecen en la dirección de crecimiento de ambos b_{ij} .

Figura 2.8: (a) Regiones de poblaciones viables representadas en el plano b_{12} – b_{21} . Los parámetros ambientales se fijan como $a_1 = a_2 = 0,0001$, $c_1 = c_2 = 0,001$. Los valores de r_1 , r_2 aparecen en cada panel. Para esta elección de parámetros, las regiones son algo similares al caso en que $a_i = c_i$, solo que las regiones de antagonismo y mutualismo estarán separadas por regiones de discontinuidad, donde las soluciones no son viables. Esto previene las transiciones entre regímenes, aunque permita la existencia de soluciones independientes en cada régimen. (b) Soluciones numéricas de las Ec. (2.2) para el mismo juego de parámetros que (a). Cada punto es una solución y el color de estos indica el tamaño de la población, siendo mayores los rojos y menores los azules. Nótese que las poblaciones siempre crecen en la dirección de crecimiento de ambos b_{ij} .

ecológicamente incoherente, ya que el crecimiento intrínseco de la población sería negativo y esta crecería, pero sin tener un mecanismo de crecimiento válido. Esto ocurre porque el *freno* logístico c_i —la saturación interespecífica— sobrepasa al *freno* del ambiente a_i —la saturación del entorno— y como el segundo tiene signo negativo, el signo positivo del primero termina dando un balance mayor a 0. El hecho de que la saturación se convierta en el mecanismo de crecimiento de la población no tiene sentido ecológico y, por lo tanto, deberá descartarse. A esto lo hemos llamado un «falso positivo» y es una reminiscencia a la paradoja de Levin, mencionada también en la Introducción Gabriel et al. [2005].

Al tener a_i del mismo orden que c_i , podemos tener a los dos *frenos* logísticos actuando simultáneamente y eso previene que uno de ellos sobrepase al otro. Esto resulta relevante para el caso del antagonismo por lo que se ha señalado en el párrafo anterior. En el antagonismo se tiene que las soluciones estacionarias de coexistencia tienen la forma de la Ec. (2.35), con el término $a_i + c_i b_{ij} X_{0j}$ en el denominador. Al tener $a_i \simeq c_i$ y considerando el signo de b_{ij} , se tendría que el denominador se convierte en $a_i(1 - |b_{ij}| X_{0j})$, lo que significa que un cambio de signo solo ocurrirá cuando $b_{ij} X_{0j} < -1$. Para que esto pase, $r_i > 1$, de lo contrario la tasa propia de crecimiento sería negativa y esta situación ya la hemos descartado por dar pie a un «falso positivo». El escenario en que $r_i > 1$ implicaría que, en ausencia de X_j , X_i tendría una dinámica definida solo por $r_i - a_i X_i$. El equilibrio de esta situación solo podría alcanzarse con un X_{0i} tal que $a_i X_{0i} > 1$, o de otro modo, tal que $X_{0i} > a_i^{-1}$. Y esto último significaría que X_{0i} es una población estacionaria que sobrepasa la capacidad de carga del entorno, el límite poblacional establecido precisamente por este. Una condición de este tipo abre la pregunta de cómo podría alcanzarse dicha situación.

Se ha visto que por medio de pasos continuos para llegar a $b_{ij} X_{0j} < -1$ se requiere a la vez que $r_i > 1$ y esto solo es posible si $X_i > a_i^{-1}$. Todo esto refleja el hecho de que, siempre que $a_i \simeq c_i$, mientras que las condiciones iniciales que se usen para X_i y X_j estén siempre por debajo de la capacidad de carga del ambiente —o si se quiere entender así, el límite poblacional establecido por este—, no será posible alcanzar nunca una solución viable que sea un «falso positivo» y nuestro sistema tendrá una interpretación ecológica válida.

2.4.2. Modelo evolutivo para dos especies microbianas

En la sección anterior hemos visto que nuestro modelo es capaz de sostener distintos regímenes ecológicos a partir de variaciones continuas en los parámetros r_i y b_{ij} que sabemos que cambian cuando las especies transitan de una relación a otra. Esto lo desarrollamos en la Sección 1.2. Para poder evaluar un mecanismo

Figura 2.9: Modelo esquemático de dos especies de microbios. X_1 y X_2 son miembros representativos de las poblaciones de ambas especies. X_i aprovecha n_i compuestos químicos del ambiente y produce m_{ji} y m_{i0} subproductos. m_{ji} son los subproductos que la especie X_j aprovecha en beneficio propio, mientras que m_{i0} son solo residuos. Existe una superposición entre n_i y n_j que se denomina q . El medio ambiente está considerado como un conjunto finito y cerrado de compuestos químicos N , donde $n_1 + n_2 \leq N$.

evolutivo, tendremos que partir de lo planteado en la Sección 1.3 y desarrollar el modelo de dinámica adaptativa, para un caso teórico, que nos permita concluir si nuestro modelo de dinámica poblacional recoge lo que empíricamente sabemos sobre evolución.

El caso teórico que desarrollaremos será un modelo simplificado de dos especies microbianas. Escogeremos este escenario por múltiples razones. La primera es que un modelo microbiano puede simplificar la interpretación que le demos a los parámetros r_i y b_{ij} al referir a procesos metabólicos relativamente directos. Segundo, que estos procesos metabólicos pueden referir directamente a moléculas y compuestos moleculares y no a otros organismos, de modo que el entorno no incluya a otras especies, sino exclusivamente a compuestos orgánicos. Y lo tercero es que muchos de los casos que se conocen sobre transiciones evolutivas se han observado en microbios —bacterias, arqueas y protistas—, cuya velocidad de reproducción y ciclo de vida son varios órdenes de magnitud más breves que de otros organismos.

Consideremos dos especies microbianas cuya dinámica poblacional está descrita por el modelo de las Ecuaciones. (2.1). Vamos a utilizar la Figura 2.9 a modo de representación de las interacciones. Cada una de ellas consume diferentes compuestos químicos en sus reacciones metabólicas. Sean n_1 y n_2 las compuestos exógenos, en principio distintos, que ambas especies consumen del conjunto total N que constituye su entorno. Un número q de estos son comunes a ambas especies. En sus reacciones metabólicas, estos microbios generan subproductos, algunos de los cuales resultan ser beneficiosos para la otra especie. Sea m_{ij} el número de compuestos químicos endógenamente producidos por la especie j que la especie i será capaz de aprovechar para sus reacciones metabólicas. De manera intuitiva, cuanto más compuestos puedan usar los microbios, mayor será el número de reacciones metabólicas en los que podrá participar y, por lo tanto, más metabolitos podrá producir. Para mantener el modelo lo más simple posible, asumiremos una proporcionalidad lineal entre los compuestos involucrados que será independiente de las especies.

$$m_{21} = \alpha(n_1 + m_{12}), \quad m_{12} = \alpha(n_2 + m_{21}). \quad (2.36)$$

Los restantes ℓ_i subproductos de la especie i no serán útiles para la especie j . Si usamos la misma lógica que en la definición anterior, se tendrá que

$$\ell_1 = \beta(n_1 + m_{12}) = \frac{\beta}{\alpha} m_{21}, \quad \ell_2 = \beta(n_2 + m_{21}) = \frac{\beta}{\alpha} m_{12}. \quad (2.37)$$

Resolviendo (2.36) obtenemos

$$m_{21} = \frac{\alpha(n_1 + \alpha n_2)}{1 - \alpha^2}, \quad m_{12} = \frac{\alpha(n_2 + \alpha n_1)}{1 - \alpha^2}, \quad (2.38)$$

y, por lo tanto,

$$\ell_1 = \frac{\beta(n_1 + \alpha n_2)}{1 - \alpha^2}, \quad \ell_2 = \frac{\beta(n_2 + \alpha n_1)}{1 - \alpha^2}. \quad (2.39)$$

Nuestro siguiente paso será expresar las tasas propias de crecimiento r_1 , r_2 , así como los parámetros de interacción interespecífica, b_{12} , b_{21} , en términos de los diferentes compuestos n_1 , n_2 , m_{21} , m_{12} , ℓ_1 , y ℓ_2 .

2.4.2.1. Tasas propias de crecimiento

Asumiremos que r_i se incrementa con el número de compuestos exógenos usado en las reacciones metabólicas y decrecerá con el número de subproductos endógenos generados, que no son aprovechados por la especie i . La lógica de esta suposición es que, por un lado, la reproducción de los microbios consume recursos y, por otro lado, que las reacciones metabólicas tienen un coste energético que necesariamente reduce los recursos disponibles para la reproducción. El número de subproductos endógenos es asumido como un valor aproximado del número de reacciones metabólicas. La forma algebraica más sencilla que reproduce estas suposiciones es

$$r_1 = r_{01}\epsilon(n_1 - m_{21} - \ell_1), \quad r_2 = r_{02}\epsilon(n_2 - m_{12} - \ell_2), \quad (2.40)$$

Donde ϵ es la escala que fija el efecto marginal de añadir o sustraer un compuesto químico. ϵ lo asumimos como un número suficientemente pequeño. Se puede por tanto reescalar las magnitudes

$$u_i \equiv \epsilon n_i, \quad v_{ij} = \epsilon m_{ij}, \quad (2.41)$$

y estas variables podemos tomarlas como continuas. Sustituyendo (2.38) obtenemos

$$\begin{aligned} r_1 &= \frac{r_{01}}{1 - \alpha^2} [(1 - (\alpha + \beta) - \alpha^2)u_1 - \alpha(\alpha + \beta)u_2] \\ r_2 &= \frac{r_{02}}{1 - \alpha^2} [(1 - (\alpha + \beta) - \alpha^2)u_2 - \alpha(\alpha + \beta)u_1]. \end{aligned} \quad (2.42)$$

Consideraremos los siguientes casos. En el primero, $\beta \ll \alpha$, es decir, casi todos los metabolitos de una especie son útiles para la otra especie. En el segundo,

$\beta \approx \alpha$ y aquí los metabolitos útiles serán proporcionales a los residuos. El tercer escenario posible, en el que $\beta \gg \alpha$, describiría una situación en la que la mayoría de metabolitos serían residuos, de modo que casi no habría interacción entre las dos especies. Es por eso que este último escenario no lo tomaremos en cuenta y solo pondremos atención a los dos primeros.

En el primer escenario, $\beta \ll \alpha$ y tendríamos

$$\begin{aligned} r_1 &= \frac{r_{01}}{1 - \alpha^2} [(1 - \alpha - \alpha^2)u_1 - \alpha^2 u_2] \\ r_2 &= \frac{r_{02}}{1 - \alpha^2} [(1 - \alpha - \alpha^2)u_2 - \alpha^2 u_1], \end{aligned} \quad (2.43)$$

mientras que en el segundo, $\beta \approx \alpha$ y tendríamos

$$\begin{aligned} r_1 &= \frac{r_{01}}{1 - \alpha^2} [(1 - 2\alpha - \alpha^2)u_1 - 2\alpha^2 u_2] \\ r_2 &= \frac{r_{02}}{1 - \alpha^2} [(1 - 2\alpha - \alpha^2)u_2 - 2\alpha^2 u_1]. \end{aligned} \quad (2.44)$$

Una vez que tenemos los parámetros r_i en función de los parámetros evolutivos u_i , podremos calcularlos en función de la dinámica de estos últimos. Antes de ello, haremos lo mismo, pero con los b_{ij} .

2.4.2.2. Interacciones interespecíficas

Para las interacciones interespecíficas, asumiremos que la complementariedad entre especies induce un beneficio, es decir, que los metabolitos que una especie aprovecha de la otra benefician a la primera. Por otro lado, aquellos compuestos que se comparten serán fuente de competición —por ellos— y, por lo tanto, perjudicarán a ambas especies. Nuevamente, el modelo más sencillo que refleja estas suposiciones será

$$\begin{aligned} b_{12} &= b_{01}(v_{12} - w) = \frac{b_{01}}{1 - \alpha^2} [\alpha^2 u_1 + \alpha u_2 - (1 - \alpha^2)w], \\ b_{21} &= b_{02}(v_{21} - w) = \frac{b_{02}}{1 - \alpha^2} [\alpha^2 u_2 + \alpha u_1 - (1 - \alpha^2)w], \end{aligned} \quad (2.45)$$

donde hemos introducido $w = \epsilon q$.

Con esto, ya tenemos las expresiones también para los b_{ij} en función de los parámetros de la dinámica adaptativa. A continuación, lo que haremos será calcular justamente la dinámica de estos parámetros.

2.4.2.3. Mutaciones

Como vimos en la Introducción, sección 1.3, la idea de la evolución por selección natural parte de suponer la aparición de una fracción de la población, compuesta por mutantes, que tendrán una —o más— características distintas de la población residente. Estos mutantes, en la medida en que puedan estar mejor adaptados, podrán reemplazar a la población residente. Si el parámetro que cambia es aquel que determina la naturaleza de la interacción interespecífica de la población con otro miembro del ecosistema, la relación entre estos sufrirá una transición. Esta transición podrá ser netamente cuantitativa, o también, cualitativa.

Para poder seguir en el camino de estimar la dinámica de los parámetros evolutivos, tenemos que modelar primero las mutaciones. Las mutaciones cambiarán el número de compuestos exógenos, n_1, n_2 , and q , que un microbio puede usar en sus reacciones metabólicas. Con una tasa de mutación, μ , baja, podemos considerar que los cambios o eventos ocurrirán de uno a uno. Estos eventos se reducen únicamente a dos posibilidades: o bien, un nuevo compuesto químico es añadido al conjunto que aprovecha la especie i (i.e. $n_i \rightarrow n_i + 1$), o si no un compuesto que era anteriormente aprovechado deja de usarse ($n_i \rightarrow n_i - 1$). Cualquiera de estos procesos puede o no cambiar el conjunto de compuestos compartidos q en una unidad. Las probabilidades para cada posible transición de estado de las variables n_i y q se resumen en la Tabla 2.1.

estado inicial: n_1, q		estado inicial: n_2, q	
estado mutado	probabilidad $\times N$	estado mutado	probabilidad $\times N$
$n_1 + 1, q + 1$	$n_2 - q$	$n_2 + 1, q + 1$	$n_1 - q$
$n_1 + 1, q$	$N - n_1 - n_2 + q$	$n_2 + 1, q$	$N - n_1 - n_2 + q$
$n_1 - 1, q$	$n_1 - q$	$n_2 - 1, q$	$n_2 - q$
$n_1 - 1, q - 1$	q	$n_2 - 1, q - 1$	q

Tabla 2.1: Transiciones de estado a partir de una mutación

Veamos esto con más detalle. Sea el caso en que nuestras dos poblaciones de microbios se aprovechan de n_1 y n_2 compuestos orgánicos del entorno, superponiéndose en una cantidad q , de un total N . Para calcular la probabilidad de que $n_1 \rightarrow n_1 + 1$, tenemos que identificar cuántos compuestos pueden añadirse y dividir dicha cantidad entre todos los compuestos existentes: esas serán todas las posibilidades de que se dé esa transición. La cantidad de compuestos total es N . La cantidad de compuestos que pueden añadirse a n_1 depende de si este

nuevo compuesto es uno de n_2 o no. Si sí lo es, tenemos que contar aquellos compuestos que están en n_2 , pero no están en n_1 y eso es $n_2 - q$. Así, la probabilidad de $n_1 \rightarrow n_1 + 1$ y $q \rightarrow q + 1$ sería $(n_2 - q)/N$. Por otro lado, si el nuevo compuesto no es uno de n_2 , tendríamos que contarlos de entre aquellos que no forman parte ni de n_1 , ni de n_2 , es decir $N - n_1 - n_2 + q$ (recordemos que q es la superposición de n_1 y n_2). Entonces, la probabilidad de $n_1 \rightarrow n_1 + 1$ y $q \rightarrow q$ sería $(N - n_1 - n_2 + q)/N$. Calcular las probabilidades para $n_1 \rightarrow n_1 - 1$ sigue el mismo procedimiento. Si $q \rightarrow q$, todas las posibilidades de compuestos que pueden reducirse de n_1 se limitan a aquellos que forman parte de $n_1 - q$ y la probabilidad de esta transición sería $(n_1 - q)/N$. Por otro lado, si $q \rightarrow q - 1$, los únicos compuestos que pueden cambiar son justamente los que pertenecen a q y eso da como probabilidad q/N . Si bien esto lo hemos explicado para n_1 , la extrapolación a n_2 es automática.

2.4.3. Dinámica adaptativa

A partir de la teoría que hemos desarrollado en la sección 1.3.3, haremos ahora el desarrollo aplicado del modelo que hemos venido presentando. El modelo que hemos usado es el planteado por Dieckmann y Law [1996], adecuado a dos poblaciones con un parámetro propio para cada una y un parámetro común para ambas.

De acuerdo con las ecuaciones de la dinámica de poblaciones, Ecuaciones. (2.10), el beneficio per cápita de cada especie viene dado por su función de respuesta, que es

$$\begin{aligned} f_i(u_i, u_j, w, X_i, X_j) &= r_i(u_i, u_j) - a_i X_i + \\ & b_{ij}(u_i, u_j, w) X_j (1 - c_i X_i). \end{aligned} \quad (2.46)$$

El estado estacionario X_{0i} está definido por las igualdades $f_i(u_i, u_i, w, X_{0i}, X_{0j}) = 0$. Cuando aparece una población mutante, dado que estamos suponiendo mutaciones muy pequeñas, su función de respuesta la podemos calcular como una expansión de Taylor (aproximando a primer orden) alrededor de la función de respuesta de la población residente (asumida como mayoritaria). Derivamos entonces, para cada población u_i , respecto de los dos parámetros que pueden cambiar simultáneamente, u_i y w .

$$\bar{f}_i(u'_i, w', u_i, u_j, w) = f_{i,u} \delta u_i + f_{i,w} \delta w, \quad (2.47)$$

donde, escribiéndolo para cada $i, j = 1, 2$,

$$\begin{aligned}
 f_{1,u_1} &= \frac{r_{01}(1 - \alpha - \alpha^2) + b_{01}\alpha^2 X_{02}(1 - c_1 X_{01})}{1 - \alpha^2}, \\
 f_{1,w} &= -b_{01} X_{02}(1 - c_1 X_{01}), \\
 f_{2,u_2} &= \frac{r_{02}(1 - \alpha - \alpha^2) + b_{02}\alpha^2 X_{01}(1 - c_2 X_{02})}{1 - \alpha^2}, \\
 f_{2,w} &= -b_{02} X_{01}(1 - c_2 X_{02}),
 \end{aligned} \tag{2.48}$$

y donde los parámetros mutarán con $\delta u_i = u'_i - u_i = \pm\epsilon$ y $\delta w = w' - w = \pm\epsilon$. Como $\epsilon \ll 1$, el incremento o reducción de un compuesto como consecuencia de una mutación tendrá solo un efecto marginal en la función de respuesta de los mutantes, así que resulta coherente tomar la Ec. (2.47) evaluada con las poblaciones residentes, tal como aparece en Ec. (2.48).

Un mutante invadirá siempre que $\bar{f}_i > 0$, de otro modo, se extinguirá. Por lo tanto, δu_i y δw debemos escogerlos de tal forma que hagan que $\bar{f}_i > 0$. Así, si $f_{i,u} > 0$, entonces las mutaciones tipo $\delta u_i = \epsilon$, $\delta w = 0$ estarán permitidas, pero las opuestas, $\delta u_i = -\epsilon$, $\delta w = 0$ no podrán aceptarse. Si más bien $f_{i,u_i} + f_{i,w} > 0$, entonces $\delta u_i = \delta w = \epsilon$ será un cambio aceptable, pero el cambio opuesto $\delta u_i = \delta w = -\epsilon$ será descartado. De un modo equivalente, si $f_{i,u} < 0$, $\delta u_i = -\epsilon$, $\delta w = 0$ será una mutación válida, pero no ocurrirá lo mismo con el caso contrario. A su vez, si $f_{i,u_i} + f_{i,w} < 0$, $\delta u_i = \delta w = -\epsilon$ será una mutación aceptable, pero no podrá darse la mutación contraria.

Gracias a la linealidad de las funciones de respuesta de los mutantes, la ecuación canónica de la dinámica adaptativa [Dieckmann y Law, 1996] para estos parámetros podremos calcularla, a partir de la Ec. (1.16). Asumiremos que la distribución de las tasas de mutación son las mismas para ambas especies y son iguales para todos los parámetros, de modo que $\mu_i(s_i) = \mu$. Asumiremos también, como dijimos en la sección 1.3.3, que las distribuciones son homogéneas y la varianza de las mutaciones es igual al cambio en los parámetros, es decir, $\sigma^2 = \epsilon$. Así, podemos escribir el cambio en el tiempo de los parámetros evolutivos

directamente como

$$\begin{aligned}
\dot{u}_1 &= \mu X_{01} \{ \delta u_1 [\bar{f}_1(u_1 + \delta u_1, w + \delta w, u_1, u_2, w)]_+ \} \\
&= \mu \epsilon^2 X_{01} \left\{ [f_{1,u_1} - f_{1,w}]_+ \frac{n_2 - q}{N} - \frac{q}{N} [f_{1,w} - f_{1,u_1}]_+ + [f_{1,u_1}]_+ \frac{N - n_1 - n_2 + q}{N} \right. \\
&\quad \left. - [-f_{1,u_1}]_+ \frac{n_1 - q}{N} \right\} \\
\dot{u}_2 &= \mu X_{02} \{ \delta u_2 [\bar{f}_2(u_2 + \delta u_2, w + \delta w, u_1, u_2, w)]_+ \} \\
&= \mu \epsilon^2 X_{02} \left\{ [f_{2,u_2} - f_{2,w}]_+ \frac{n_1 - q}{N} - \frac{q}{N} [f_{2,w} - f_{2,u_2}]_+ + [f_{2,u_2}]_+ \frac{N - n_1 - n_2 + q}{N} \right. \\
&\quad \left. - [-f_{2,u_2}]_+ \frac{n_2 - q}{N} \right\} \\
\dot{w} &= \mu X_{01} \{ \delta w [\bar{f}_1(u_1 + \delta u_1, w + \delta w, u_1, u_2, w)]_+ \} \\
&\quad + \mu X_{02} \{ \delta w [\bar{f}_2(u_2 + \delta u_2, w + \delta w, u_1, u_2, w)]_+ \} \\
&= \mu \epsilon^2 \left\{ X_{01} \left[[f_{1,u_1} - f_{1,w}]_+ \frac{n_2 - q}{N} - \frac{q}{N} [f_{1,w} - f_{1,u_1}]_+ \right] + \right. \\
&\quad \left. X_{02} \left[[f_{2,u_2} - f_{2,w}]_+ \frac{n_1 - q}{N} - \frac{q}{N} [f_{2,w} - f_{2,u_2}]_+ \right] \right\},
\end{aligned}$$

donde $[x]_+ = x$ si $x \geq 0$ y $[x]_+ = 0$ si $x < 0$. Hemos eliminado el factor de $1/2$ de la Ec. (1.16) justamente porque nos estamos restringiendo a los $\bar{f}_i > 0$. El factor regresa automáticamente si usamos el hecho de que $[x]_+ = (x + |x|)/2$, con lo que podemos escribir estas ecuaciones como

$$\begin{aligned}
\dot{u}_1 &= \mu \epsilon^2 X_{01} \left\{ (f_{1,u_1} - f_{1,w}) \frac{n_2}{2N} + |f_{1,u_1} - f_{1,w}| \frac{n_2 - 2q}{2N} + f_{1,u_1} \frac{N - n_2}{2N} \right. \\
&\quad \left. + |f_{1,u_1}| \frac{N - n_2 - 2n_1 + 2q}{2N} \right\}, \\
\dot{u}_2 &= \mu \epsilon^2 X_{02} \left\{ (f_{2,u_2} - f_{2,w}) \frac{n_1}{2N} + |f_{2,u_2} - f_{2,w}| \frac{n_1 - 2q}{2N} + f_{2,u_2} \frac{N - n_1}{2N} \right. \\
&\quad \left. + |f_{2,u_2}| \frac{N - n_1 - 2n_2 + 2q}{2N} \right\}, \\
\dot{w} &= \mu \epsilon^2 \left\{ X_{01} \left[(f_{1,u_1} - f_{1,w}) \frac{n_2}{2N} + |f_{1,u_1} - f_{1,w}| \frac{n_2 - 2q}{2N} \right] \right. \\
&\quad \left. + X_{02} \left[(f_{2,u_2} - f_{2,w}) \frac{n_1}{2N} + |f_{2,u_2} - f_{2,w}| \frac{n_1 - 2q}{2N} \right] \right\}.
\end{aligned}$$

Este conjunto de ecuaciones dinámicas gobiernan la evolución de los recursos que las especies 1 y 2 pueden obtener (u_1 , u_2 , respectivamente) o compartir (w) del entorno, de acuerdo con sus funciones de respuesta. Puede verse que esta evolución ocurrirá en una escala temporal mucho mayor a la escala de tiempo de la dinámica de las poblaciones, de modo que a cada paso de integración se deben calcular las correspondientes poblaciones estacionarias del modelo poblacional, Ecuaciones. 2.10. Estas soluciones estacionarias (x , y) las usaremos en la Ec. (2.48) para obtener las nuevas funciones de respuesta $f_{1,2}$ que se usarán en el siguiente paso temporal evolutivo.

2.4.4. Regiones permitidas por la dinámica adaptativa

Hemos visto en la sección 2.4.1 que las regiones permitidas por el modelo poblacional para las transiciones ecológicas estaba dado por el sistema de ecuaciones que definía su dinámica. Lo que hicimos fue, probando todas las posibles combinaciones de r_i y b_{ij} , explorar qué regímenes ecológicos tenían soluciones estables, reales y positivas, de modo que pudieran reflejar la existencia de una población estacionaria que tuviera un significado ecológico. Vimos que nuestro modelo de dinámica poblacional permitía la existencia de todos los regímenes ecológicos y permitía, además, la transición entre ellos a partir de variaciones continuas de los parámetros r_i y b_{ij} .

Aquí presentamos el análisis equivalente, pero para el sistema de dinámica adaptativa. Este sistema ha sido establecido por las ecuaciones que se utilizaron para r_i y b_{ij} ,

$$r_i = \frac{r_{0i}}{1 - \alpha^2} [(1 - \alpha - \alpha^2)u_i - \alpha^2 u_j] \quad (2.49)$$

$$b_{ij} = \frac{b_{0i}}{1 - \alpha^2} [\alpha^2 u_i + \alpha u_j - (1 - \alpha^2)w]. \quad (2.50)$$

Si exploramos todo el espectro de valores de $u_i \in [0, 1]$ y $w \in [0, \min(u_i, u_j)]$, podemos determinar las regiones de existencia de r_i y b_{ij} y ver qué regímenes ecológicos están permitidos y pueden transitarse. Esto podemos hacerlo fijando un valor específico para α , dado que este parámetro no se supone que cambie durante los tiempos evolutivos. Se puede ver que α actúa como una restricción química o física, un parámetro que puede cambiar, pero en periodos de tiempo bastante más largos que los involucrados en los cambios evolutivos de las especies microbianas. Como este parámetro se considera fijo, escogeremos valores

aleatorios de u_i y w y se graficarán los espacios de fase de r_i vs. r_j y b_{ij} vs b_{ji} simultáneamente. Como podemos en la Figura 2.10.

Lo primero que debemos considerar cuando se grafican estas regiones es que solo algunos valores de α resultan de algún interés. Estos son $\alpha \in]0, 0,5[$, ya que $\alpha = 0$ significaría que no se producen metabolitos y no hay interacción entre las especies y, a su vez, $\alpha = 0,5$ solo permite transiciones entre mutualismos. Esto podría ser interesante si no fuese porque, si $b_{ij} > 0$, las poblaciones estacionarias aumentan linealmente con $|r_i|$, lo que significa que la evolución siempre alejará a las especies de los ejes $r_i, j = 0$. Es por eso que, cuando las b_{ijs} transitan al cuadrante positivo (arriba a la derecha), el plano r_i vs r_j colapsa en una línea.

Podemos ver que las transiciones entre los tres regímenes ecológicos están permitidas siempre que α se escoja adecuadamente. Aquí consideraremos solo cuatro casos, $\alpha = \{0,1,0,2,0,3,0,4\}$, dado que los valores intermedios solo representan cambios continuos entre ellos.

Figura 2.10: Regiones de r_i vs. r_j y b_{ij} vs b_{ji} que son permitidas por la dinámica adaptativa y que muestran los regímenes ecológicos entre los que puede transitar. Se ha considerado que $u_i \in [0, 1]$ y $w \in [0, \min(u_i, u_j)]$, además que $\beta \ll \alpha$ o $\beta \approx \alpha$. Puede verse que, en la medida en que el foco está en las transiciones entre regímenes ecológicos, solo los $\alpha = \{0,1, 0,2, 0,3, 0,4\}$ ofrecen algún interés en este sentido, tanto para $\beta \ll \alpha$ como para $\beta \approx \alpha$. Como $\alpha = 0,5$ es un caso especial, será discutido más adelante.

Capítulo 3

Resultados

En este capítulo presentaremos los resultados obtenidos para esta tesis. En la medida en que nuestra motivación original ha sido proponer una explicación de cómo las especies pueden transitar, en tiempos evolutivos, a través de distintos regímenes ecológicos, estos resultados los presentaremos como consecuencia y colofón de otros resultados intermedios.

Lo primero que mostraremos será que el modelo generalizado, introducido en el primer capítulo y desarrollado en el segundo, puede constituir un mecanismo válido y coherente para modelar poblaciones ecológicas. En ese sentido, presentaremos primero los resultados del modelo sin autointeracciones y luego con autointeracciones. Hemos considerado un sistema con solo dos poblaciones, para simplificar la notación y la presentación, aunque las conclusiones se podrán extrapolar a una cantidad cualquiera de estas. Nuestros resultados los presentaremos usando los espacios de fase de las poblaciones, para indicar la viabilidad y existencia de soluciones reales, positivas y estables.

Luego de eso, presentaremos los resultados obtenidos del estudio de las propiedades dinámicas espaciales del sistema. Para ello, mostraremos el espacio de fases de los regímenes que hemos utilizado, así como las relaciones entre la parte real de los autovalores λ y el número de onda k , a partir de las cuales se podrá ver bajo qué condiciones aparecen las inestabilidades por difusión. Esta sección la cerraremos presentado las simulaciones numéricas, donde se verán los patrones espaciales que se forman.

Lo siguiente que presentaremos será un caso aplicado de este sistema. Este caso aplicado merece una explicación completa y lo desarrollaremos detenidamente. Lo que hemos estudiado es un sistema de *nursery-pollination*, en el que

un insecto poliniza una planta, a cambio de alimentarse de su néctar —lo que, en estricto, daría una relación mutualista—, pero a la vez la utiliza para depositar sus huevos y alimentar a sus larvas —lo que haría que la relación sea antagonista—, a costa de destruir los frutos y semillas de la planta. Lo que hemos explorado en este caso ha sido la utilización del modelo generalizado para representar todas estas relaciones ecológicas y evaluar el impacto que una tercera especie, un parasitoide del insecto polinizador, tiene sobre el equilibrio del sistema.

Finalmente, presentaremos los resultados de la aplicación del modelo de dinámica adaptativa, es decir, los resultados evolutivos. Esta sección mostramos que el sistema generalizado presentado en esta tesis no solo sirve para modelar correctamente la dinámica poblacional de cualquier régimen ecológico, sino que además permite incorporar mecanismos evolutivos que muestren transiciones entre estos. Compararemos los resultados obtenidos de las simulaciones con diversos casos revisados de la bibliografía.

3.1. Regímenes ecológicos permitidos por el modelo generalizado

Primero se evaluará el sistema, en ausencia de interacciones intraespecíficas directas, pero para relaciones interespecíficas negativas, es decir, para antagonismo y competición. El modelo de García-Algarra et al. [2014] consideró solo interacciones mutualistas, de modo que será relevante mostrar que su generalización, para todo tipo de interacciones es también un sistema viable y robusto. Una vez revisado esto, se procederá a considerar el caso particular con las interacciones intraespecíficas, partiendo justamente de lo deducido en el caso de una población.

3.1.1. Extensión del modelo logístico mutualista

De acuerdo con lo que se vio en la Sección 2.1, el sistema generalizado sin interacciones intraespecíficas tiene resultados sencillos de explorar y que luego podrán usarse, para evaluar el sistema con interacciones intraespecíficas, solamente añadiendo lo relativo a estas últimas.

La extinción total, correspondiente a $\{X_{01}, X_{02}\} = \{0, 0\}$ tiene como autovalores $\{\lambda_1, \lambda_2\} = \{r_1, r_2\}$, de modo que se puede deducir directamente que la estabilidad de esta solución dependerá exclusivamente de si la dependencia del entorno es positiva ($r_i > 0$) o negativa ($r_i < 0$). En otras palabras, los regímenes

ecológicos facultativos (antagonismo y mutualismo) y la competición tendrán a la extinción total como una solución inestable, mientras que los regímenes obligados (antagonismo y mutualismo) la tendrán como una solución estacionaria estable.

De acuerdo con lo que se presentó respecto de las extinciones parciales, $\{r_1/a_1, 0\}$ y $\{0, r_2/a_2\}$, en la Sección 2.1, se pueden tener distintos escenarios.

En el mutualismo obligado-obligado, como ambos $r_i < 0$ la extinción total es estable y las extinciones parciales son negativas e inestables. Topológicamente, esto significa que, si las soluciones de coexistencia están degeneradas, necesariamente serán una solución inestable. Si las coexistencias son distintas, habrá una con mayores poblaciones y otra con valores menores, entonces necesariamente la primera será estable y la segunda inestable. Esto puede apreciarse en los resultados presentados por García-Algarra et al. [2014].

Por otro lado, para la competición partimos primero de la condición $c_1 < a_1/r_1$ o $c_2 < a_2/r_2$. La razón para tener esta condición es que las saturaciones puede revertir sus signos y volverse positivas para poblaciones menores que las fijadas por las extinciones parciales. Esto significaría que tendríamos un «falso positivo», pues las poblaciones se sostendrían no por la tasa propia de crecimiento, sino por las saturaciones logísticas, lo cual no tiene un significado ecológico coherente. Para $c_1 \geq a_1/r_1$ o $c_2 \geq a_2/r_2$, la extinción total será una solución inestable y ambas extinciones parciales serán positivas y estables, siempre que $r_i a_j / r_j < |b_{ij}|$. Esto significa que las coexistencias serán inestables si es que se cumple esa condición. Para valores menores de $|b_{ij}|$ tales que $|b_{ij}| < r_i a_j / r_j$, las extinciones parciales serán inestables, así que una de las dos posibles coexistencias podrá ser estable. Esto puede verse en la Figura 3.1.

Para el caso del antagonismo obligado —i.e. con $r_i < 0$ —, la extinción parcial de X_i será estable y negativa, siempre que $|r_i| > b_{ij} r_j / a_j$ y la extinción parcial de X_j será positiva e inestable, junto con la extinción total. Incluso si la extinción parcial de X_i se vuelve inestable, estos casos solo permiten a una de las coexistencias que sean estables, mientras la otra siempre será inestable. En este caso, la coexistencia con menores poblaciones será la estable y además, será oscilatoria y convergente. El mutualismo obligado-facultativo tendrá un comportamiento equivalente, aunque esto ya se vio en [García-Algarra et al., 2014]. El antagonismo facultativo —i.e. con $r_i > 0$ — requiere que $r_i > |b_{ij}| r_j / a_j$ para que la extinción parcial de X_i sea estable y la extinción parcial de X_j será inestable, aunque ambas sean positivas. Incluso si esta condición no se cumple y la extinción parcial de X_i se vuelve inestable, esto permitirá que una de las coexistencias sea inestable y la otra estable. Nuevamente, aquella con las menores poblaciones será la estable y será también oscilatoria y convergente.

Estos dos tipos de antagonismo pueden verse en la Figura 3.2.

El comensalismo puede ser considerado como una aproximación del antagonismo, obligado o facultativo, en el que $b_{ij} \sim 0$ y cuyo comportamiento podrá ser derivado desde ahí. Existe una particularidad, cuando $c_1 = r_1/a_1$. En este caso, una de las coexistencias tendrá un valor fijo, dado por $\{X_{01}, X_{02}\} = \{r_1/a_1, (b_{21}r_1 + a_1r_2)/(a_1a_2 + b_{21}c_2r_1)\}$ hacia el cual la otra coexistencia convergerá. Cuando $b_{12} = -r_1/X_{02}$, es decir, para un valor $b_{12} \neq 0$, ambas coexistencias convergen a una, puesto que el discriminante de la solución se hace 0. De esta forma, el comensalismo podría ser definido, bajo estas circunstancias específicas, como aquella región donde $-r_1/X_{02} \geq b_{12} < 0$. En la Figura 3.3 se puede ver este caso, en el que se ha presentado $b_{12} = -r_1/X_{02}$ a la izquierda y $b_{12} = 0$ a la derecha. Ambos espacios de fase son estructuralmente idénticos.

En el caso del mutualismo facultativo-facultativo, se tiene que $r_i, r_j, b_{ij}, b_{ji} > 0$. Estas condiciones hacen que tanto la extinción total como las parciales sean inestables, dejando a una coexistencia como la estable, aquella con las menores poblaciones, y a la otra, las de las mayores poblaciones, como inestable. Esto ya se mostró en García-Algarra et al. [2014].

Lo que puede concluirse de toda esta sección es que el modelo logístico mutualista permite que cualquiera de los regímenes ecológicos que se quiera considerar tendrá siempre, por lo menos, una solución de coexistencia positiva y estable.

3.1.2. Catálogo de comportamientos del modelo generalizado con interacciones intraespecíficas

En el Capítulo 2, sección 2.2.1 ya presentamos la variedad de soluciones que presenta el modelo con una población. Como nuestro interés está en los sistemas ecológicos de dos —o más— poblaciones donde pueda producirse una transición, aquí desarrollaremos los regímenes ecológicos que presenta el modelo, considerando dos poblaciones y todas las soluciones que presenta.

3.1.2.1. Antagonismo

Las soluciones del sistema clásico antagonista, sea de depredador-presa o de parasitismo, se modifican cuando la interacción intraespecífica directa aparece. En los siguientes ejemplos tendremos a la población X_1 como las presas y a la población X_2 como los depredadores. Aquí mostraremos solo el antagonismo obligatorio, dado que el caso del antagonismo facultativo solo manifiesta una

Figura 3.1: Espacio de fases y simulaciones del modelo generalizado, sin interacciones intraespecíficas, para dos especies en una relación de competición. Se han probado dos valores diferentes de $b_{12} = b_{21}$, para ver la influencia que tiene este parámetro en la dinámica. A la izquierda, se tiene el caso en el que la competición es grande y las poblaciones se extinguirán inevitablemente. A la derecha, se tiene una competición menor, de modo que las poblaciones convergen a una coexistencia que coincide con la capacidad de carga de su entorno. Los puntos rojos indican las soluciones estacionarias del sistema. Se ha tomado $a_1 = a_2 = 0,00075$ y $c_1 = c_2 = 0,005$.

Figura 3.2: Espacio de fases y simulaciones del modelo generalizado, sin interacciones intraespecíficas, para dos especies en una relación de antagonismo. Se probaron dos combinaciones de b_{12}, b_{21} en los dos posibles tipos de antagonismo. En un caso, para un antagonismo obligado, a la izquierda se tiene que $|b_{12}| > b_{21}$. En el otro, para un antagonismo facultativo, a la derecha, se tiene que $|b_{12}| < b_{21}$. Los puntos rojos indican las soluciones estacionarias del sistema. Se ha tomado $a_1 = a_2 = 0,00075$ y $c_1 = c_2 = 0,005$.

Figura 3.3: Espacio de fases y simulaciones del modelo generalizado, sin interacciones intraespecíficas, para dos especies en una relación de comensalismo. Nótese que, a la izquierda, $b_{12} \neq 0$, mientras que a la derecha $b_{12} = 0$. A pesar de eso, ambos espacios de fase son estructuralmente idénticos. Eso da pie a que, cuando se cumpla que $c_1 = r_1/a_1$, es posible definir objetivamente el comensalismo claramente dentro de una región de valores de b_{12} . Los puntos rojos indican las soluciones estacionarias del sistema. Se ha tomado $a_1 = a_2 = 0,00075$ y $c_1 = c_2 = 0,005$.

modificación menor, que será que la extinción parcial $\{X_2^*, 0\}$ será una solución positiva estable (ver sección anterior).

Figura 3.4: Espacio de fases y dinámica de dos poblaciones involucradas en una relación de antagonismo. A la izquierda, tenemos el caso con un b_{11} menor que en la derecha. La cooperación entre las presas permite una nueva solución intermedia, la cual es inestable y actúa de la misma forma que en la Figura 2.1. Adicionalmente, como una mayor cooperación reduce el término de la depredación, la relación se puede volver comensalista a partir de cierto punto. Aquí hemos usado $a_1 = a_2 = 0,00075$ y $c_1 = c_2 = 0,005$.

El efecto de la cooperación sobre las presas

Antes que nada, recordemos que en un sistema antagonista sin interacciones intraespecíficas directas (ver sección anterior), solo hay dos coexistencias, una espiral convergente y una solución inestable, localizada sobre la capacidad de carga de las presas. La adición de un término de cooperación entre las presas puede generar una nueva solución de coexistencia inestable, localizada entre las otras dos previas coexistencias. El efecto es equivalente al que mostramos para una población en la Figura 2.1. De tal modo, la cooperación entre las presas puede introducir un límite entre la depredación y el comensalismo.

En la Figura 3.4 mostramos el efecto que tiene la interacción intraespecífica directa positiva cuando esta se considera solo sobre las presas. Hemos probado dos valores diferentes de cooperación entre las presas para ver su influencia.

Aunque, en ambos casos el término cooperativo es menor que el término de depredación, i.e. $b_{11} < |b_{12}|$, podemos ver que una mayor cooperación reduce el efecto de la depredación y puede incluso volver a los depredadores en comensalistas de las presas (ver la sección anterior, sobre comensalismo). En la Figura 3.4, a la izquierda, tenemos el caso en que la cooperación es relativamente débil, mientras que, a la derecha, tenemos el caso en que cooperación es relativamente más fuerte.

Por otro lado, cuando la interacción intraespecífica directa es más significativa que las interacciones interespecíficas, una nueva dinámica aparece. En la Figura 3.5 mostramos el caso en que $|b_{12}| = b_{21} < b_{11}$, donde tenemos mayor cooperación a la derecha respecto de la izquierda. En estos casos, la coexistencia espiral se vuelve inestable y diverge, empujando la solución hacia un ciclo límite. La solución de coexistencia intermedia que apareció debido al término de cooperación actúa como un límite entre la espiral y la coexistencia localizada en la capacidad de carga de las presas, la cual se mantiene como una solución estable. Si la cooperación excede cierto valor, el límite alcanza a la solución estable. En ese momento, los dos mecanismos estables, tanto la solución, como el ciclo límite, se mantienen.

El efecto de la cooperación entre los depredadores

En la Figura. 3.6 mostramos los efectos de la interacción intraespecífica directa positiva solo sobre los depredadores. Como en el caso anterior, sin la interacción intraespecífica directa (ver la sección previa, nuevamente), el sistema tiene solo dos coexistencias, una espiral convergente y una solución inestable, localizada en la capacidad de carga de las presas. La adición de un término de cooperación entre los depredadores puede generar un nuevo par de soluciones nuevas, ambas correspondientes a extinciones parciales de las presas. Los efectos son los mismos que mostramos para el caso de una población en la Figura 2.1 pero actuando sobre el eje de los depredadores. Así, la cooperación entre depredadores introduce un efecto similar al que se observa en el antagonismo facultativo. Probamos dos diferentes valores de cooperación entre depredadores, b_{22} , para ver su influencia directamente. Aunque en ambos casos el término cooperativo sea mayor al término de depredación, i.e. $b_{12} < b_{22}$, podemos ver que los valores menores de cooperación casi no logran un efecto notable, pero ante un valor mayor, aparecen las dos extinciones parciales de las presas, siendo una de estas estable y la otra inestable. Ambas soluciones provienen de una bifurcación de punto-silla. Esto permite que los depredadores puedan sobrevivir sin las presas cuando la cooperación entre los primeros alcanza un cierto límite.

Figura 3.5: Espacio de fases y dinámica de dos poblaciones involucradas en una relación de antagonismo. Aquí mostramos el caso especial en el que una solución de coexistencia es una espiral divergente y, por lo tanto, inestable. Cuando esto ocurre, aparece un ciclo límite alrededor de ella. A la izquierda, tenemos el caso con un b_{11} mayor que el término de depredación, tanto b_{12} como b_{21} . A la derecha, usamos un b_{11} aún mayor y se observa que la solución intermedia desaparece. Los puntos verde, azul y amarillo en el espacio de fases marcan las condiciones iniciales de las simulaciones situadas debajo. Aquí hemos usado $a_1 = a_2 = 0,00075$ y $c_1 = c_2 = 0,005$.

En la Figura 3.6, a la izquierda, tenemos el caso en que la cooperación es relativamente débil, mientras que, a la derecha, tenemos el caso en que la cooperación es ligeramente más fuerte. La coexistencia situada en la capacidad de carga de las presas se mantiene en todo momento como una solución inestable.

Figura 3.6: Espacio de fases y dinámica de dos poblaciones involucradas en una relación de antagonismo. A la izquierda, tenemos el caso con un menor b_{22} que en la derecha. La cooperación entre los depredadores permite dos nuevas soluciones que corresponden a extinciones parciales de las presas, de las cuales una es inestable y la otra es inestable. Ambas actúan de la misma forma que en la Figura 2.1, pero considerándolo a lo largo del eje de los depredadores. La coexistencia situada en la capacidad de carga de las presas se mantiene siempre como una solución inestable. Aquí hemos usado $a_1 = a_2 = 0,00075$ y $c_1 = c_2 = 0,005$.

3.1.2.2. Competición

En el caso de competición, el principio de exclusión competitiva [Murray, 2007] se mantiene y las soluciones estables son las extinciones parciales, pero, con unos parámetros de interacción suficientemente pequeños, aparece otra solución, estable, en un punto de coexistencia [Murray, 2007]. Sin embargo, cuando introducimos interacciones intraespecíficas directas, la coexistencia puede mantenerse como una solución estable para valores distintos de la interacción interespecífica, debido a la influencia en estos términos de la interacción intraespecífica.

Figura 3.7: Espacio de fases y dinámica de dos poblaciones involucradas en una relación de competición y con interacciones intraespecíficas directas. Hemos usado dos combinaciones diferentes de $b_{11} = b_{22}$, para la influencia de la cooperación y la competición. A la izquierda, tenemos el caso en que ambas poblaciones son cooperativas y dos nuevas soluciones aparecen junto con una cuenca orientada hacia la capacidad de carga del sistema. A la derecha, tenemos el caso en que ambas poblaciones son competitivas. Ambos casos pueden ser comparados con la Figura 3.1, notando que cuando ambas poblaciones son cooperativas, aparecen soluciones de capacidad de carga parcial inestables. Cuando las dos poblaciones son competitivas, aparecen extinciones parciales en su lugar, que además son estables y están por debajo de las respectivas capacidades de carga. Aquí hemos usado $a_1 = a_2 = 0,00075$ y $c_1 = c_2 = 0,005$.

Para un rango de valores positivos de los parámetros de interacción intraespecífica, las extinciones parciales y la capacidad de carga total pueden mantenerse como soluciones estables al mismo tiempo. El espacio de fases muestra también dos nuevas soluciones, que actúan como puntos-silla, en valores equivalentes a capacidades de carga parciales y que aparecen cuando la capacidad de carga total es estable. Estos dos puntos-silla y el origen —la extinción total— definen una cuenca de atracción que empuja a todo el sistema hacia la capacidad de carga total de ambas poblaciones. Cuando tenemos parámetros de interacción intraespecífica directa negativos, los dos estados estacionarios aparecen en cada eje de las poblaciones y actúan como extinciones parciales.

La Figura 3.7 muestra el espacio de fases de estos dos escenarios de competición. Hemos probados dos valores diferentes de $b_{11} = b_{22}$, para ver la influencia, tanto de la cooperación intraespecífica, como de la competición. A la izquierda, tenemos el caso en que hay cooperación, mientras que a la derecha, tenemos el caso donde hay competición. Ambos casos pueden compararse con lo que mostramos en la Figura 3.1, de modo que se observa que la cooperación promueve la estabilidad de ambas poblaciones y la competición asegura, en su lugar, la estabilidad de las extinciones parciales. Ambos efectos pueden ser vistos como las consecuencias de la cooperación y competición intraespecífica que mostramos para una población, en la Figura 2.1, actuando sobre cada población en su eje correspondiente. La única diferencia está que la cooperación actúa sobre el eje donde se sitúa la capacidad de carga y la competición actúa en el eje donde se sitúa la extinción.

3.1.2.3. Mutualismo

El modelo de dinámica poblacional de García-Algarra et al. [2014] mostraba, además de las extinciones total y parciales, dos posibles soluciones finitas. Una mayor, correspondiente al caso en que las dos poblaciones alcanzan su capacidad de carga y una menor, que era un punto-silla y permitía definir, en palabras de los autores, una «cascada de supervivencia» [García-Algarra et al., 2014]. Al añadir las interacciones intraespecíficas directas, aparecen nuevas soluciones, tanto correspondientes a extinciones parciales, como a capacidades de carga.

Mutualismo obligado-obligado

Exploramos el caso en que $r_1, r_2 < 0$ and $b_{12}, b_{21} > 0$. En la Figura 3.8 mostramos el espacio de fases y la dinámica para el caso de dos poblaciones

involucradas en una relación mutualista obligada para ambas, con dos valores distintos del coeficiente de cooperación intraespecífico, b_{ii} . A la izquierda, con una cooperación débil, el espacio de fases muestra tres soluciones estacionarias, similares a la Figura 1a de García-Algarra et al. [2014]. Sin embargo, con una cooperación más fuerte, a la derecha, cuatro nuevas soluciones pueden aparecer. Dos de ellas son puntos sillas y las otras dos son extinciones parciales inestables. Así como en el caso de una población, que mostramos en la Figura 2.1, los puntos silla actúan como límites: cuando las poblaciones se encuentre por encima del límite, nunca habrán de extinguirse. La cuenca de la extinción total está limitada así por una curva que pasa por la coexistencia inestable y las extinciones parciales inestables, hasta llegar a las extinciones parciales estables.

Figura 3.8: Mutualismo obligado-obligado con cooperación en ambas poblaciones. Hemos evaluado dos valores distintos de cooperación intraespecífica, b_{ii} . A la izquierda, cuando dicho valor es menor, tenemos un resultado equivalente al caso en que no existen interacciones intraespecíficas directas. A la derecha, cuando dicho valor es mayor, aparecen cuatro nuevas soluciones a lo largo de los ejes de ambas poblaciones. Estas nuevas soluciones favorecen la convergencia a la coexistencia mayor, siempre que las poblaciones se hallen por encima de cierto límite. Aquí hemos usado $a_1 = a_2 = 0,00075$ y $c_1 = c_2 = 0,005$.

Por otro lado, tenemos el caso del mutualismo obligado-obligado pero con interacciones intraespecíficas directas y negativas. Esto puede observarse en la Figura 3.9, donde la capacidad de carga, que es una solución estable, se mueve hacia el punto-silla, en la izquierda. Eventualmente, cuando los valores de

competición intraespecífica directa alcanzan cierto valor, estas dos soluciones colisionan y desaparecen, dejando solo a la extinción total como única solución del sistema. Esto se puede ver en la derecha de la Figura 3.9.

Figura 3.9: Mutualismo obligado-obligado con competición en ambas poblaciones. Hemos evaluado dos valores distintos de competición intraespecífica, b_{ii} . A la izquierda, cuando dicho valor es menor, tenemos un resultado equivalente al caso en que no existen interacciones intraespecíficas directas, salvo que las dos soluciones de coexistencia se han acercado ligeramente. A la derecha, cuando dicho valor es mayor, ambas soluciones colisionan en un punto y eventualmente desaparecen, dejando solo a la extinción total como única solución del sistema. Aquí hemos usado $a_1 = a_2 = 0,00075$ y $c_1 = c_2 = 0,005$.

En el caso de una población cooperativa y una competitiva, estando ambas involucradas en un mutualismo obligado-obligado, el sistema exhibe una asimetría. Nuevamente aparece un punto-silla en el eje de aquella población cooperativa, marcando una «cascada de supervivencia», sobre la cual el sistema evoluciona hacia la coexistencia y no se extingue. Esto lo mostramos en la Figura 3.10, donde puede verse que el escenario es equivalente a una conjunción de los dos escenarios estudiados antes.

Mutualismo facultativo-facultativo

Cuando las dos tasas de crecimiento, r_1 y r_2 , son positivas, la extinción total es una solución inestable del sistema, mientras que la capacidad de carga total,

Figura 3.10: Mutualismo obligado-obligado con cooperación y competición en ambas poblaciones. Hemos evaluado dos valores distintos de ambos términos de interacción intraespecífica directa, b_{ii} . A la izquierda, cuando dicho valor es menor, tenemos un resultado equivalente al caso en que no existen interacciones intraespecíficas directas, salvo que las dos soluciones de coexistencia se han acercado ligeramente y la curva que describen se ha plegado hacia el eje de la población cooperativa. A la derecha, cuando dicho valor es mayor, sigue dándose el mismo plegamiento, pero aparecen dos nuevas soluciones, ambas correspondientes a extinciones parciales de la población competitiva. Aquí hemos usado $a_1 = a_2 = 0,00075$ y $c_1 = c_2 = 0,005$.

la que corresponde a las capacidades de carga de ambas poblaciones por separado, es una solución estable. Esto se muestra a la izquierda de la Figura 3.11. Sin embargo, cuando ambas poblaciones exhiben interacciones intraespecíficas directas negativas, la capacidad de carga total se vuelve un punto inestable y aparece una nueva solución de coexistencia con valores de población menores. Esto se puede ver a la derecha de la Figura 3.11 y es lo que podría esperarse de lo que ocurre cuando se introduce competición intraespecífica en el modelo de una población (ver nuevamente la Figura 2.1).

En la Figura 3.11, a la izquierda, la introducción de la interacción intraespecífica directa genera cuatro extinciones parciales nuevas e inestables, dos puntos-silla y dos nodos inestables propiamente dichos. A la derecha, con un valor mayor de competición intraespecífica directa, dos soluciones adicionales aparecen, como capacidades de carga parciales —inestables— y la capacidad de carga total del sistema se hace inestable. Cuando la competición sobrepasa el peso de la interacción mutualista, la capacidad de carga total del sistema se divide en dos soluciones, generándose otra capacidad de carga menor, estable, en medio del espacio de fases. La aparición de esta nueva solución responde a una bifurcación transcítica, ya que la capacidad de carga total pasa de ser estable a inestable, sin desaparecer [Strogatz, 1994], como puede observarse al pasar de la izquierda a la derecha en la Figura 3.11. A la derecha, se observan nuevas soluciones estacionarias: cuatro puntos-silla, cuatro nodos inestables y solo una solución estable de coexistencia.

En el caso del mutualismo facultativo-facultativo con interacciones intraespecíficas directas distintas —una de ellas cooperativa y la otra competitiva—, la capacidad de carga podrá verse reducida para la población competitiva, mientras que la otra población, aquella que interactúa positivamente, mantendrá su tendencia a alcanzar su capacidad de carga. En la Figura 3.12 mostramos este escenario. A la izquierda, la competición es menor que la cooperación y la capacidad de carga total del sistema se mantiene como una solución estable. A la derecha, por el contrario, la competición es mayor que la cooperación y la capacidad de carga total se vuelve una solución inestable, favoreciendo la aparición —y convergencia— hacia una capacidad de carga parcial, menor. Nuevamente aquí podemos ver que la cooperación empuja a la solución de coexistencia hacia una bifurcación transcítica.

En todo este catálogo, puede verse que hemos obviado algunas combinaciones de parámetros, tanto para el antagonismo, como para el mutualismo. Esto es porque nos hemos enfocado en mostrar aquellos comportamientos que surgen de manera novedosa y que aportan algo más que un simple desplazamiento de las soluciones conocidas, hacia valores menores o mayores. Por ejemplo, la

Figura 3.11: Mutualismo facultativo-facultativo con ambas poblaciones sometidas a interacciones intraespecíficas directas negativas. Se puede observar que, dependiendo de cuánto valgan los parámetros de competición intraespecífica b_{ii} , se podrán tener más o menos soluciones sobre los ejes de extinción y capacidad de carga de las poblaciones. En el caso en que b_{ii} sea lo suficientemente alto como para sobrepasar a la interacción mutualista, una coexistencia estable aparecerá en el espacio de fases. Aquí hemos usado $a_1 = a_2 = 0,00075$ y $c_1 = c_2 = 0,005$.

Figura 3.12: Mutualismo facultativo-facultativo con una población sometida a una interacción intraespecífica directa negativa y la otra, a una positiva. Se puede ver que el término competitivo introduce en el eje de la población correspondiente una extinción parcial de la otra población, que vuelve inestable la extinción parcial ubicada en su capacidad de carga. Por otro lado, si la competencia sobrepasa el valor del término mutualista, la capacidad de carga total pasa por una bifurcación transcítica y aparece una capacidad de carga parcial, menor pero estable. Aquí hemos usado $a_1 = a_2 = 0,00075$ y $c_1 = c_2 = 0,005$.

cooperación en el mutualismo facultativo-facultativo solo incrementa los valores de la capacidad de carga y las extinciones parciales, pero no introduce ninguna dinámica nueva. Del mismo modo, en el antagonismo, el efecto de introducir cooperación en los depredadores o competición en las presas, solo empuja los efectos ya presentes de los términos interespecíficos, sin sumarle ninguna novedad a la dinámica del sistema. En la Discusión, en la sección 4.1, sintetizaremos los casos descritos aquí y veremos que, a grandes rasgos, lo que nos muestra analíticamente el estudio de una población nos permite entender lo que ocurre con más poblaciones, en el espacio de fases.

3.2. Patrones espaciales del modelo generalizado

A continuación mostramos los resultados que hemos obtenido para la dinámica espacial del sistema generalizado. Lo primero que hemos hecho ha sido evaluar ejemplos numéricos de los tres escenarios que hemos identificado en la sección 2.3.1, tanto para realizar en análisis de estabilidad lineal, como para las simulaciones numéricas.

Para evaluar la estabilidad de la solución estacionaria homogénea, optamos por reemplazar valores de prueba para c_1 y b_{12} en el escenario de las presas autocatalíticas, sin interacciones intraespecíficas. Para los otros dos escenarios, aquellos que sí consideran las interacciones intraespecíficas, probamos con valores de s y p_{ij} . Los autovalores λ los obtenemos como funciones del número de onda k , ya que queremos observar la influencia de estos. Cuando la parte real de los autovalores, $Re(\lambda)$ cambia de negativa a positiva para ciertos valores específicos de k , esto nos indica que, ante la presencia de pequeñas perturbaciones con longitud de onda $2\pi/k$, el sistema se desestabilizará, es decir, las perturbaciones no desaparecerán, sino que se incrementarán, crecerán y volverán el sistema inestable, dentro de la aproximación lineal. En estricto, los términos no lineales estabilizarán el sistema más tarde, pero ahí es justamente cuando se habrán producido los patrones espaciales.

3.2.1. Resultados del análisis de estabilidad lineal

En el escenario de las presas autocatalíticas sin interacciones intraespecíficas, probamos el caso en que ambas especies tuvieran una dependencia positiva con el entorno, es decir, $s > 0$. En la Figura 3.13 se muestran los efectos de los parámetros c_1 y b_{12} en la inestabilidad del sistema. En la figura de la izquierda

se ve que la inestabilidad se promueve con un valor menor de b_{12} , i.e. cuando el efecto de los depredadores sobre las presas es menor. En la figura de la derecha se ve que, con un mayor valor de c_1 , i.e. cuando la saturación de la depredación es mayor, la inestabilidad del sistema también se incrementa. Esto, sin embargo, puede llevar a un punto en el cual el sistema se vuelva intrínsecamente inestable, si c_1 crece demasiado (se puede ver en la forma inicial de la curva C, en la figura derecha). De darse este caso, ya no se produciría inestabilidad por difusión.

Incluimos interacciones intraespecíficas en el escenario de las presas autocatalíticas. Probamos primero que ambas especies tuvieran una dependencia positiva con el entorno, es decir $s > 0$, y donde los depredadores compitiesen entre ellos y las presas cooperasen entre ellas. En la Figura 3.14 se muestran los efectos de los parámetros b_{11} y b_{22} en la inestabilidad del sistema. A la izquierda, una menor cooperación entre presas promueve una mayor inestabilidad en el sistema. A la derecha, se observa que una menor competencia entre depredadores promueve también una mayor inestabilidad y este efecto resulta ser menor que el efecto de la cooperación entre presas. Esto muestra que, en este escenario y bajo estas condiciones, la cooperación y la competencia tienen efectos distintos en la estabilidad del sistema, si es que estos actúan sobre las presas o sobre los depredadores.

En la Figura 3.15 mostramos otro caso de este mismo escenario, pero donde ambas especies cooperan intraespecíficamente. A la izquierda se puede ver la influencia de la cooperación en las presas y cómo esta promueve la inestabilidad del sistema. A la derecha se puede ver la influencia de la cooperación en los depredadores, donde esta, más bien, promueve la estabilidad. Nótese que el efecto de las presas es opuesto al caso anterior, pero el efecto de los depredadores es equivalente.

Para el escenario de los depredadores autocatalíticos, probamos el caso en que $s < 0$, lo que significa que las presas tienen una dependencia positiva con el entorno, mientras los depredadores no. Adicionalmente, se probó el caso en que ambas especies eran cooperadoras intraespecíficas. En la Figura 3.16, se muestran los efectos de ambas cooperaciones sobre la inestabilidad del sistema. Para ambas especies, una mayor cooperación significó una mayor inestabilidad y la posibilidad de generar patrones por difusión. Sin embargo, a menores valores de cooperación se puede observar también que la inestabilidad se incrementa, solo que esta crece rápidamente cerca de $k \rightarrow 0$, lo que significa que, pasado un punto, el sistema se hará intrínsecamente inestable y esta inestabilidad ya no dependerá de la difusión.

Todas las soluciones las evaluamos sobre pares, muy cercanos entre sí, que corresponden a bifurcaciones de tipo punto-silla (*saddle-node*), que identificamos

así debido a que las soluciones convergen hasta desaparecer, bajo ciertos cambios en los parámetros [Strogatz, 1994]. Resulta de interés señalar que, cuando los parámetros cambiaban en la dirección contraria y las soluciones divergían, la inestabilidad producida por difusión desaparecía. Esto se puede apreciar en la Figura 3.17, donde se muestran los espacios de fase de los escenarios de presas autocatalíticas y depredadores autocatalíticos, ambos cuando existe interacción intraespecífica. Los valores de estas figuras corresponden a los mostrados en la Tabla A.2 y en la Tabla A.4.

Es interesante notar también que los escenarios que discutimos aquí reflejan algunas diferencias con otros escenarios similares que se han explorado en la bibliografía. Específicamente, [Levin y Segel, 1976] discuten un caso con un sistema depredador-presa sin saturaciones y con solo la presa dependiente del entorno. Para ellos, las presas eran cooperativas y los depredadores competitivos. Su modelo requería, para que exista inestabilidades de Turing, que:

$$\begin{aligned} p_{21} &> p_{11}, \\ |p_{21}p_{12}| &> |p_{11}p_{22}|, \\ \delta_c &= \left(\sqrt{\frac{p_{12}}{p_{22}}} - \sqrt{\frac{p_{12}}{p_{22}} - \frac{p_{11}}{p_{21}}} \right)^{-2}, \end{aligned} \quad (3.1)$$

y que correspondería al escenario presentado aquí de presas autocatalíticas con interacciones intraespecíficas. Sin embargo, estas condiciones no se cumplen ni con los valores de la Tabla A.2 o de la Tabla A.3.

3.2.2. Simulaciones numéricas

El sistema de ecuaciones no lineales lo hemos resuelto por medio de una simulación numérica de las Ecuaciones. (2.22), usando los valores de las Tabla A.2, Tabla A.2, Tabla A.2 y la Tabla A.4. De esta forma, probamos los cuatro escenarios descritos. Hemos escogido condiciones periódicas para los límites a lo largo de la dimensión espacial z , cuya longitud de celda la escogimos como $\Delta z = 0,1$ unidades espaciales. Ambas poblaciones u_i evolucionan a lo largo de esta dimensión. Hemos usado un método de Euler simple con un paso temporal de $\Delta t = 0,001$. Las condiciones iniciales las establecimos con pequeñas perturbaciones aleatorias alrededor —i.e. por encima y por debajo— de las soluciones homogéneas estacionaras u_{0i} . Los cálculos fueron dejados el tiempo suficiente como para garantizar que se alcanzara un patrón estacionario.

Figura 3.13: Escenario de presas autocatalíticas sin interacciones intraespecíficas. Efectos de la intensidad de la depredación (a la izquierda) y de la magnitud de la saturación intraespecíficas (a la derecha). Ambos son dos aspectos de la relación interespecíficas entre las presas y los depredadores, en la dependencia de la parte real de los autovalores λ sobre el número de onda k . Se han graficado ligeras desviaciones, hacia arriba y hacia abajo, de los valores presentados en la Tabla A.1, que corresponden en ambos casos a la curva B. A la izquierda, se ha fijado $b_{12} = -0,001015$ para la curva A y $b_{12} = -0,001005$ para la curva C. A la derecha, se ha fijado $c_1 = 0,00195$ para la curva A y $c_1 = 0,00205$ para la curva c. En ambos casos, $\delta = 182$. Puede verse que la inestabilidad se promueve con una menor intensidad de depredación y una mayor saturación de esta.

Figura 3.14: Escenario de presas autocatalíticas con interacciones intraespecíficas. Efectos de la cooperación entre presas (a la izquierda) y de la competición de los depredadores (a la derecha) en la dependencia de la parte real de los autovalores λ en el número de onda k . Se han graficado las desviaciones de los valores correspondientes a la Tabla A.2, que corresponden a las curvas B. A la izquierda, se ha fijado $b_{11} = 0,0018996$ para la curva A y $b_{11} = 0,0019004$ para la curva C. A la derecha, se ha fijado $b_{22} = -0,0018996$ para la curva A y $b_{22} = -0,0019004$ para la curva c. En ambos casos, $\delta = 19$. Puede verse que la inestabilidad se promueve con una menor competición entre los depredadores, así como con una menor cooperación entre presas.

Figura 3.15: Escenario de presas autocatalíticas con interacciones intraespecíficas. Efectos de la cooperación intraespecífica en ambas poblaciones, sobre la dependencia de la parte real de los autovalores λ en el número de onda k . Se han graficado las desviaciones de los valores correspondientes a la Tabla A.3, que corresponden a las curvas B. A la izquierda, se ha fijado $b_{11} = 0,0015$ para la curva A y $b_{11} = 0,0016$ para la curva C. A la derecha, se han fijado $b_{22} = 0,000965$ para la curva A y $b_{22} = 0,001035$ para la curva C. En ambos casos, $\delta = 45$. En este caso puede verse que una mayor cooperación en las presas promueve la inestabilidad, mientras que lo mismo ocurre con una menor cooperación entre los depredadores.

Figura 3.16: Escenario de depredadores autocatalíticos. Efectos de la cooperación de las presas (a la izquierda) y de la cooperación de los depredadores (a la derecha) en la dependencia de la parte real de los autovalores λ en el número de onda k . Se han graficado las desviaciones de los valores correspondientes a la Tabla A.4, que corresponden a las curvas B. A la izquierda, se ha fijado $b_{11} = 0,001909985$ para la curva A y $b_{11} = 0,0019105$ para la curva C. A la derecha, se ha fijado $b_{22} = 0,00549915$ para la curva A y $b_{22} = 0,00551$ para la curva C. En ambos casos, $\delta = 2,76$. La cooperación en ambas especies promueve la inestabilidad. Sin embargo, cabe notar que si bien una mayor cooperación garantiza la inestabilidad por difusión, una menor cooperación promueve la inestabilidad intrínseca del sistema (véase el inicio de las curvas A), lo que prevendría la formación de patrones de Turing.

Figura 3.17: Espacios de fase de u_i , tanto par el escenario de las presas autocatalíticas (izquierda), como de los depredadores autocatalíticos (derecha). Los valores de los parámetros corresponden a los de la Tabla A.2 (a la izquierda) y de la Tabla A.4 (a la derecha). La solución estable que permite la inestabilidad por difusión se encuentra muy próxima a una solución inestable. Ambas corresponden a una bifurcación punto-silla.

Figura 3.18: Simulaciones numéricas del escenario de presas autocatalíticas, usando los parámetros de la Tabla A.3. La línea horizontal se ha trazado en la solución estacionaria. Las líneas punteadas representan a u_i para $t = 120$ y las líneas sólidas grises para $t = 100$ (de acuerdo a la Figura 3.19). Aunque las amplitudes son diferentes, ambas poblaciones siguen la misma dinámica, como se espera en un escenario de presas autocatalíticas. Usamos $\delta = 45$.

Figura 3.19: Patrones espaciales a lo largo del tiempo. Las sombras representan valores mayores (más oscuro) y menores (más claro) de u_i . El eje vertical representa el tiempo en unidades arbitrarias y el eje horizontal representa el espacio. Los patrones correspondientes a $t = 120$ y $t = 100$ se han dibujado en la Figura 3.18. Los patrones se forman rápidamente, pero luego, lentamente reducen su amplitud, hasta alcanzar valores fijos. Hemos usado los parámetros de la Tabla A.2 y $\delta = 45$.

Para el escenario de las presas autocatalíticas con interacciones intraespecíficas, cuyos valores figuran en la Tabla A.3, la inestabilidad por difusión aparece con $\delta = 45$. La longitud de onda correspondiente a la perturbación que crece con mayor velocidad es de 29,246 unidades espaciales. Dado que se usó una malla con celdas de longitud $\Delta z = 0,1$ unidades espaciales, es esperable que aparezca un patrón de tres oscilaciones en una longitud total de 120 unidades espaciales. Ambas poblaciones muestran también el mismo patrón. Esto puede verse en la Figura 3.18. También mostramos la evolución temporal del patrón espacial en la Figura 3.19.

Para el escenario de los depredadores autocatalíticos, se utilizaron los valores de la Tabla A.4. La inestabilidad por difusión aparece con $\delta = 0,474$. La longitud de onda correspondiente a la perturbación más veloz fue de 13,49 unidades espaciales. Con $\Delta z = 0,1$, era esperable tener un patrón de nueve picos en una malla de longitud total de 120 unidades espaciales. Aquí, el patrón que muestran ambas poblaciones es inverso, el uno del otro, lo cual era esperable para un escenario de depredadores autocatalíticos. Esta simulación puede verse en la Figura 3.20. El patrón espacial se forma con la longitud de onda correspondiente a la inestabilidad de Turing, pero su amplitud crece indefinidamente. Aquí mostramos el patrón en dos momentos diferentes, en la Figura 3.20 y su evolución temporal en la Figura 3.21.

También evaluamos el caso en que $b_{11} = 0,001911$ y con los otros parámetros de la Tabla A.4. La inestabilidad por difusión aparece con $\delta = 0,392$ y la correspondiente longitud de onda es de 18,21 unidades espaciales. Para una longitud de 120 unidades espaciales, se esperarían siete picos, pero se obtiene un patrón de nueve picos. Este patrón es inestable y no solo su amplitud crece, como se ve en la Figura 3.22, pero además oscila alrededor de la solución estacionaria, lo cual puede verse en los primeros pasos de la Figura 3.23. Eventualmente, las amplitudes se aproximan a la cuenca de otra de las soluciones del sistema y las poblaciones terminan en la extinción parcial de u_1 .

Figura 3.20: Simulaciones numéricas del escenario de depredadores autocatalíticos, usando los parámetros de la Tabla A.4 y con $b_{11} = 0,001915$. Usamos $\delta = 0,474$. La línea horizontal se ha trazado en la solución estacionaria. Las líneas punteadas representan a u_i para $t = 303$ y las líneas sólidas grises para $t = 202$ (de acuerdo a la Figura 3.21). Las amplitudes son diferentes y ambas poblaciones siguen una dinámica inversa, como se espera en un escenario de depredadores autocatalíticos. El patrón no es estable y crece indefinidamente.

Figura 3.21: Patrones espaciales a lo largo del tiempo. Las sombras representan valores mayores (más oscuro) y menores (más claro) de u_i . El eje vertical representa el tiempo en unidades arbitrarias y el eje horizontal representa el espacio. Los patrones correspondientes a $t = 303$ y $t = 202$ se han dibujado en la Figura 3.20. Los patrones se forman rápidamente, pero luego, lentamente incrementan su amplitud, hasta moverse hacia otra solución estacionaria, la de la extinción parcial de u_1 . Hemos usado los parámetros de la Tabla A.4 pero con $b_{11} = 0,001915$ y $\delta = 0,474$.

Figura 3.22: Simulaciones numéricas del escenario de depredadores autocatalíticos, usando los parámetros de la Tabla A.4 y con $b_{11} = 0,001911$. Usamos $\delta = 0,392$. La solución estacionaria no se ha dibujado por hallarse fuera de los márgenes ($\bar{u}_1 = 0,0677577$, $\bar{u}_2 = 0,00191823$). Las líneas punteadas representan a u_i momentos antes de que alcancen valores suficientes para moverse a otra solución estacionaria y las líneas sólidas grises las representan unos instantes previos (ver Figura 3.23). Las amplitudes son diferentes y ambas poblaciones siguen una dinámica inversa, como se espera en un escenario de depredadores autocatalíticos. El patrón no es estable y crece indefinidamente.

Figura 3.23: Patrones espaciales a lo largo del tiempo. Las sombras representan valores mayores (más oscuro) y menores (más claro) de u_i . El eje vertical representa el tiempo en unidades arbitrarias y el eje horizontal representa el espacio. Los patrones correspondientes a $t = 80$ y $t = 75$ se han dibujado en la Figura 3.22. Los patrones se forman rápidamente, pero luego, lentamente incrementan su amplitud, hasta moverse hacia otra solución estacionaria, la de la extinción parcial de u_1 . Hemos usado los parámetros de la Tabla A.4 pero con $b_{11} = 0,001911$ y $\delta = 0,392$.

3.3. Caso aplicado del modelo

Probablemente, el caso más paradigmático de un sistema mutualista sea el de los polinizadores [Toby Kiers et al., 2010, Holland et al., 2002], donde los visitantes de flores obtienen recursos tróficos como néctar o polen —entre otros— y la planta obtiene el beneficio reproductivo que le confiere la dispersión del polen y la producción de semillas. Un caso especial de polinización, denominado *nursery pollination*, consiste en que la especie polinizadora —algún tipo de insecto— usa las flores fertilizadas como «nidos» para sus huevos. Las semillas, en proceso de desarrollo, servirán de este modo a las larvas como alimentación. Un sistema de este tipo exhibe una doble relación entre las especies involucradas, ya que el insecto polinizador obtiene alimento tanto para su estadio adulto (polen), como para su estado larvario (semillas), pero privando a la planta de los beneficios reproductivos obtenidos por la polinización [Bronstein, 2001]. El sistema exhibe, por tanto, una relación con matices mutualistas y antagonistas a la vez, entre las dos especies involucradas, aunque el balance neto tienda a ser mutualista.

Si bien este tipo de relación puede parecer rara, los sistemas de *nursery pollination* han sido descritos en varias familias de angiospermas, en donde resaltan dos casos emblemáticos: el de las higueras y las avispas del higo, así como el de las yucas y las polillas de la yuca [Dufaÿ y Anstett, 2003]. En estos sistemas, debe existir un balance muy sutil entre los beneficios —la polinización de las flores— y los perjuicios —la depredación de las semillas— para que se pueda lograr un beneficio neto para las plantas. De hecho, dadas las circunstancias, el balance puede transitar de uno positivo a uno negativo, de modo que la relación entre ambas especies pase de ser mutualista a antagonista. Esto podrá depender tanto de los mecanismos evolutivos desarrollados por la planta para evitar la sobre explotación de sus semillas, como del contexto ecológico —factores climáticos, otras especies— en el cual se encuentren las especies [Leung y Poulin, 2008].

Un mecanismo que algunas especies de plantas han desarrollado para prevenir la sobre explotación consiste en el aborto aleatorio de algunos frutos o en el aborto selectivo de aquellos frutos que contienen huevos o larvas del insecto polinizador. Este mecanismo ha sido propuesto y defendido a partir de modelos matemáticos, como una estrategia evolutiva de regulación poblacional a nivel interespecífico [Holland y DeAngelis, 2001, 2006, Westerbergh y Westerbergh, 2001]. Con respecto al contexto ecológico, fuera de la regulación de densidad poblacional debida a fluctuaciones ambientales, el tópico principal es la presencia de terceras especies. Una consideración central es si el insecto depredador resulta ser el único polinizador o no, de modo que estemos lidiando con un *nur-*

Figura 3.24: A la izquierda, una larva de *Hadena bicruris* alimentándose de las semillas de un fruto de *Silene latifolia* (foto: Jeroen Voogd). A la derecha, un individuo adulto de la misma polilla; macho y hembra son casi indistinguibles (foto: Maarten Jacobs).

sery pollination facultativo, o más bien obligatorio. En los sistemas facultativos, la presencia de otros polinizadores pueden cambiar el balance total del proceso polinizador, ya que contribuyen a la producción de semillas sin los efectos de su respectiva depredación [Thompson y Pellmyr, 1992]. Pero los sistemas de *nursery pollination* también pueden verse afectados por la existencia de depredadores directos, de patógenos y de parasitoides que regulen las poblaciones del insecto polinizador, impidiendo un exceso de semillas consumidas y la inestabilidad consecuente del sistema. Muchos estudios de campo sugieren este tipo de procesos regulatorios [Force y Thompson, 1984, Elzinga et al., 2003, Crabb y Pellmyr, 2006, Nunes et al., 2018], pero ninguno ha sido evaluado por medio de modelos de dinámica de poblaciones.

Sistemas biológicos complejos, como este, pueden servir de marcos conceptuales paradigmáticos porque las diferentes poblaciones involucradas juegan un rol ineludible en el equilibrio ecológico y la importancia de una especie, aparentemente secundaria como los parasitoides, puede ser evaluada por medio del modelado de la dinámica poblacional [Neuhauser y Fargione, 2004, Holland et al., 2002]. Por ello tiene sentido utilizar un modelo, como el propuesto en esta tesis, dado que es posible describir varios tipos de interacciones ecológicas utilizando las mismas ecuaciones, partiendo de los mismos principios y sin necesidad de considerarlas como fenómenos distintos.

La hipótesis con la que hemos realizado el modelado de un sistema de *nursery pollination* es que, aunque la densidad de las poblaciones de las dos especies centrales, el insecto polinizador y las plantas, pueden alternar el efecto neto de su relación, entre mutualismo y antagonismo, la presencia de una tercera especie puede regular la dinámica poblacional de todo el sistema y estabilizarlo alrededor del mutualismo. Para evaluar esta predicción, utilizamos el sistema específico de una planta cariofilácea, *Silene latifolia*, las polillas polinizadoras *Hadena bicruris* y una población genérica de avispas parasitoides. Mostraremos que una ligera regulación causada por los parasitoides en la población de las polillas puede estabilizar la dinámica del sistema, evitando así los altos costos metabólicos de los otros procesos regulatorios, como el aborto, aleatorio o selectivo, de frutos. En la Figura 3.24 se muestran el estado larvario y adulto de las polillas.

3.3.1. Sistema ecológico *Silene-Hadena-parasitoide*

Algunos miembros de la familia de plantas cariofiláceas especialmente del género *Silene*, se encuentran involucradas en un sistema de *nursery pollination* facultativo con las polillas del género *Hadena*, familia Noctuidae. Estas plantas tienen otras especies polinizadoras diurnos y nocturnos, pero las polillas *Hadena* son consideradas las más efectivas [Kephart et al., 2005, Prieto-Benítez et al., 2017]. Las polillas macho solo polinizan las flores, pero las polillas hembra las polinizan y además depositan sus huevos en las flores fertilizadas [Labouche y Bernasconi, 2010]. De los huevos que eclosionan saldrán larvas, las cuales se introducirán en el fruto en desarrollo —llamado primario— y se alimentarán de las semillas. Cuando ese primer fruto es consumido, las larvas se alimentarán de un número variable de frutos secundarios, hasta completar su desarrollo. Una revisión reciente [Prieto-Benítez et al., 2017] confirmó que se forman sistemas de *nursery pollination* en 22 especies de *Hadena* y 70 cariofiláceas, pero la mayor parte de la información de este sistema proviene de la interacción entre las especies *S. latifolia* y *H. bicruris*, que es la más estudiada de todas. Numerosos estudios de campo señalan que *H. bicruris* está presente en más del 90 % de las poblaciones europeas de *S. latifolia* y que consumen entre 25-70 % de su producción anual de frutos [Wolfe, 2002].

Existen otras especies involucradas en este sistema [Prieto-Benítez et al., 2017]. Algunos de los insectos que visitan las flores de *Silene*, de forma tanto diurna como nocturna, son polinizadores que tienen un impacto positivo en la reproducción de la planta. Sin embargo, otros insectos, como algunas abejas y abejorros, actúan más como ladrones de néctar y afectan la fertilidad efectiva de

las plantas reduciendo los recursos netos de sus flores, a disposición de los polinizadores legítimos. Por otro lado, algunos insectos depredan directamente las flores y frutos, sin ofrecer ningún mecanismo de compensación, constituyendo una amenaza directa a las plantas y compitiendo con las polillas. Adicionalmente, las polillas *Hadena* tienen algunos parasitoides, principalmente de las familias de avispas Braconidae y Ichneumonidae [Elzinga et al., 2003]. Después de alimentarse del fruto primario, las larvas de *Hadena* se hacen demasiado grandes para estar totalmente protegidas dentro de los frutos que consumen, de modo que se vuelven vulnerables al ataque de los parasitoides. Estos inoculan sus huevos dentro de las larvas y cuando los huevos eclosionan, las larvas de las avispas se alimentan de las larvas de las polillas, de dentro hacia fuera. Las larvas de *Hadena* continuarán alimentándose de los frutos de las plantas hasta el último momento, cuando las larvas de avispa emergen desde su interior, provocándoles la muerte. Hay por lo menos 13 especies de parasitoides asociados a las larvas de *H. bicruris*, pero la especie mejor estudiada es el braconido *Microplitis tristis* [Elzinga et al., 2007]. Estos parasitoides pueden estar actuando como un mecanismo de control en el sistema Silene-Hadena, como mostraremos más adelante.

Finalmente, otros organismos podrían también estar involucrados en este sistema. Los hongos patógenos *Microbotryum* son un grupo de especies que infectan a muchas cariofiláceas, reemplazando el polen producido por estas por esporas fúngicas, que será lo que los polinizadores dispersan [Antonovics et al., 2002]. Las infestaciones de *Microbotryum* provocan la esterilidad de las anteras y reducen el tamaño de las flores [Shykoff y Kaltz, 1998]. Por su parte, las polillas *Hadena* muestran una respuesta adaptativa a esta infestación, evitando posarse en las plantas enfermas [Biere y Honders, 1996].

La Figura 3.25 muestra las interacciones entre todas estas especies. El sistema ha sido ligeramente sintetizado, para poder realizar el modelado y esto lo mostramos en la Figura 3.26. En esta tesis no estamos considerando a los hongos *Microbotryum*, ya que su presencia modifica la interacción entre las plantas y polillas y modelar dicho efecto requeriría de un término de tercer orden en las ecuaciones de interacción. Adicionalmente, las poblaciones de hongos dependen estrictamente de la densidad poblacional de las plantas, así que no podría incluirse como un efecto neto en los parámetros de estas, como sí hacemos con los otros polinizadores y los otros insectos que las depredan. Por todo esto, el efecto de los hongos *Microbotryum* en la dinámica poblacional de este sistema requeriría de una aproximación algo más compleja, que podremos dejar para futuros estudios.

3.3.1.1. El sistema reducido y la «traducción» a ecuaciones

Nuestro sistema ecológico consiste de varias interacciones que han sido simplificadas para hacer un modelo coherente que pueda luego ser traducido a un conjunto de ecuaciones diferenciales. Nuestro procedimiento ha sido el siguiente:

1. Consideramos solo las interacciones entre la población de una especie de cariofiláceas (X_1), poblaciones de machos y hembras de una especie de polillas *Hadena* (X_2 y X_3 , respectivamente) y una tercera especie, de avispas parasitoides (X_4) que depredan a las polillas.
2. Las interacciones entre *Hadena* y la cariofilácea se dividen en las correspondientes a los machos y las hembras de las polillas. Por un lado, las polillas macho actúan como mutualistas obligados tanto para la planta como para las polillas hembra. Por otro lado, las polillas hembra actúan como mutualistas facultativos de las polillas macho, pero como depredadores de las plantas. La población de polillas hembra incluirá tanto a las individuos adultos como a las larvas. Así, la población de polillas larva se estimará como la diferencia $larvas = X_3 - X_2$. La población de polillas adultas se calculará como $adultos = 2X_2$ si $X_2 \leq X_3$, o como $adultos = X_2 + X_3$ si $X_2 > X_3$.
3. Todas las polillas larva se asumirán como hembras. De esta forma, las polillas macho se generan por un término de interacción mutualista que representa la interacción entre hembras y machos, modulado por el coeficiente b_{23} .
4. Las cariofiláceas son asumidas como una población asexual y monomorfa. Aunque esto pueda justificarse a partir de que existen muchos subgéneros monoicos¹, las especies dioicas se pueden modelar asumiéndose individuos de un solo sexo. Esto lo demostramos en el Apéndice B.1, pero podemos aclarar que la principal razón para poder hacer esto es que ambos sexos interactúan de forma idéntica con las polillas y no interactúan con los parasitoides, de modo que su efecto sobre el sistema, en conjunto o por separado, es exactamente igual.
5. Los parasitoides son modelados como depredadores e interactúan solo con las polillas hembra, ya que esta población incluye a las larvas. Esta últi-

¹No confundir monoico con hermafrodita. Las plantas hermafroditas presentan ambos sexos en la misma flor, mientras las plantas monoicas producen dos tipos de flores distintos, los correspondiente a ambos sexos, por separado.

ma interacción está modulada por dos coeficientes, b_{34} y b_{43} . Aunque solo modelemos una población de parasitoides, el impacto de estos no se verá restringido al de solo una especie. b_{34} , es decir, la influencia de los parasitoides en las polillas hembra y sus larvas, puede ser compensado por un factor multiplicativo que considere los efectos adicionales de otras especies. Esto será discutido en detalle en el Apéndice B.2.

Figura 3.26: Diagrama conceptual del sistema reducido. Las interacciones mutualistas están representadas por líneas sólidas, mientras que las antagonistas están representadas por líneas entrecortadas. Las líneas punteadas indican poblaciones que tienen múltiples estados de desarrollo, pero son consideradas todas dentro de una sola. Las etiquetas en las líneas de interacción representan los coeficientes que usamos en el conjunto de ecuaciones diferenciales.

Para representar el sistema reducido de las Figura 3.26, hemos usado el modelo de dinámica poblacional propuesto aquí que, en líneas generales, puede resumirse de esta forma, para un sistema de n especies:

$$\frac{\dot{X}_i}{X_i} = r_i + \sum_{k=1}^n b_{ik} X_k - \left(a_i + c_i \sum_{k=1}^n b_{ik} X_k \right) X_i. \quad (3.2)$$

El conjunto de ecuaciones que refleja las suposiciones que hemos adoptado para este modelo es:

$$\frac{\dot{X}_1}{X_1} = (r_1 + b_{12}X_2 + b_{13}X_3) - (a_1 + c_1(b_{12}X_2 + b_{13}X_3))X_1, \quad (3.3)$$

$$\frac{\dot{X}_2}{X_2} = (r_2 + b_{23}X_3) - (a_2 + c_2b_{23}X_3)X_2, \quad (3.4)$$

$$\begin{aligned} \frac{\dot{X}_3}{X_3} &= (r_3 + b_{31}X_1 + b_{32}X_2 + b_{34}X_4) \\ &\quad - (a_3 + c_3(b_{31}X_1 + b_{32}X_2 + b_{34}X_4))X_3, \end{aligned} \quad (3.5)$$

$$\frac{\dot{X}_4}{X_4} = (r_4 + b_{43}X_3) - (a_4 + c_4b_{43}X_3)X_4. \quad (3.6)$$

En este sistema, los parámetros r_i representan la tasa propia de crecimiento de cada población i , los b_{ij} representan las interacciones entre las especies i y j , mientras que los parámetros a_i y c_i representan dos efectos negativos sobre la población i . Por un lado, a_i representa la tasa de saturación causada por la competición intraespecífico respecto de los recursos del entorno, mientras que c_i representa la limitación causada por la tasa de ocupación de los miembros de una misma población. Este último efecto tiene un comportamiento similar a la competición intraespecífica, pero no con respecto al entorno, sino con respecto a las otras poblaciones.

Para esclarecer el significado de todos los parámetros, los presentamos a continuación, uno por uno. Para estimar los valores numéricos de cada parámetro, hemos realizado una revisión exhaustiva de la literatura, que presentamos en el Apéndice B.1.

- r_i : representa la tasa propia de crecimiento de cada población i . Aquí asumimos que todos los $r_i < 0$, ya que las poblaciones involucradas dependen exclusivamente de sus interacciones para reproducirse. Las polillas macho necesitan de las hembras que, a su vez, necesitan de los machos. Además, las polillas hembra necesitan de las plantas, pues en ellas depositan sus huevos y las larvas se alimentan de estas. Los parasitoides solo pueden sobrevivir en presencia de las polillas hembra, ya que inyectan sus huevos dentro de las larvas. De todos los r_i , solo r_1 podría considerarse tanto positivo como negativo. Pero la única diferencia cuando $r_1 > 0$, fuera de un ligero incremento en la población de plantas —que mostraremos luego—,

es que permitiría que las plantas sobrevivan sin la necesidad de que estén presentes las demás poblaciones. Como esto último no nos interesa, nos limitaremos al caso en que $r_1 < 0$. r_i está medido en unidades de tiempo⁻¹ y su inversa será la vida media de los individuos de cada población i .

- b_{12} : representan las interacciones entre plantas y polillas macho. Dado que este parámetro engloba todos los efectos de la interacción, reflejará cuántas semillas viables nacen por cada fruto que madura, por cada flor que cada polilla macho poliniza, promediada por el número medio de flores que cada planta produce, por unidad de tiempo. Al final, esto se resume en cuántas nuevas plantas se generan por cada polilla macho, en promedio, por unidad de tiempo. Dado que mide la tasa de nacimiento de las plantas, $b_{12} > 0$ y se medirá en unidades de (tiempo.polillas)⁻¹.
- b_{13} : representa la interacción entre las plantas y tanto las polillas hembra adultas, como sus larvas. Establecemos que $b_{13} = b_{13}^+ - b_{13}^-$, en donde b_{13}^+ corresponde al efecto de polinización de las polillas hembra adultas —un término mutualista— y b_{13}^- representa la tasa de depredación de las larvas —un término antagonista—. En este caso, consideramos que $b_{13}^+ < b_{13}^-$, de modo que el efecto global de ambos términos sobre la planta es antagonista, negativo. Así, b_{13} representa cuántas semillas viables se pierden —en lugar de nacer— por cada fruto que madura, por cada flor que una polilla hembra poliniza, promediada por el número de flores que una planta produce, por unidad de tiempo. Dado que esta tasa representa pérdidas, $b_{13} < 0$ y es medida en (tiempo.polillas)⁻¹.
- b_{23} : dado que las polillas macho solo se reproducen a través de las polillas hembra, este parámetro representa cuántas de las larvas viables se convierten eventualmente en machos, de todas las que se generan al aparearse las polillas, por unidad de tiempo. Para calcular este número es necesario saber la tasa de proporción entre polillas hembras y machos. De este modo, b_{23} tiene unidades de (tiempo.polillas)⁻¹ y necesariamente $b_{23} > 0$.
- b_{31} : tiene un significado más profundo. Dado que asumimos que las polillas necesitan de las plantas para depositar sus huevos y solo las polillas hembra pueden hacer esto, este parámetro refleja cuántas larvas viables pueden salir, en promedio, de cada planta, considerando que las larvas se comen esencialmente las semillas, pero también los restos de los frutos depredados y, eventualmente, algunas flores. Una planta cuyas flores y frutos son devorados no puede sobrevivir ni reproducirse, de modo que

morirá. Para medir este valor, calculamos cuántas flores y frutos necesita una larva individual para completar su desarrollo y transformarse en una polilla adulta. Este número refleja entonces cuántas plantas necesitan morir —o no nacer— para producir polillas, por unidad de tiempo. b_{31} tiene unidades de $(\text{tiempo.plantas})^{-1}$ y además $b_{31} > 0$.

- b_{32} : significa lo mismo que b_{23} , pero con respecto a la población de polillas hembra. Por tanto, $b_{32} > 0$ también
- b_{34} : es el número de polillas hembra que deben morir por cada parasitoide, por unidad de tiempo. Hemos contado solo a las polillas hembra ya que su población representa también a las larvas. Por tanto, b_{34} tiene unidades de $(\text{tiempo.parasitoides})^{-1}$ y además $b_{34} < 0$.
- b_{43} : es el número de parasitoides que nacen por cada miembro de la población de polillas hembra —y larvas— que muere, por unidad de tiempo. Es igual a la inversa del número de larvas que un parasitoide necesita comer para que una larva de parasitoide se desarrolle desde huevo hasta adulto. b_{43} tiene unidades de $(\text{tiempo.polillas})^{-1}$ y necesariamente $b_{43} > 0$.
- a_i : representa la limitación impuesta por la competencia intraespecífica, i.e. cuánto la tasa de supervivencia de los individuos se ve reducida por la presencia de otros miembros de su misma población. En ausencia de interacciones, la inversa de este número representa la capacidad de carga de las poblaciones con respecto al área bajo estudio, multiplicada por su vida media. a_i está medido en unidades de $(\text{tiempo.poblacion})^{-1}$ y siempre es un número positivo.
- c_i : aunque este parámetro es similar a a_i , su significado tiene un matiz distinto. c_i representa la presencia relativa de los individuos de cada población, con respecto al área bajo estudio, de modo que mide la competencia, pero con respecto a las interacciones tróficas. Hemos calculado este valor dividiendo el área promedio que cada individuo ocupa entre el área total en el que puede crecer y vivir. Así, c_i es un parámetro adimensional y siempre será positivo.
- $b_{14}, b_{21}, b_{24}, b_{41}, b_{42}$: son todos 0. Esto ocurre porque representan interacciones que no son significativas para el sistema, ya que no han sido observadas o no tienen un efecto relevante. Por ejemplo, no existen interacciones observadas entre las plantas y los parasitoides — b_{14}, b_{41} —, ni tampoco entre los parasitoides y las polillas macho — b_{24}, b_{42} —. Y aunque

sí hay un efecto observado de las plantas sobre las polillas macho — b_{21} — estos últimos solo se reproducen a través de las polillas hembra, de modo que podremos asumir ese parámetro como trivial y aproximararlo a 0.

3.3.2. Aplicación del modelo en el sistema

Hemos resuelto numéricamente el sistema usando un conjunto de ecuaciones diferenciales ordinarias (EDOs). Las EDOs fueron resueltas numéricamente alternando entre métodos de Runge-Kutta explícitos e implícitos cuando se detectó *stiffness*². Dado que el sistema no puede resolverse analíticamente, hemos calculado las poblaciones estacionarias cuyos valores son cero o un número real positivo. Luego, hemos usado el determinante de la matriz Jacobiana, evaluado en las soluciones estacionarias, para calcular los autovalores respectivos y explorar si dichas poblaciones son estables, inestables o puntos-silla. Las condiciones iniciales y los valores numéricos de todos los parámetros usadas en las simulaciones se muestran en el Apéndice B.2.

Hemos realizado un análisis de sensibilidad global de nuestro sistema, para estudiar cómo la incertidumbre en los resultados del modelos puede ser prorrateada a las diferentes fuentes de incertidumbre de los valores de entrada. Hemos escogido el análisis de sensibilidad de Sobol, usando la librería de Python SALib [Herman y Usher, 2017]. El método de Sobol está diseñado para determinar cuánto de la variabilidad de los resultados del modelo dependen de cada uno de los parámetros de entrada, tanto de forma individual, por cada parámetro, como de manera colectiva, a partir de las interacciones entre los diferentes parámetros [Sobol', 2001, Saltelli, 2002, Saltelli et al., 2010].

3.3.2.1. El sistema de tres poblaciones (sin parasitoides)

Fijando $b_{34} = 0$ y $b_{43} = 0$, hemos evaluado cómo se comporta el sistema en ausencia de los parasitoides. En este caso, solo tenemos dos soluciones estables, que pueden oscilar en un inicio, pero se estabilizan luego. Una de estas soluciones es la obvia y trivial extinción de todas las poblaciones. La otra es una coexistencia entre plantas, polillas macho y polillas hembra. Esto se muestra en la Figura 3.27), en donde la poblaciones de plantas se reduce hasta casi la extinción antes de alzarse nuevamente. Aunque el sistema tiene otras soluciones estacionarias que corresponden a las extinciones parciales de solo una o

²Stiffness, o «rigidez», es una propiedad de ciertas EDOs en que resulta necesario cambiar reducir significativamente el tamaño del paso temporal en regiones donde las tasas de cambio de las EDOS no cambia drásticamente.

Figura 3.27: Dinámica poblacional con solo tres poblaciones (plantas y polillas hembra y macho), sin parasitoides. Las poblaciones iniciales se fijaron en $X_1(0) = 60$, $X_2(0) = 20$, $X_3(0) = 30$. Las poblaciones estacionarias se estabilizan en $X_1 = 817$, $X_2 = 198$, $X_3 = 393$.

dos poblaciones, todas ellas son inestables, lo cual es esperable considerando la dependencia obligatoria que hay entre todos los involucrados.

Cuando se hace $r_1 > 0$, existe una solución estable para la población de plantas que a la vez permite la extinción de las polillas macho, o ambas poblaciones de polillas. No presentaremos este caso debido a que no refleja un comportamiento de interés para lo que estamos modelando, ya que haría referencia a un escenario sin polillas.

Figura 3.28: Dinámica poblaciones con todas las poblaciones (plantas, polillas macho, polillas hembra y parasitoides). Las poblaciones iniciales se fijaron en $X_1(0) = 60$, $X_2(0) = 20$, $X_3(0) = 30$ y $X_4(0) = 2$. Las poblaciones estacionarias se estabilizan en $X_1 = 1004$, $X_2 = 196$, $X_3 = 387$, $X_4 = 199$.

3.3.2.2. El sistema de cuatro poblaciones: el rol de los parasitoides

Aunque en el caso anterior la solución estacionaria de coexistencia con tres poblaciones —plantas y polillas— era estable, esta solución resulta inestable cuando se introduce la cuarta población, la de los parasitoides; la solución se vuelve un punto-silla. De los cuatro autovalores, tres de ellos son negativos y

uno es positivo: $\lambda_i = \{-33,16, 4,26, -2,15, -0,31\}$. El eje X_4 del espacio de fases tetra-dimensional tiene un punto estacionario inestable cuando la población de parasitoides se extingue. Por lo tanto, el sistema presentará solo una solución estable, además de la extinción total, que corresponderá a la coexistencia de las cuatro poblaciones, con autovalores $\lambda_i = \{-15,56, -4,27, -2,54, -0,50\}$. Las poblaciones oscilarán en un principio, pero se estabilizarán luego y favorecerán a la población de plantas, comparando el caso con el de la coexistencia sin parasitoides. Esto se puede ver en la Figura 3.28. Incluso la presencia de una población minúscula de parasitoides es suficiente para empujar al sistema a este nuevo punto estacionario, en el cual la población de plantas aumenta considerablemente (de $X_1 = 817$ a $X_1 = 1004$ individuos) y con un decrecimiento menor en las poblaciones de polillas macho y hembra. Existe, además, una fase intermedia entre $t = 20$ y $t = 30$, en el cual las poblaciones se mueven sobre un punto estacionario inestable, correspondiente a $X_1 = 191$, $X_2 = 20$, $X_3 = 38$, $X_4 = 62$. Los autovalores de esta solución inestable tienen parte imaginaria ($\lambda_i = \{-0,17 + 2,92i, -0,17 - 2,92i, -0,31, 0,081\}$), lo cual explica por qué las poblaciones oscilan alrededor de dichos valores.

Como se mencionó anteriormente, si hacemos $r_1 > 0$, i.e. si consideramos la presencia de otros polinizadores que no depreden a las plantas, el modelo predice un incremento notorio en la población de estas (de $X_1 = 1090$ a $X_1 = 1200$, cuando $r_1 = 0,0973$), pero sin afectar de manera significativa a las poblaciones de polillas y de parasitoides. Esto puede verse en la Figura 3.29.

Figura 3.29: Dinámica poblacional del sistema con polinizadores adicionales, sin parasitoides (izquierda) y con parasitoides (derecha). Las poblaciones se fijaron en los valores iniciales de $X_1(0) = 60$, $X_2(0) = 20$, $X_3(0) = 30$, para ambos casos y $X_4(0) = 2$ en el caso de la derecha. Las poblaciones estacionarias se estabilizaron en $X_1 = 1200$, $X_2 = 198$, $X_3 = 391$ y $X_4 = 200$.

Figura 3.30: Dinámica poblacional del sistema con dos valores distintos en el parámetro de depredación de los parasitoides a las larvas de polilla. A la izquierda, $b_{34} = -0,03$, y las poblaciones estacionarias se estabilizaron en $X_1 = 850$, $X_2 = 198$, $X_3 = 392$ y $X_4 = 200$. A la derecha, $b_{34} = -1,83$ y las poblaciones estacionarias se estabilizaron todas en 0. Las poblaciones iniciales se fijaron, en ambos casos, en $X_1(0) = 60$, $X_2(0) = 20$, $X_3(0) = 30$, $X_4(0) = 2$.

La depredación de los parasitoides a las polillas, mediada por b_{34} , regula el efecto de las poblaciones iniciales de parasitoides en el sistema (ver Figura 3.30). Cuando $b_{34} = -0,03$, que es un valor 0,25 veces el usado antes ($b_{34} = -0,122$), las poblaciones de las polillas y de los parasitoides se mantienen prácticamente igual (cambian menos de 1.5 %), mientras que la población de plantas varió significativamente (alrededor de 15 %). Por otro lado, cuando $b_{34} = -0,183$, que es un valor 1,5 veces mayor al usado primero, todas las poblaciones se extinguen, a pesar de que existe una solución estacionaria y estable en $X_1 = 1166$, $X_2 = 195$, $X_3 = 380$ y $X_4 = 199$. Pero, para que el sistema pudiera llegar a esa solución, se necesitarían poblaciones iniciales mayores a las que se tenían en los otros casos.

Para estos resultados, hemos estudiado dos conjuntos de parámetros de entrada, por separado, para entender su influencia en el modelo. Por un lado, están las condiciones iniciales (poblaciones iniciales) y por otro lado están los parámetros del modelo.

La Tabla 3.1 enumera los resultados del análisis de sensibilidad global a partir de las condiciones iniciales con los siguientes límites: (50, 70) para las plantas, (10, 30) para las polillas macho, (20, 40) para las polillas hembra y (0, 5) para los parasitoides. Los índices de orden-total son significativamente más grandes que los índices de primer-orden, por lo tanto, el sistema presenta interacciones de mayor orden que el lineal. En cualquier caso, es notable la influencia de la población inicial de polillas macho, en primer lugar y la población inicial de los parasitoides, en segundo lugar.

Tabla 3.1: Análisis de sensibilidad global para las condiciones iniciales. En la columna **1st**, mostramos el índice de sensibilidad de primer-orden. En la columna **1st CI**, aparece el intervalo de confianza de primer-orden. En las columnas **Total** y **Total CI** se muestran el índice de sensibilidad de orden-total y su intervalo de confianza, respectivamente.

Poblaciones	1st	1st CI	Total	Total CI
Plantas	-0.05	0.07	0.04	0.06
Polillas macho	0.79	0.21	0.87	0.20
Polillas hembra	0.00	0.00	0.00	0.00
Parasitoides	-0.02	0.14	0.18	0.11

La Tabla 3.2 muestra la influencia de todo el conjunto de parámetros sobre nuestro modelo. A partir de enfocarnos en los índices de sensibilidad de orden-total, el parámetro más importante es r_2 , la tasa propia de crecimiento de las polillas macho. La interacción entre plantas y polillas macho, regulada por b_{12} , así como la interacción entre las plantas y las polillas hembra y sus larvas, regulada por b_{13} , tienen un efecto de influencia moderado. Finalmente, los parámetros a_2 y c_2 , ambos relativos a las polillas macho, tienen un efecto de segundo y tercer orden en el sistema.

3.4. Dinámica adaptativa aplicada a las transiciones ecológicas

Las simulaciones, donde exploramos las transiciones entre regímenes ecológicos por medio de la dinámica adaptativa, nos han dado una serie de comportamientos que presentamos a continuación. Primero presentaremos los resultados generales, de acuerdo con los parámetros α , β y N , para luego presentar los resultados sintetizados en un solo gráfico. Luego, presentaremos ejemplos de las transiciones que hemos encontrado, que procederemos a comparar con la serie de transiciones documentadas que hemos identificado en la revisión bibliográfica.

La dinámica de los parámetros evolutivos y la dinámica de las poblaciones transcurren en dos escalas de tiempo muy distintas. Esto, a efectos de las simulaciones, no implicará ningún problema, puesto que para cada paso en la escala temporal evolutiva, se obtendrán las soluciones estacionarias estables de

Tabla 3.2: Análisis de sensibilidad global de los parámetros de nuestro modelo. En la columna **1st**, mostramos el índice de sensibilidad de primer-orden. En la columna **1st CI**, aparece el intervalo de confianza de primer-orden. En las columnas **Total** y **Total CI** se muestran el índice de sensibilidad de orden-total y su intervalo de confianza, respectivamente.

Parámetros	1st	1st CI	Total	Total CI
r_1	-0.01	0.01	0.01	0.02
r_2	0.58	0.24	0.83	0.21
r_3	0.00	0.00	0.00	0.00
r_4	0.00	0.00	0.00	0.00
a_1	-0.00	0.00	0.00	0.00
a_2	0.05	0.07	0.10	0.12
a_3	-0.00	0.00	0.00	0.00
a_4	0.00	0.00	0.00	0.00
c_1	0.01	0.01	0.00	0.00
c_2	0.07	0.10	0.14	0.11
c_3	-0.02	0.04	0.02	0.01
c_4	0.00	0.00	0.00	0.00
b_{12}	0.09	0.10	0.21	0.16
b_{13}	-0.04	0.06	0.20	0.11
b_{21}	-0.01	0.01	0.01	0.02
b_{23}	0.03	0.06	0.02	0.03
b_{31}	0.00	0.00	0.00	0.00
b_{32}	-0.00	0.00	0.00	0.00
b_{34}	0.00	0.00	0.00	0.00
b_{43}	-0.00	0.00	0.00	0.00

la dinámica poblacional, puesto que el equilibrio de estas se alcanza en tiempos de varios órdenes de magnitud menores. De este modo, el tiempo en el que correrán las simulaciones numéricas será el tiempo evolutivo.

3.4.1. Distribución de transiciones

Lo primero que podemos notar es que el porcentaje de transiciones depende del valor de los parámetros α , β y N , de acuerdo en las siguiente subsecciones. Las simulaciones han considerado 1000 diferentes condiciones iniciales, cada una corriendo a lo largo de 100000 iteraciones, o hasta que las poblaciones alcanzan una estrategia evolutiva estable; esto último es equivalente a decir que la dinámica adaptativa llegase a valores fijos para u_i, w . Hemos descartado todos los casos en los cuales las poblaciones y los parámetros tomaran valores negativos o imaginarios, ya que ello no tiene un significado en el contexto ecológico. Estos casos, de todas formas, solo eran una proporción minúscula de las simulaciones que se corrieron. Para cada valor de $\beta = \{0, \alpha\}$, probaremos dos casos extremos, con $N = \{50, 500\}$ —lo cual representa entornos con pocos o muchos compuestos químicos disponibles— y haremos el recorrido por los valores de $\alpha = \{0, 1, 0, 2, 0, 3, 0, 4\}$. No hemos considerado el caso en que $\alpha = 0,5$ porque no se registraron transiciones entre los regímenes mutualistas, a pesar de que las regiones viables lo permitían (ver Figura 2.10). Para denominar los regímenes, hemos usado: «CMP», para competición, «MUT», para cualquier mutualismo y «ANT», para antagonismo.

3.4.1.1. Distribución de transiciones con $\beta = 0$ y $N = 500$

Cuando $\beta = 0$, nuestro modelo refleja un sistema ecológico donde todos los recursos del entorno son convertidos, de una u otra forma, en metabolitos útiles para los organismos. Esto lo mostramos en la Figura 3.31. Podemos ver que existe una importancia cada vez mayor en las transiciones entre mutualismos, a medida que α toma valores más grandes, lo cual corresponde a la distribución de las regiones permitidas que se generan de r_i y b_{ij} desde los valores de u_i and w , tal como se muestran en la Figura 2.10. Resulta razonable que hayan más transiciones entre mutualismos a medida que α se incrementa, ya que mayores valores de este parámetro permiten a su vez mayores posibilidades de mutualismo. Esto es independiente de la dinámica de ambas poblaciones y de los respectivos parámetros. Sin embargo, existe un consistente minoría de transiciones desde el mutualismo y hacia el antagonismo o competición, que se mantiene por debajo del 4 % de los casos, independientemente del valor de α , sea que este permita

Figura 3.31: Distribución de las transiciones para cada α , $\beta = 0$ y $N = 500$. La mayoría de transiciones se da desde regímenes antagonistas o competitivos hacia mutualistas y solo una minoría corresponden a las transiciones contrarias. Las transiciones entre mutualismos tienden a incrementarse a medida que α aumenta. Las transiciones entre regímenes antagonista y competitivo ocurren muy raramente.

o no una mayor región de posibilidades para estos regímenes, a partir de los valores de u_i, w .

Si vemos todo el cuadro, en la Figura 3.35, considerando todos los valores de α , resulta que cerca del 44% de las veces, las transiciones ocurren de un régimen antagonista o competitivo hacia uno mutualista, sea este obligatorio o facultativo. Hay un 31% de transiciones que se dan entre los mismos mutualismos y un consistente 22% de casos en los que no ocurren transiciones. Esto último no refleja una ausencia absoluta de la dinámica adaptiva, ni del mecanismo evolutivo, sino más bien una permanencia de las poblaciones en aquellos regímenes ecológicos en los que empezaron su relación, dadas las condiciones iniciales. Un muy pequeño porcentaje de los casos refleja una transición desde

cualquier tipo de mutualismo hacia antagonismo o competición, aproximadamente 2.5 % de las veces. Finalmente, hay algunos casos en los que se transita de antagonismo a competición, o viceversa, que abarcan menos del 0.5 % de los casos. El porcentaje de poblaciones que sobreviven es bastante alto, 70.7 %.

3.4.1.2. Distribución de transiciones con $\beta = \alpha$ y $N = 500$

El escenario en que $\beta = \alpha$ ofrece una variación interesante. Hay que recordar que β representa la proporción de compuestos orgánicos que no serán aprovechados por los organismos.

Figura 3.32: Distribución de las transiciones para cada α , $\beta = \alpha$ y $N = 500$. Una gran mayoría de transiciones se dan desde regímenes antagonistas y competitivos hacia mutualistas y solo una minoría de casos van en el sentido contrario, estrictamente limitados a los valores de $\alpha = \{0,1,0,2\}$. Las transiciones entre mutualismos tienden a aumentar a medida que α aumenta. Para $\alpha = 0,4$ no se registraron transiciones, aunque estaban permitidas de acuerdo a las regiones viables que exploramos anteriormente.

El caso $\beta = \alpha$ refleja entonces el hecho de que, de las interacciones, se produce tantos compuestos aprovechables como desperdicios. A pesar de eso, como se puede observar en las distribuciones, no aparecen un cambio muy significativo en las transiciones. De acuerdo con las Figura 3.32, la gran mayoría de transiciones se sigue dando todavía de regímenes antagonistas y competitivos a mutualistas, seguidas de transiciones entre mutualismos. Las transiciones desde el mutualismo hacia el antagonismo o la competición no llegan ni al 4 % de los casos y no se dan siquiera a partir de $\alpha = 0,3$. Cuando $\alpha = 0,2$ se tiene el caso particular de transiciones entre antagonismos —facultativo y obligatorio— o una inversión de roles entre poblaciones. Esto solo ocurre un 0.29 % de las veces. Lo más notorio para este escenario es que a partir de $\alpha = 0,4$ se dejan de observar transiciones, cosa que ocurriría con $\alpha = 0,5$, cuando $\beta = 0$. Eso nos deja este escenario como más restrictivo, cosa que tendremos en cuenta cuando veamos las simulaciones individualmente.

En el balance general, en la Figura 3.35, se puede ver que la transición entre mutualismos es la segunda transición preferente, con alrededor de 26 % de ocurrencias, siendo más significativas las transiciones desde antagonismo y competición hacia mutualismo, un 40 % de las veces. El porcentaje de regímenes cuyas poblaciones sobreviven, sin embargo, es bastante menor que para el caso con $\beta = 0$, 32.8 %.

3.4.1.3. Distribución de transiciones con $\beta = 0$ y $N = 50$

En este caso, cuando $\beta = 0$, un valor de $N = 50$ representa un escenario en el que, de partida, el universo de moléculas o compuestos disponibles para el uso metabólico de los organismos es bastante limitado, aunque la generación de desperdicios es nula. Esto debería ofrecer restricciones relativas a los comportamientos entre las poblaciones y, por tanto, ofrecer un sesgo distinto que el obtenido cuando $N = 500$. Lo que encontramos es que la tendencia de las transiciones desde el antagonismo hacia el mutualismo se ve fuertemente reprimida y, en su lugar, se permiten ahora, mayoritariamente, las transiciones en sentido inverso.

En el caso de $\beta = 0$, podemos ver en la Figura 3.33, que las transiciones desde mutualismo hacia antagonismo empiezan por ser del 0.19 %, cuando $\alpha = 0,1$ y aumentan hasta el 2.03 % cuando $\alpha = 0,3$, hasta bajar a 1.78 % con $\alpha = 0,4$. Por otro lado, las transiciones del mutualismo a la competición tienen una preferencia bastante notoria, empezando por un 13 %, cuando $\alpha = 0,1$ y llegando hasta 72 % con $\alpha = 0,4$. Hay que notar, sin embargo, que la proporción de supervivencia se reduce de 52.9 % cuando $\alpha = 0,1$ a 22.5 % con $\alpha = 0,4$, de modo

Figura 3.33: Distribución de las transiciones para cada α , $\beta = 0$ y $N = 50$. La mayor parte de las transiciones se dan desde el mutualismo hacia la competición, a diferencia de cuando $N = 500$. La segunda transición preferente es del antagonismo a la competición. Los casos en que no hay transición empiezan siendo del 74.7 % para $\alpha = 0,1$ y se reducen hasta el 16.4 % cuando $\alpha = 0,4$.

que los resultados porcentuales podrían tener valores absolutos distintos. Las transiciones entre mutualismos se mantienen en un nivel bastante bajo, siendo siempre menores al 2.5 %, individualmente y menores a 1 % en el balance total, como se muestra en la Figura 3.35. Las transiciones hacia el mutualismo, desde el antagonismo o la competición, no llegan ni al 2.5 % en para ningún α y no pasan del 1.2 % en el balance general. En este, por la distribución de supervivencia, la no transición recoge más del 50 % de los resultados, siendo seguida por la transición de mutualismo a competición, un 33.4 % de las veces.

3.4.1.4. Distribución de transiciones con $\beta = \alpha$ y $N = 50$

En el caso de $\beta = \alpha$, los comportamientos están bastante más limitados, ya que no solo se tienen pocas moléculas disponibles, sino que además, la producción de desperdicios es alta. Esto se puede ver en la Figura 3.34.

Figura 3.34: Distribución de las transiciones para cada α , $\beta = \alpha$ y $N = 10$. La mayor parte de las transiciones se dan desde el mutualismo hacia la competición y la segunda transición preferente, muy por debajo de la primera, es desde antagonismo hacia competición. No se registraron transiciones hacia el mutualismo en ninguno de los casos. Cuando $\alpha = 0,4$, todas las poblaciones se extinguieron.

En este escenario, que como vimos en el caso de $N = 500$ era más restrictivo, no tenemos ningún caso de transición hacia el mutualismo y las transiciones de hecho se reducen a solo la competición, cuando $\alpha = \{0,2, 0,3\}$. Cuando $\alpha = 0,1$ tenemos solo un 0.21 % de casos que van de mutualismo a antagonismo. Y, en el caso en que $\alpha = 0,4$, no solo no hay transiciones, sino que todas las poblaciones se extinguen. En el balance general, los casos sin transición aumentan del 50.3 % que se tenía con $\beta = 0$, a un 72.1 % como puede verse en la Figura 3.35.

Asimismo, las transiciones desde el mutualismo a la competición se reducen al 21 %, respecto del caso $\beta = 0$, así como las transiciones desde el antagonismo, que se reducen a casi 7 %.

Figura 3.35: Distribución de las transiciones considerando todos los valores de α juntos, ambos valores de β y ambos valores de N . Cuando $N = 500$, la mayoría de las transiciones son hacia o entre mutualismos, mientras que para $N = 50$, la mayoría de transiciones se dan hacia la competición, ya sea desde el mutualismo o desde el antagonismo. La diferencia entre $\beta = 0$ y $\beta = \alpha$ se manifiesta en la reducción de poblaciones supervivientes, aunque se mantienen las tendencias generales que hay en las transiciones.

3.4.2. Catálogo de transiciones simuladas

Entre todas estas transiciones observadas, sintetizadas en los diagramas de la sección anterior, hemos podido observar comportamientos de toda índole. Dado que las poblaciones son lo que puede observarse directamente, a nivel ecológico, hemos clasificado los comportamientos de acuerdo con lo que ocurre con ellas. La mayoría de los casos se tiene comportamientos de incremento monótono en las poblaciones, pero ocasionalmente hay algunos casos en los que aparecen oscilaciones transitorias. Estas oscilaciones a veces reflejan transiciones ecológicas temporales hacia otros regímenes, pero en otras ocasiones solo reflejan cambios grandes en los valores de los parámetros, sin estar asociados a una transición. Podemos ver que, una vez que los parámetros u_i alcanzan su valor máximo (N), o mínimo (0), el sistema se estabiliza. Se dice que ahí se alcanza una estrategia evolutiva estacionaria.

(a) Dinámica de r_i y b_{ij}

(b) Poblaciones estacionarias

(c) Dinámica de m_{ij} y w (d) Dinámica de n_{ij} y w

Figura 3.36: Caso 1, poblaciones crecientemente monótonas. Transición típica desde una competición hacia un mutualismo obligado-facultativo. Nótese que ambos b_{ij} son inicialmente negativos, pero se vuelven positivos, así como el r_1 empieza siendo positivo y termina negativo. El eje horizontal representa el tiempo en escala evolutiva. En este caso, $\alpha = 0,1$.

(a) Dinámica de r_i y b_{ij}

(b) Poblaciones estacionarias

(c) Dinámica de m_{ij} y w (d) Dinámica de n_{ij} y w

Figura 3.37: Caso 2, poblaciones con oscilaciones transitorias crecientemente monótonas. Esta es otra transición desde un régimen competitivo hacia un mutualismo obligatorio-facultativo. En este caso, ambos b_{ij} se fijaron negativos al inicio, pero se volvieron positivo, así como r_1 empezó siendo positivo y término siendo negativo. El eje horizontal representa el tiempo en escala evolutiva. En este caso, $\alpha = 0,2$.

Figura 3.38: Caso 3, poblaciones con oscilaciones transitorias crecientemente monótonas y un régimen intermedio. Esta es una transición peculiar entre regímenes mutualistas ya que ambas poblaciones empiezan como mutualistas facultativo-facultativo para luego terminar en una relación de mutualismo facultativo-obligatorio. Sin embargo, en el proceso de transición, hay un punto en el que ambas poblaciones pasan por antagonismo y competición. Es notorio también que las poblaciones estacionarias se reducen durante este periodo intermedio, aunque ambas aumentan al final a valores mayores que los del inicio. El eje horizontal representa el tiempo en escala evolutiva. En este caso, $\alpha = 0,3$.

(a) Dinámica de r_i y b_{ij}

(b) Poblaciones estacionarias

(c) Dinámica de m_{ij} y w (d) Dinámica de n_{ij} y w

Figura 3.39: Caso 4, poblaciones con grandes oscilaciones transitorias crecientemente monótonas. Esta es una transición hacia un régimen de competición, pasando primero por uno antagonista. Ambas poblaciones empiezan como mutualistas facultativo-facultativo, incrementan sus poblaciones y sus parámetros, en un inicio, pero luego estos últimos se reducen y se hacen negativos. Hay un incremento rápido de la población estacionaria de una de las poblaciones, pero cuando el régimen se vuelve competitivo, esta población se reduce a un valor menor al de la otra. El eje horizontal representa el tiempo en escala evolutiva. En este caso, $\alpha = 0,4$.

Figura 3.40: Caso 5, poblaciones con grandes oscilaciones transitorias crecientemente monótonas y un régimen intermedio. En este caso, las poblaciones empiezan en un régimen antagonista, luego invierten los roles momentáneamente para luego volverse mutualistas nuevamente. El tipo de mutualismo es obligatorio-facultativo. Al inicio, hubo un incremento rápido de una población estacionaria, pero cuando los regímenes se intercambiaron, dicha población se redujo, incluso a valores por debajo de la otra. Luego, ambas aumentaron sus tamaños y volvieron a cambiar de lugar. El eje horizontal representa el tiempo en escala evolutiva. En este caso, $\alpha = 0,4$ nuevamente.

3.4.3. Comparación con transiciones documentadas

A continuación, presentamos una serie de casos bastante estudiados sobre sistemas ecológicos que muestran transiciones desde un régimen hacia otro. Todos estos ejemplos han sido postulados como transiciones evolutivas, ya sea porque se ha llegado a esto por conclusiones experimentales o por análisis filogenéticos. Se ha establecido una analogía, en cada caso, con alguno de los ejemplos del catálogo de comportamientos. Se indicará entre paréntesis la transición documentada, haciendo referencia a los regímenes tal y como fueron descritos en la Tabla 1.1. El superíndice ^x se usará para referir los casos en los que haya habido una posible extinción de la especie involucrada. La lista ha sido construida principalmente sobre la base de la revisión hecha por Sachs y Simms [2006], debidamente revisada y extendida con algunas otras referencias.

1. X-bacteria y *Amoeba proteus* (OPP→OOM), que constituye un caso paradigmático de endosimbiosis. La bacteria infectó, en una primera instancia, una población de amebas, matando a la gran mayoría de estas. Luego de algunas pocas generaciones, las descendencia de las amebas sobrevivientes desarrolló una dependencia obligada a las bacterias. K.W. Jeon reportó este peculiar caso, primero en 1967 [Jeon y Lorch, 1967], mostrando más adelante la profunda conexión existente entre ambas especies, como mutualistas obligados [Jeon, 1992, 1995].
2. Yucas y polillas de la yuca (OOM→OPP), que forman un sistema de polinización-depredación (*nursery pollination*) entre los miembros de la familia de plantas Asparagaceae y las polillas de la yuca, insectos del orden de los lepidópteros. Pellmyr et al. [1996] mostraron, a través del análisis filogenético, que era posible que hubiesen aparecido explotadores (*cheaters*), especies depredadores de polillas que se aprovecharan de las plantas sin reportales ningún beneficio, al menos dos veces durante la historia natural del género *Tegeticula*, cuyas especies se volvieron mutualistas obligadas de las plantas, como polinizadores, hace mucho tiempo.
3. Higueras y avispas de los higos (OOM→OPP), un sistema de mutualismo obligado-obligado bastante conocido y que se reconoce que existió desde hace, por lo menos, 90 millones de años [Machado et al., 2001]. Machado et al. [2001] condujeron un análisis filogenético que llevó a la conclusión de que la especie de avispas *Ceratosolen galili* —que pertenece a un género más grande de avispas polinizadoras activas— había perdido su comportamiento polinizador y se había convertido en parásito de las higueras.

Aunque la polinización de las avispas de los higos puede ser activa o pasiva, dependiendo de si el polen es llevado en el cuerpo cuando la avispa se arrastra fuera de su higo «cuna», o depositado intencionalmente dentro de los receptáculos [Jousselin et al., 2004], las avispas dependen obligadamente de los higos para completar su desarrollo.

4. Mariposa «hormiguera de lunares» y hormigas (FFM→FPP→FFM), forman una serie de relaciones entrecruzadas, que van desde el mutualismo más facultativo hasta el comportamiento parasítico. Las hormigas *Myrmica* recogen a las larvas de la mariposa del suelo y las llevan dentro del hormiguero, donde las larvas se alimentan directamente de los huevos de las hormigas, son alimentadas por las hormigas obreras o se alimentan directamente de las presas capturadas por estas. Las hormigas, como contraparte de esta relación, se alimentan de la excreciones azucaradas y ricas en carbohidratos de las larvas. Als et al. [2004] mostraron que dentro del taxón más amplio de las mariposas que mantienen la relación mutualista facultativa-facultativa con las hormigas, habían dos géneros (*Maculinea* y *Phengaris*) que habían evolucionado a tener una relación parasítica con las hormigas. Y mostraron también, que dentro de uno de estos géneros (*Maculinea*), habían algunas especies que habían vuelto a tener una relación mutualista facultativa con las hormigas. El análisis filogenético que mostraron se realizó con un total de 47 especies. Este caso se puede ver simulado en la Figura 3.42 y representado en la Figura 3.41.
5. Hormigas y áfidos (FPP→OFM→FFM/COM, FPP→FFM→OFM/COM), de distintos géneros, tienen relaciones que van desde el mutualismo hasta el comensalismo. Shingleton y Stern [2002] mostraron que, luego de conducir análisis filogenéticos en 15 especies de áfidos del género *Chaitophorus*, la relación entre las hormigas y estos podría haber cambiado, al menos, unas cinco veces a lo largo de su historia natural. Hasta donde se sabe, no existe consenso acerca de si la relación ancestral mutualista entre estas dos especies fue facultativa u obligatoria, para una o para ambas. Parece razonable suponer que antes de cualquier relación mutualista, hubo una relación antagonista, de depredación de las hormigas hacia los áfidos, ya que este comportamiento se observa actualmente en todas las especies de hormigas y se ha probado que es un comportamiento, tan efectivo como dependiente de las condiciones ambientales [Sakata, 1994, Stadler y Dixon, 2005, Offenberg, 2001]. Este caso se puede ver simulado en la Figura 3.43 y representado en la Figura 3.41.

6. Hormigas *Attini* y hongos (FPP→OFM,COM→OFM), los cuales forman relaciones mutualistas que van hasta el mutualismo obligado-obligado, en las formas más sofisticadas de *agricultura* mirmecológica —aunque Tânia Nobre y Aanen [2010] indican que incluso los simbiontes fúngicos en estos sistemas ocasionalmente pueden reproducirse de forma sexual—, hasta obligado-facultativo, para los hongos, donde estos son capaces de vivir sin la relación con las hormigas, aunque lo contrario no sea posible [Schultz y Brady, 2008, Currie et al., 2003]. Muchas hipótesis han sido propuestas para explicar el origen evolutivo de la relación entre los hongos y las hormigas del género *Attini*. De acuerdo con Mueller et al. [2001], incluso cuando la hipótesis más aceptada sea que los hongos eran parte de la dieta ancestral de las hormigas —lo que podría constituir una relación antagonista—, también es plausible que haya existido una relación neutral, donde las hormigas hayan funcionado más como un vector de transporte de los hongos y que esta sea la explicación más viable. En este último caso, la relación ancestral entre estas especies sería comensalista, en lugar de antagonista. Este caso se puede ver simulado en la Figura 3.44 y representado en la Figura 3.41.
7. Termitas de la subfamilia Macrotermitinae y hongos (FPP→OOM), los cuales forman una relación mutualista similar a la de las hormigas *Attini*, aunque con algunas diferencias importantes. De acuerdo con Tânia Nobre y Aanen [2010] y Aanen et al. [2002], tanto los hongos como las termitas se encuentran en una relación mutualista obligatoria-obligatoria y se necesitan mutuamente para poder sobrevivir y reproducirse. De acuerdo con Margulis y Sagan [2002], es plausible suponer que el origen de la relación mutualista entre termitas y hongos se deba a un proceso infeccioso —un proceso de infestaciones masivas— a través de las esporas de los hongos, en los sistemas digestivos de las termitas, que llevó eventualmente a que estas últimas se defendieran «domesticándolos» y controlando su crecimiento, evitando que pasen a la fase reproductiva sexual, que es cuando los hongos producen esporas.
8. Plantas *Monotropa* y hongos (OFM→FPP), donde todas las especies de la subfamilia Monotropoideae parasitan las micorrizas que, por su cuenta, forman una relación mutualista facultativa-facultativa con el resto de plantas de la familia Ericaceae. Bidartondo y Bruns [2001] condujeron un análisis filogenético que los llevó a concluir que ciertos linajes de estas plantas dependían específicamente de diferentes linajes de hongos, lo que refleja una rápida diferenciación de grupos similares, como los arbutoides

y pyroloides, que forman una relación mutualista facultativa con aquellos hongos que las plantas *Monotropa* parasitan.

9. Dinoflagelados *Zooxanthellae* y octocorales (FFM→COM, COM→FFM), que forman una relación mutualista ancestral donde los dinoflagelados contribuyen a la generación energética de los invertebrados, al hospedarse dentro de estos [Oppen et al., 2005]. No se sabe claramente si la relación ancestral fue mutualista o comensalista, lo que impide definir claramente qué transiciones se han dado, por formación o rompimiento, hacia la relación mutualista facultativa actual. Oppen et al. [2005] mostraron que existe suficiente evidencia para sostener que se ha dado una transición FFM→COM, al menos dentro de la familia de octocorales Melithaeidae.
10. Dinoflagelados *Zooxanthellae* y anémonas *Anthopleura* (FFM→COM→FFM), son dos géneros de organismos que forman una relación similar a la anterior descrita. Geller y Walton [2001] infieren al menos dos orígenes independientes para la relación mutualista facultativa entre estos organismos. Uno de estos orígenes posiblemente apareció dentro de un grupo de las anémonas que había perdido previamente la relación y se volvió comensalista de las algas. Incluso considerando este caso específico, los autores indican que muchas especies de las anémonas de mar parecen haber perdido sus relaciones mutualistas con las algas en algún momento.
11. Algas *Gymnodinium* e invertebrados (FFM→COM), donde las algas proveen el suministro energético y los invertebrados marinos actúan como anfitriones protectores. Wilcox [1998] muestra, a través de un análisis filogenético, que *Gymnodinium* es un género que incorpora tanto especies mutualistas como independientes (comensalistas), aunque todas descenden de un ancestro común simbiótico.
12. Protistas de los géneros *Entamoeba* y *Trypanosoma*, junto a sus respectivos organelos (OOM→COM^x), que constituyen casos excepcionales de pérdida de endosimbiontes. Clark y Roger [1995] reportaron que la especie *Entamoeba histolytica* muestra evidencias de la presencia de mitocondrias que ya no están (*mitochondrial relics*), lo que significa que estos protistas han perdido dichos organelos, contrario a lo que antiguamente se pensaba, de que constituían una rama temprana del linaje eucariótico. Hannaert et al. [2003] reportaron que dos géneros de la familia Trypanosomatidae, *Trypanosoma* y *Leishmania*, adquirieron sus plástidos por endosimbiosis, probablemente de algas mutualistas, que luego perdieron, dejando solamente algunos genes dentro de los cinetoplastos.

13. Árboles *Macaranga* y hormigas (OOM→FFM/COM), principalmente del género *Crematogaster*, con quienes forman una relación mutualista obligada muy especializada, en la que las hormigas proveen de protección a la planta a cambio de tener lugares de anidamiento. Blattner et al. [2001] condujeron un análisis filogenético donde concluyeron que hay solo un único origen evolucionario de este mutualismo obligatorio-obligatorio entre plantas y hormigas, por lo menos un caso de reversión hacia una relación comensalista —i.e. una pérdida de la codependencia— y una reversión hacia el mutualismo facultativo, donde la especificidad entre especies se terminó perdiendo.
14. Algas y hongos Ascomycota (FFM→COM), que no forman líquenes y han sido reportados por Lutzoni et al. [2001] como descendientes de ancestros simbióticos que sí los forman. Los líquenes son asociaciones simbióticas donde tanto las algas como los hongos actúan casi como si fueran un mismo organismo, como una planta, estando profundamente interconectados. Aunque se cree que la evolución de la simbiosis liquenosa ha aparecido en múltiples ocasiones de forma independiente [Divakar et al., 2015], nunca ha sido posible trazar una ruta específica para esta formación, no al menos con total certeza. La simbiosis liquenosa puede haberse formado desde una relación comensalista, hasta desde una relación antagonista (parásita) entre las algas y los hongos, pero no es posible saberlo ya que hongos no liquenosos obtienen sus nutrientes tanto de forma independiente, como parasitando líquenes, como siendo meros comensalistas de estos [Lutzoni et al., 2001].
15. Bacterias *Wolbachia pipientis* y nemátodos filiares (OOM→COM^x), los cuales forman una conocida relación mutualista obligatoria, en la que la bacteria es requerida necesariamente para el desarrollo y reproducción de los nemátodos [Casiraghi et al., 2004]. Sin embargo, se ha reportado evidencia que muestra que *W. pipientis* está ausente en algunas especies de nemátodos, indicando una posible pérdida de sus simbiosiontes en algún momento en la evolución de sus linajes [Casiraghi et al., 2004].
16. Hongos y plantas (COM→FFM→COM), donde se forman micorrizas, un sistema simbiótico donde los hongos proveen de agua y algunos nutrientes a la planta, a través de sus raíces, a cambio del suministro de carbohidratos que provee la planta. Hibbett et al. [2000] condujeron un análisis filogenético que les llevó a concluir que las asociaciones micorrícicas evolucionaron de manera independiente en varias ocasiones, desde relaciones

comensalistas. Posiblemente se han dado varias reversiones, a lo largo del tiempo, en las cuales los hongos retornaron a su estilo de vida saprofito.

17. Angiospermas e insectos polinizadores (OFM→FFM/COM→OFM), que forman una relación mutualista que puede variar desde obligatoria hasta facultativa o incluso comensalista, dependiendo del grado de dependencia que las plantas tengan con los insectos. Culley et al. [2002] presentaron un análisis filogenético que muestra que la anemofilia —la condición en la cual las plantas no requieren de polinizadores, ya que recurren al viento para ello— puede haber evolucionado entre las angiospermas que se polinizan por medio de insectos. Algunas familias, como Fagaceae y Elaeagnaceae presentan ambos tipos de polinización. Algunos casos, como la especie *Schiedea lydgatei* y todos los miembros del género *Ficus* presentan polinización por medio de insectos y la evidencia sugiere que han habido reversiones hacia la anemofilia [Culley et al., 2002]. Este caso se puede ver simulado en la Figura 3.45 y representado en la Figura 3.41.

Figura 3.41: Casos ecológicos que se discuten en las Figuras 3.42 a 3.45. Imagen superior izquierda, hormigas *Myrmica kotokui* cuidan de las larvas de la mariposa «hormiguera de lunares» *Phengaris sp.* (foto: T. Komatsu). Imagen superior derecha: hormiga alimentándose de un áfido (especies sin identificar, foto: Charles Chien). Imagen inferior izquierda: Hormiga *Atta cephalotes* cuidando su cultivo de hongos, que se encuentran descomponiendo madera (foto: Alex Wild). Imagen inferior derecha: Agaónidos -himenópteros- alrededor de un fruto de *Ficus sp.* (foto: Gregory G. y Mary Beth Dimijian).

(a) Dinámica de r_i y b_{ij}

(b) Poblaciones estacionarias

(c) Dinámica de m_{ij} y w (d) Dinámica de n_{ij} y w

Figura 3.42: Simulación equivalente a caso ecológico: Hormiguera de lunares y hormigas. Este caso se asemeja bastante a la historia evolutiva de las mariposas conocidas como «hormigueras de lunares» y sus correspondientes hormigas simbióticas. Las poblaciones empiezan siendo mutualistas facultativa-facultativa. Una de las poblaciones —las hormigas, que aquí son la población X_2 — empiezan a ser depredadas por la otra —las mariposas, que aquí son la población X_1 —, aunque con el paso del tiempo, ambas regresan a un régimen de mutualismo facultativo-facultativo y se estabilizan con poblaciones estacionarias algo mayores que al inicio. Esto ocurre, efectivamente, con algunas especies de la «hormiguera de lunares», como contaremos luego. El eje horizontal representa el tiempo en escala evolutiva. En este caso $\alpha = 0,1$.

(a) Dinámica de r_i y b_{ij}

(b) Poblaciones estacionarias

(c) Dinámica de m_{ij} y w (d) Dinámica de n_{ij} y w

Figura 3.43: Simulación equivalente a caso ecológico: Hormigas y áfidos. Este caso refleja lo que ocurre con la historia evolutiva de las hormigas y los áfidos, en una de sus posibles interpretaciones (hay más de una, ver más adelante). Una de las poblaciones, los áfidos —aquí, X_1 — empiezan siendo depredadas por la otra, las hormigas —aquí, X_2 —. Las poblaciones se vuelven luego mutualistas facultativo-facultativo y luego una de ellas, los áfidos en este caso, se vuelven dependientes de la otra población, tornando el sistema en un mutualismo obligatorio-facultativo. El eje horizontal representa el tiempo en escala evolutiva. En este caso, $\alpha = 0,3$.

(a) Dinámica de r_i y b_{ij}

(b) Poblaciones estacionarias

(c) Dinámica de m_{ij} y w (d) Dinámica de n_{ij} y w

Figura 3.44: Simulación equivalente a caso ecológico: Hormigas Attini y hongos. Este caso refleja la historia evolutiva de las hormigas Attini y los hongos con los que forman relaciones mutualistas. Las poblaciones empiezan siendo mutualistas facultativo-facultativo. Aunque este caso se reconstruya, según la bibliografía, como una transición que parte desde el antagonismo hacia el mutualismo obligatorio-facultativo, aquí hemos usado este ejemplo para mostrar la inversión en el rol de una de las poblaciones —en este caso los hongos o X_2 — que empieza siendo depredada y luego se vuelve la parte facultativa del binomio mutualista obligatorio-facultativo, mientras que la otra población —las hormigas, o X_1 —, empiezan siendo un depredador facultativo y terminan siendo la parte obligatoria de la relación mutualista. El eje horizontal representa el tiempo en escala evolutiva. En este caso, $\alpha = 0,3$.

(a) Dinámica de r_i y b_{ij}

(b) Poblaciones estacionarias

(c) Dinámica de m_{ij} y w (d) Dinámica de n_{ij} y w

Figura 3.45: Simulación equivalente a caso ecológico: Angiospermas e insectos polinizadores. Este caso representa el de las plantas angiospermas y su historia evolutiva con los insectos polinizadores. Las poblaciones empiezan siendo mutualistas, una obligatoria —las angiospermas, o X_2 — y la otra facultativa —los insectos, o X_1 —. Hay una breve transición de las plantas hacia volverse mutualistas facultativas de los insectos, que corresponde al momento en su historia natural donde desarrollan mecanismos como la polinización aérea como un mecanismo alternativo, pero luego, las poblaciones regresan al mismo régimen en el que empezaron, pero con una mucho mayor dependencia de las plantas hacia los insectos. El género *Ficus* es un excelente ejemplo de esto último. El eje horizontal representa el tiempo en escala evolutiva. En este caso, $\alpha = 0,4$.

Capítulo 4

Discusión y conclusiones

A continuación, presentaremos la discusión y conclusiones de toda la tesis, dividiéndolas por sección y de acuerdo con cómo los temas han sido desarrollados en los capítulos anteriores. Esto dará mayor claridad a la importancia de nuestros resultados, pues permitirá que estos se lean con un orden, identificable con cada una de las secciones de los capítulos anteriores.

4.1. Sobre el modelo generalizado

El principal beneficio de nuestro modelo generalizado, Ec. (2.2), es que se puede usar para describir cualquier tipo de régimen ecológico y que lleva, además, un mecanismo de saturación propio que evita la llamada «*orgy of mutual benefaction*» de May [1981]. Stucchi et al. [2019] mostraron que, usando este modelo generalizado, es posible identificar el rol de los parasitoides en un sistema de polinización-depredación, lo que se ha descrito en la sección 3.3.2. La posibilidad de modelar todas las interacciones interespecíficas por medio de una misma función de respuesta permitió no solamente una interpretación limpia de los parámetros de todo el sistema, sino también una forma de compararlos sin ambigüedad.

El modelo generalizado que se ha mostrado aquí usa un término de saturación tipo Verhulst no solo para las interacciones con el entorno, sino también para las interacciones intraespecíficas e interespecíficas. Sáez et al. [2014] mostraron que los abejorros *Bombus terrestris*, cuando constituyen una población numerosa, pueden dañar las flores de *Rubus idaeus*, reduciendo los beneficios

asociados a su relación mutualista. Cushman y Addicott [1989], al estudiar a las hormigas y áfidos, diferenciaron el rol mutualista de la relación como limitante o limitado, i.e. como un beneficio que se reduce en presencia de muchos individuos semejantes, o como un beneficio que se reduce en ausencia de los mutualistas. Ellos mostraron que los homópteros compiten intraespecíficamente e interespecíficamente por la atención de las hormigas y estas competencias eran tanto indirectas, explotadoras como preventivas. Esos son justamente los términos $-c_i b_{ij} X_j X_i$, que saturan las interacciones de los áfidos con las hormigas o con otras subpoblaciones de áfidos.

Actualmente hay algunos trabajos que modelizan las transiciones ecológicas entre regímenes antagonistas a mutualistas, limitados todos por el hecho de que deben lidiar con funciones matemáticas distintas para modelar el antagonismo y el mutualismo [Yukalov et al., 2012, Neuhauser y Fargione, 2004, Kéfi et al., 2016]. Estos modelos incluyen cambios que aparecen gradualmente desde un régimen a otro, pero tratan las transiciones solo de una forma descriptiva. Por otro lado, la adaptación de las especies suele ser modelada a través de sistemas donde los parámetros tienen una dinámica propia, pero estos modelos suelen estar limitados a un régimen ecológico específico, ya sea antagonista o mutualista [Dieckmann y Law, 1996, White y Bowers, 2005, Holland et al., 2004]. De todas formas, de ser posible definir la dinámica de estos parámetros en modelo de interacciones ecológicas general, esto podría ser capaz de reflejar una visión más profunda de la naturaleza, una donde la ecología se encuentre con la evolución. Esto ha sido justamente lo que ha llevado al desarrollo de la parte evolutiva en este modelo, a través de la dinámica adaptiva y cuyos resultados se han presentado en el Capítulo 3.4.

Por otro lado, aunque las interacciones intraespecíficas de cooperación y competición son bastante conocidas en los sistemas ecológicos, desde aquellos de los insectos sociales hasta el de las comunidades microbianas, usualmente han sido ignorados en el modelado de la dinámica de poblaciones, la cual ha estado enfocada principalmente en las interacciones de las poblaciones con su entorno, o con otras especies (i.e. interacciones interespecíficas). Sobre esto, Turchin [2003] desarrolla una secuencia histórica bastante ilustrativa. Las relaciones intraespecíficas han sido usualmente entendidas solo como indirectas, es decir, como la saturación causada en una población, por los miembros de ella misma, de los recursos del ambiente, ya se dé un modo explotador o preventivo [Gaxiola y Armesto, 2012]. Hemos mostrado que, incorporando las interacciones intraespecíficas directas, ya sean cooperativas o competitivas, se pueden obtener nuevas soluciones estacionarias en el modelo de dinámica poblacional, de forma que la estabilidad del sistema puede cambiar drásticamente por su presencia.

4.1.1. Cooperación y el Efecto Allee

Se ha mostrado cómo, para el caso de una especie, la cooperación puede revertir las dificultades que ofrece un entorno hostil, permitiendo una solución estable y positiva (véase la Figura 2.1) más allá de una población crítica, lo cual refleja el fenómeno conocido como Efecto Allee. Stephens et al. [1999] definen el efecto Allee como una influencia positiva entre la función de respuesta —*fitness* en este contexto— y la población. Aunque los autores diferencian entre los efectos causados individual y demográficamente, aquí se ha mostrado que esta distinción en realidad solo muestra dos caras del mismo fenómeno. El efecto Allee causado individualmente corresponde al término de interacción intraespecífico, $b_{ii}X_i$ en la Ec. (2.2) y el efecto Allee causado demográficamente corresponde a los términos de saturación, $c_i b_{ii}X_i$ también en la Ec. (2.2). La población crítica corresponde al equilibrio inestable que divide la eventual extinción de la supervivencia de la especie [Stephens et al., 1999]. Odum y Allee [1954] también dividieron el efecto Allee en una parte de cooperación a una de *desoperación* (*disoperation*), una división que puede ser vista como aquella que provoca el máximo de la Ec. (2.7) (véase la Figura 2.1).

4.1.2. Cooperación y su influencia en las interacciones interespecíficas

Se ha visto que las interacciones intraespecíficas beneficiosas pueden compensar o potenciar las relaciones interespecíficas, sean estas mutualistas o antagonistas (véase las Figuras 3.4, 3.6, 3.7, 3.8 y 3.12). La cooperación dentro de una misma población es comúnmente entendida desde la selección por parentesco (*kin selection*) [Sachs et al., 2004], o desde la similitud fenotípica, sin importar el parentesco (directo o ancestral) [Riipi et al., 2001]. Esta afinidad puede reflejar los beneficios que le reporta a las comunidades gregarias dicho comportamiento contra la depredación y no solo porque se pueda promover con mayor facilidad el aprendizaje de mecanismos de defensa o evasión, sino por el desarrollo del aposematismo, el mecanismo que hace que las potenciales presas alerten de características venenosas o contraproducentes para el depredador [Riipi et al., 2001]. Un término $-c_i b_{ij}X_jX_i$ positivo compensa un $b_{ij}X_j$ negativo, en la Ec. (2.2) y corresponde justamente a un efecto de saturación interespecífica.

Pero la cooperación puede ser también directa, que es lo que ocurre justamente en las especies con poblaciones sociales o eusociales —o jerárquicas, con división de trabajo—. Aunque los beneficios de la socialidad son bastan-

te conocidos (véase por ejemplo Wilson [1971]), los beneficios relativos de la cooperación que podría haber entre especies muy cercanas han sido estudiados en algunos casos específicos, mostrando que cuanto más cooperativa es una especie, más compleja es su estructura y mayor tiende a ser su población [Nandi et al., 2013]. Los resultados que aquí se han presentado muestran que en los regímenes mutualistas, la cooperación tiende a incrementar el tamaño de las poblaciones estacionarias (véase la Figura 3.8) o a incrementar la rapidez de convergencia hacia estas. En los regímenes competitivos o antagonistas, (véase las Figuras 3.4, 3.6 y 3.7), la cooperación tiende a compensar los efectos negativos de la interacción interespecífica e incluso puede revertirlos. Cualquier actitud colectiva de una manada o un rebaño, sea defensiva u ofensiva, es un buen ejemplo de estos resultados [Rubenstein, 1978, Berger, 1979].

4.1.3. Competición y su influencia en las interacciones interespecíficas

Se ha mostrado que las interacciones intraespecíficas competitivas reducen la aptitud (*fitness*) de las poblaciones y pueden, en casos extremos, llevar a la extinción (véase las Figuras 3.7, 3.9, 3.11 y 3.12). La competición intraespecífica directa puede extenderse desde aquella debida a la territorialidad hasta la más agresiva, la que provoca la muerte o incluso, la depredación —o canibalismo— de otros individuos de la misma población [Polis, 1981]. Es sabido que la competición intraespecífica puede llegar a sobrepasar con creces los efectos de la competición interespecífica y el mutualismo en los microbios [Foster y Bell, 2012], en los peces [Thompson, 2005], en los gusanos poliquetos y crustáceos [Addicott, 1985], y sus efectos se han medido para muchas otras especies (véase el meta-análisis realizado por Gurevitch et al. [1991]). De todas formas, los efectos de la competición intraespecífica también podrían actuar como un mecanismo regulatorio. Polis [1981] mostró que la depredación intraespecífica actúa de un modo retroalimentativo: poblaciones más numerosas reducen los recursos disponibles para los individuos, reduciendo por tanto sus tasas de crecimiento y promoviendo la aparición de individuos más pequeños o débiles. Estos resultan ser presas más fáciles de ser cazadas y consumidas, lo que incrementa el nivel de comida disponible per cápita, tanto por la reducción de la población, como por la saciedad de los individuos caníbales. Wise [2006] mostró que el canibalismo en arañas puede actuar como un mecanismo regular que afecta incluso la estructura de las cadenas tróficas.

Lorenz [1978] mostró que cualquier interacción intraespecífica agresiva puede servir para promover la dispersión de los individuos de una población a lo

largo y ancho de todo el territorio disponible. Este comportamiento refleja un mecanismo inhibitor, mientras que la cooperación intraespecífica actúa como un mecanismo autocatalítico, como se ha visto en la Sección 2.3.5. Bajo ciertas condiciones de difusión adecuadas, se ha demostrado que esta interacción entre un efecto inhibitor y uno autocatalítico propicie la aparición de patrones espaciales, a través de la inestabilidad de Turing.

4.1.4. Propiedades espaciales del modelo

Aquí hemos estudiado la generación de patrones de Turing a partir de las interacciones intraespecíficas directas, las cuales usualmente han sido ignoradas en los modelos ecológicos o colocadas ad hoc para estudiar casos específicos. Lorenz [1978] observó que, entre las especies animales, las interacciones intraespecíficas directas actúan como mecanismos inhibidores o autocatalíticos. Cuando los individuos de una misma población se comportan de manera agresiva entre ellos, este comportamiento promueve su dispersión a lo largo de todo el territorio que tengan disponible. Por otro lado, si los mismos individuos cooperan, aparecen comportamientos gregarios. Cuando las poblaciones están involucradas dentro de un sistema ecológico, ambos mecanismos pueden acoplarse y promover la generación de inestabilidades causadas por difusión.

En esta tesis hemos mostrado que las interacciones intraespecíficas directas en un sistema antagonista pueden provocar inestabilidades causadas por difusión. Estas interacciones intraespecíficas pueden ser positivas —cooperación— como negativas —competencia— y pueden actuar en los depredadores, como en las presas, así como pueden ser directas, manifestándose como una interacción activa, o indirectas, actuando como una saturación. Esto significa que la inestabilidad causada por difusión no está limitada a los casos descritos en Segel y Jackson [1972], Bartumeus et al. [2001], McGehee y Peacock-López [2005], McGehee et al. [2008], Alonso et al. [2002], Sun et al. [2009].

En ausencia de interacciones intraespecíficas directas, la saturación que actúa en las presas respecto de su relación con el entorno puede causar inestabilidad por difusión, siempre que se cumpla la Ec. (2.26). Este mecanismo lleva a un escenario de presas autocatalíticas. No existe un mecanismo equivalente para los depredadores. Cuando las interacciones intraespecíficas directas están presentes, los patrones de Turing pueden aparecer tanto con presas autocatalíticas, como con depredadores autocatalíticos, siempre que se cumplan las condiciones presentadas en las Ecuaciones. (2.27)–(2.32), lo que permite que las poblaciones sean cooperativas o competitivas, independientemente del escenario.

Hemos mostrado con simulaciones numéricas que las inestabilidades produ-

cen patrones espaciales, que pueden ser idénticos para ambas especies, en el escenario de las presas autocatalíticas, como se ve en la Figura 3.18, o pueden ser patrones inversos, como ocurre en el escenario de los depredadores autocatalíticos, que mostramos en la Figura 3.20.

Dado que los modelos ecológicos lidian con organismos vivos y estos habitan en espacios y dominios espaciales, los patrones que pueden aparecer provocados por mecanismos de difusión son relevantes para entender el comportamiento de las poblaciones. Como Lorenz [1978] ha señalado, el comportamiento intraespecífico es un mecanismo bastante bien conocido de dispersión y concentración de individuos. Por lo tanto, la formación de patrones que se genera a partir de las interacciones intraespecíficas directas debería ser considerada como parte de los comportamientos ecológicos que las poblaciones muestran entre sus interacciones.

4.2. Sobre la aplicación del modelo general a un sistema ecológico

Se ha usado un sistema de ecuaciones diferenciales basado en el modelo generalizado presentado en la Ec. (2.2) para simular un sistema biológico complejo, con mutualismo facultativo, mutualismo obligatorio y antagonismo. Estas interacciones ecológicas pudieron ser introducidas en el modelo simplemente modificando el signo de los parámetros. Dado que los parámetros biológicos han sido fácilmente identificables en el modelo, se ha podido simular satisfactoriamente un sistema ecológico con dos especies que se relacionan de forma antagonista y mutualista, a lo largo del continuo de una interacción, para luego predecir el rol de una tercera especie, parasitoide, sobre la estabilidad del sistema.

Estudios anteriores sugerían que los parasitoides podían actuar como mecanismos reguladores que previnieran que las poblaciones de los depredadores de semillas crezcan de forma arbitraria y perjudiquen, de esa forma, las poblaciones de las plantas, llevándolas —o acercándolas siquiera— al límite de la extinción [Force y Thompson, 1984, Crabb y Pellmyr, 2006, Nunes et al., 2018, Elzinga y Bernasconi, 2009]. Sin embargo, esto se hizo basándose en estudios de observación y no ha sido explorado nunca con poblaciones experimentales ni por medio de simulaciones. La efectividad de los parasitoides como un mecanismo regulador depende no solo del tamaño de su población, sino también de la intensidad del daño que causa sobre la especie polinizadora-depredadora. En este modelo, estas interacciones fueron representadas por el parámetro b_{34} ,

que medía el número de polillas eliminadas por cada parasitoide, por unidad de tiempo. Este parámetro fue cuidadosamente estimado a partir de los datos existentes, considerando el tiempo de desarrollo de las larvas de las polillas, la probabilidad de que coincidan una larva y un parasitoide, a lo largo del año, el número de larvas promedio que visita cada parasitoide y un factor que de cuenta de la coexistencia de más de una especie de parasitoides en el sistema. Los cambios en b_{34} permitieron modular la duración del régimen oscilatorio y de las poblaciones estacionarias de las tres especies, como puede verse en la Figura 3.30. Cuando este parámetro aumenta, las oscilaciones pueden provocar la extinción de las polillas hembra, causando el colapso de todo el sistema.

En este ejemplo, se ha modelado solo una población de parasitoides y se ha asumido que sus efectos sobre las polillas es grande, pero es común observar que más de una especie de parasitoides coexistan simultáneamente [Elzinga et al., 2007]. Resulta interesante notar que los parasitoides pueden controlar la sobre-explotación de las plantas por las polillas simplemente incrementando la mortalidad de las larvas, pero los procesos regulatorios pueden ser más sutiles. En el sistema Caryophyllaceae-Hadena-Microplitis, estudios experimentales han reportado que las larvas de las polillas raramente mueren luego de la inoculación de los huevos de las avispas. Sin embargo, el tamaño promedio que alcanzan es bastante menor que el de las larvas no infectadas [Elzinga et al., 2003]. Si la tasa de crecimiento de las larvas parasitadas se reduce, el daño potencial que pueden causarle a las plantas y a su capacidad reproductiva también se vería reducido. Este efecto podría entenderse en parte como un efecto de la presencia del parámetro b_{13} , lo cual es otra muestra de la versatilidad de este modelo, pues permite la parametrización de este y otros mecanismos regulatorios así de sutiles.

El análisis de sensibilidad global del modeo mostró dos aspectos sobresalientes. Primero, que la población inicial de polillas macho, así como de los parasitoides, tiene un efecto bastante importante en la estabilidad del sistema, más que el de la población inicial de plantas y de polillas hembra. Segundo, que la estabilidad también depende de los parámetros que se relacionan más directamente con las polillas macho: su tasa de crecimiento, la magnitud de su interacción con las plantas, la competencia intraespecífica y su presencia relativa. Este hecho ha sido mencionado previamente por Labouche y Bernasconi [2010], quienes notaron que en el sistema *Silene latifolia*-*Hadena bicruris*, la relevancia de las polillas hembra estaba más en su aspecto antagonista, por la ovoposición y la depredación de las larvas. Por el contrario, los machos solo contribuían al aspecto mutualista, básicamente porque aportaban los beneficios de la polinización sin los perjuicios de la depredación, de modo que cargaban con el

«peso» mutualista de la interacción con las plantas y, por ende, con la estabilidad de todo el sistema. Sin embargo, el comportamiento polinizador de los machos en otros sistemas del tipo *nursery pollination* todavía no ha sido totalmente corroborado y cuantificado, de modo que no se sabe, a ciencia cierta, cuáles son los beneficios y costos de dicha interacción fuera del sistema estudiado [Labouche y Bernasconi, 2010]. En este caso, la separación de la población de polillas en ambos sexos permitió analizar los beneficios derivados de la población de los machos por primer vez, comparado con los estudios previos que modelaron la estabilidad de los mutualistas por medio de la regulación interespecífica de toda la especie [Holland y DeAngelis, 2001, 2006, Westerbergh y Westerbergh, 2001].

Como se afirmó antes, algunos sistemas de *nursery pollination* presentan mecanismos adicionales de regulación, como el aborto —selectivo o aleatorio— de algunos frutos, que ha sido modelado como una estrategia evolutiva efectiva para regular las poblaciones de las contrapartes antagonistas-mutualistas [Holland y DeAngelis, 2001, 2006, Westerbergh y Westerbergh, 2001]. Sin embargo, el mecanismo de aborto de frutos como respuesta a las polillas *Hadena* ha sido solo descrito en una especie de Caryophyllaceae, *Silene latifolia* [Jolivet y Bernasconi, 2006]. Los resultados presentados aquí demuestran que la evolución de este mecanismo podría no ser estrictamente necesaria si existen otros mecanismos ecológicos que puedan actuar como procesos de regulación, mediados, por ejemplo, por otros organismos. Las especies inmersas en una relación de *nursery pollination* no interactúan de manera aislada, se encuentran entrelazadas con multitud de otros organismos. La presencia de una o más especies de parasitoides y otros polinizadores, en combinación con el rol que cumple cada sexo de la población de polinizadores, así como las variaciones espaciales y temporales de abundancia, podrían determinar toda la dirección del gradiente antagonista-mutualista, dándole así más estabilidad y robustez a todo el sistema.

4.3. Sobre la evolución y las transiciones ecológicas

Las transiciones de un régimen ecológico hacia otro han sido supuestas desde los primeros estudios realizados sobre endosimbiosis, que pueden rastrearse hasta Merechowsky [1925] y Minchin [1925], citados por Wilson [1925], o incluso hasta Keeble [1910], a partir de su extraordinaria descripción de *C. roscoffensis* y *C. paradoxa* en su relación con las algas. Luego ha sido Margulis quien sintetizó estas ideas en una teoría [Sagan, 1967] que se ha convertido en la base

para explicar el origen de las células eucariotas. Sin embargo, este fenómeno fue reportado primero, en un contexto algo diferente, por Jeon y Lorch [1967], en su estudio sobre la población de *A. proteus* que fue infectada por *X-bacteria*, transitando este sistema desde el antagonismo hacia el mutualismo obligatorio-obligatorio [Jeon, 1992, 1995].

Muchos otros casos han sido reportados desde estos trabajos iniciales, siguiendo análisis filogenéticos. Hoy en día se considera que las transiciones desde el antagonismo y las relaciones medioambientales —neutrales o comensalistas— hacia el mutualismo son una ruta preferencial que adoptan las poblaciones involucradas en regímenes ecológicos [Toft y Andersson, 2010, Sachs et al., 2011]. Entre las transiciones hacia el mutualismo, existen dos grupos adicionales de transiciones que pueden diferenciarse claramente: aquellas que regresan del mutualismo al antagonismo y aquellas que del mutualismo evolucionan hacia el comensalismo o hacia la vida independiente. Hay algunos casos, inclusive, en que se produce una tercera transición, de vuelta desde estos regímenes, hacia el mutualismo.

Recientemente existe una gran discusión sobre cómo los factores medioambientales determinan la naturaleza de las relaciones ecológicas. Chamberlain et al. [2014] analizaron 247 artículos para probar la variabilidad de los regímenes ecológicos presentados en ellos y encontraron que, entre el mutualismo, el antagonismo y la competencia, es el régimen mutualista el que tiene una relación más variable y el antagonismo la menor. Por su parte, Hoek et al. [2016] han realizado experimentos para evaluar la robustez de las interacciones ecológicas de acuerdo con los factores ambientales, usando cepas de levadura que transitan por cada régimen ecológico conocido, dependiendo de los nutrientes que tengan disponibles.

Toda esta información podemos compararla con los resultados presentados en esta tesis. Por un lado, hemos mostrado que recurriendo a un método evolutivo basado en la selección natural, es decir, recurriendo a la dinámica adaptativa, ha sido posible modelar transiciones entre regímenes ecológicos, representando en líneas generales las tendencias que se tienen documentadas de estas. En nuestro modelo, tenemos una proporción mayoritaria de transiciones desde regímenes antagonistas y competitivos, hacia mutualistas, tanto en condiciones de alta efectividad metabólica ($\beta = 0$) como en condiciones algo menos beneficiosas ($\beta = \alpha$), siempre que consideremos un entorno abundante en recursos, es decir un entorno con un N alto.

Cuando reducimos los compuestos disponibles en el entorno (N) hacia un valor pequeño, no obtenemos una dirección preferente hacia el mutualismo, sino más bien desde el mutualismo hacia el antagonismo y más aún hacia la compe-

tición. Esto no deja de ser un resultado significativo y digno de explorarse con mayor profundidad, ya que lo que se observa en la bibliografía es que, cuando los entornos son hostiles y los recursos escasos, las relaciones ecológicas tienden más hacia el mutualismo que hacia la competición [Foster y Bell, 2012], exactamente lo contrario a lo que nosotros obtenemos. Esto, sin duda, da pie a repensar el modelo que hemos escogido para aplicar la dinámica adaptativa, es decir el modelo descrito en la sección 2.4.2.

De todas formas, con los resultados que tenemos, hemos podido representar transiciones conocidas, como aquellas que señalamos en las figuras de la sección 3.4.2 asociadas a casos ecológicos. En particular, hemos encontrado una asociación clara entre nuestras simulaciones y las transiciones conocidas de las relaciones entre hormigas y hongos, hormigas y áfidos, hormigas y mariposas e insectos polinizadores con plantas.

4.4. Conclusiones

En esta tesis hemos presentado el estudio de un modelo de dinámica poblacional generalizado, que se construyó con la idea de poder utilizarlo de manera transversal con todos los regímenes ecológicos conocidos. A continuación, enumeraremos las conclusiones, a modo de relacionarlas con los objetivos establecidos en la Introducción.

1. Hemos demostrado que el modelo logístico-mutualista es capaz de utilizarse también para relaciones antagonistas, de competición y hasta de comensalismo.
2. Hemos construido un modelo más general, que unifica todas las posibles interacciones ecológicas y además, cuenta con interacciones intraespecíficas directas, es decir, con las interacciones que se dan entre los individuos de una misma población, efecto que usualmente ha sido ignorado en otros modelos, pero que dan cuenta de procesos relevantes a nivel ecológico.
3. Nuestro modelo es capaz de mantenerse acotado a poblaciones finitas, siempre que las condiciones iniciales desde las cuales se parta estén dentro de los límites que establecen las capacidades de carga de las poblaciones. También ofrece todas las soluciones conocidas de las ecuaciones dinámicas convencionales, además de que resulta compatible, si fuese necesario, de trabajarse en paralelo con aproximaciones tipo Holling, o de autosaturación. Nuestro modelo, adicionalmente, incluye nuevas soluciones estacionarias estables que pueden coexistir con las más conocidas y ofrecer así,

un mayor juego de posibilidades para modelar sistemas ecológicos reales. Esto nos permite dar una explicación plausible para el efecto Allee.

4. Hemos visto que, adicionalmente a los fenómenos reportados, nuestro modelo es capaz de manifestar inestabilidad por difusión cuando se tiene un sistema antagonista y, por tanto, patrones espaciales de tipo Turing, gracias a los mecanismos de interacción intraespecíficas, directa e indirecta. Por medio de estos mecanismos, hemos encontrado las condiciones que promueven la inestabilidad por difusión y hemos encontrado patrones espaciales para los tres casos posibles. Por un lado, tenemos que cuando no hay interacción intraespecífica directa, es posible tener inestabilidad de Turing en presencia de presas autocatalíticas, generándose patrones idénticos en las presas y los depredadores. Por otro lado, cuando sí se permiten interacciones intraespecíficas directas, es posible tener tanto presas autocatalíticas, como depredadores autocatalíticos, siendo el patrón idéntico, para el primer caso e inverso, para el segundo. En ambos escenarios es posible tener cooperación y competición entre los individuos de una misma población, lo cual extiende lo que se conocía hasta ahora sobre este fenómeno.
5. Otra ventaja adicional de nuestro modelo ha sido que nos ha permitido modelar un caso ecológico real, del cual contábamos con información empírica. El sistema que modelamos fue uno del tipo *nursery-pollination*, en el cual interactúan dos especies, una planta cariofilácea y un insecto lepidóptero, una polilla. Este sistema tiene la particularidad de que las polillas interaccionan de manera distinta con las plantas, dependiendo de su sexo. Las polillas macho son estrictamente mutualistas, pero las polillas hembra, además de aportar un beneficio parcial a las plantas, las depredan, convirtiendo su relación con estas en antagonismo. Gracias al sistema generalizado con el que contamos, pudimos modelar estas relaciones dentro de un mismo esquema teórico, usando las mismas ecuaciones. Con ello, pudimos evaluar el rol que una tercera especie, los parasitoides de la polilla, juegan en el equilibrio de este sistema ecológico. Nuestros resultados lograron reflejar satisfactoriamente lo que se conoce de los estudios de campo de este sistema. Mostramos que los parasitoides son un mecanismo regulador efectivo de las poblaciones y su estabilidad, pues una pequeña población de estos empuja a las demás hacia una serie de valores donde las polillas se reducen mínimamente, pero las plantas aumentan de forma considerable.

6. Hemos estudiado un mecanismo evolutivo que sigue los principios de la selección natural, la dinámica adaptativa, para utilizarlo como herramienta orientada a los objetivos principales de esta tesis: mostrar un sistema teórico que permita modelar las transiciones entre regímenes ecológicos, tal y como se observan en la naturaleza. Por medio de un «modelo juguete» en el que representamos dos poblaciones microbianas involucradas en una interacción, entre ellas y con su entorno, hemos podido reconstruir algunas transiciones entre regímenes ecológicos que muestran similitudes considerables con las transiciones estudiadas y reportadas en la literatura científica. Nuestro modelo nos ha permitido generar transiciones que responden a los mecanismos evolutivos de selección natural y han surgido gran variedad de comportamientos.
7. Los comportamientos que hemos obtenido guardan similitudes con algunos casos ecológicos documentados, tanto individual como colectivamente. En términos generales, hemos encontrado condiciones para las cuales se produce una transición mayoritaria de regímenes antagonistas hacia mutualistas, lo cual guarda correlación con lo observado en la naturaleza.

Con todo esto, podemos decir que el trabajo de la tesis presenta un modelo generalizado que ofrece una abundante riqueza, en comportamientos y posibilidades, que otros modelos hasta el momento no son capaces de ofrecer. Por ello, esperamos que este estudio pueda ser usado en un futuro para otras aplicaciones adicionales a las presentadas aquí y sea puesto también en revisión, para extenderlo y afinarlo en las direcciones que aquí no hemos explorado.

4.5. *Conclusions*

In this thesis we presented the study of a generalized model of population dynamics, which was built by us in order to represent all known ecological regimes. Conclusions are listed in order to compare them with the research objectives established in the Introduction.

1. We showed that the logistic-mutualist model might also be used for antagonistic, competitive and even commensalistic interactions.
2. We created a more general model which unifies all possible ecological interactions and also includes direct intraspecific interactions, i.e. interactions that occur between individuals of the same population. The latter effect

has usually been ignored in other models, but might account for relevant processes at an ecological level.

3. Our model is bounded to finite populations, provided that their initial conditions are lower than their respective carrying capacities. Our model also show all the known solutions of the dynamic equations, in addition of being compatible, if necessary, to work in parallel with the Holling type functionals. Additionally, our model includes new stable solutions that can coexist with the most well-known ones and thus offer a greater set of possibilities for representing real ecological systems. This allows us to give a plausible explanation to the Allee effect.
4. We have seen that, in addition to the phenomena already reported, our model is capable of manifesting diffusion-driven instability when we have an antagonistic system and, therefore, Turing patterns. This is due to the intraspecific interactions, direct and indirect. Through these mechanisms, we have found conditions that promote diffusion-driven instability and we also have found spatial patterns for the three possible cases. On the one hand, when there is no direct intraspecific interaction, it is possible to have instability in the presence of autocatalytic prey, generating identical patterns in prey and predators. On the other hand, when direct intraspecific interactions are allowed, it is possible to have both autocatalytic preys, as well as autocatalytic predators. Patterns are identical for the first case and inverse, for the second. In both cases it is possible to have cooperation and competition within the same populations, which extends what is known up to now about this phenomenon.
5. Our model allowed us to recreate a real ecological case, of which we had empirical information. The system we modelled was a nursery-pollination, in which a caryophyllaceae plant interact with a lepidopteran insect, a moth. This system has the particularity that moths interact in different ways with the plants, depending on their sex. Male moths are strictly mutualistic, but female moths, in addition to providing a partial benefit to the plants, predate them, converting their relationship with them into antagonistic. We used our model to represent these relationships within the same theoretical framework, using the same equations. With them, we were able to evaluate the role that a third species, the parasitoids of the moth, play in the balance of this ecological system. Our results satisfactorily reflected what is known from the field studies: that the presence

of parasitoids minimally reduce the number of moths, but considerably increase the populations of plants.

6. We have studied an evolutionary mechanism known as Adaptive Dynamics, that follows the principles of natural selection. We use it as a tool oriented to the main objectives of this thesis: to show a theoretical system that allows modeling the transitions between ecological regimes, just as observed in nature. We design a «toy model» to represent two microbial populations interacting between them and with their environment. We reconstructed some transitions between ecological regimes and saw considerable similarities with the transitions studied and reported in the scientific literature. Our model has allowed us to generate transitions that respond to the evolutionary mechanisms of natural selection and a great variety of behaviors have emerged.
7. The behaviors that we have obtained bear similarities with some documented ecological cases, both individually and collectively. In general terms, we have found conditions for which there are more transitions from antagonist regimes to mutualism, which correlates with what is observed in nature.

The research conducted and presented in this thesis shows a general model that offers abundant richness in behaviors and possibilities that other models so far are not able to offer. Therefore, we hope that this study can be used in the future for other applications, in addition to those presented here, and can be also put in review, to extend it and refine it in directions that we have not explored here.

4.6. Trabajos futuros

Como punto final, queremos incluir algunas ideas que tenemos de desarrollos futuros, sobre la base de lo que hemos desarrollado en esta tesis. Si bien consideramos que los objetivos que trazamos en un inicio han sido cerrados, cada uno de ellos ha abierto varias posibilidades. Las ideas que presentaremos claramente no son las únicas formas de extender o continuar esta investigación, pero son, al menos, las que hemos podido barajar hasta el momento.

Por un lado, un modelo realmente general tendría que incorporar la autosaturación de las poblaciones, es decir, debería incorporar, sin necesidad de

eliminarlo por aproximación, el término hiperbólico de tipo Holling que presentamos en la Ec. (2.1). Todo el análisis dinámico que hemos realizado se podría hacer desde este nuevo modelo para verificar su generalidad.

Por otro lado, como analíticamente el modelo se complica bastante incluso con solo dos poblaciones, es probable que la exploración de su dinámica con más poblaciones implique pasar a un marco teórico distinto, como puede ser el del modelamiento por medio de agentes (como han hecho, por ejemplo, de Dios Caballero et al. [2017]).

A nivel del modelo evolutivo existen innumerables caminos por los cuales se podría extender el trabajo que hemos realizado. Para empezar, nuestro modelo microbiano puede perfeccionarse y complementarse. Entre las suposiciones que se tomaron para construirlo está el haber planteado relaciones lineales entre la generación y consumo de los compuestos orgánicos, así como una relación proporcional entre estos y los desperdicios. Se ha considerado también que estos son parámetros fijos, en lugar de considerarse parámetros evolutivos. Se ha asumido también que las dos especies están limitadas metabólicamente de la misma manera. Se ha considerado que existe un *trade-off* únicamente entre las interacciones directas, con el entorno y con la otra población, pero no se han incorporado efectos sobre los parámetros de saturación. Todas estas suposiciones podrían levantarse para generar modificaciones en el modelo que, tal vez, permitirían explicar otros procesos ecológicos.

Aunque todas estas consideraciones parten de los alcances que tiene este trabajo, podrían considerarse, por lo mismo, de carácter etiológico. Ello lleva a pensar en qué otras direcciones de exploración podrían establecerse, en un sentido más teleológico.

Por ejemplo, en lo relativo a la evolución, queda abierta la idea de cómo modelar un proceso como la endosimbiosis, es decir, cómo modelar la integración de dos organismos dentro de uno solo. A nivel de ecuaciones dinámicas es probable que esto no pueda recrearse, pero quizás sea posible hacerlo usando el modelamiento por medio de agentes. En el mismo sentido, no hemos discutido el rol que cumplen los equilibrios puntuados [Gould, 2002] en los procesos evolutivos que hemos estudiado y quizás estos aparecen, de alguna forma, en nuestras simulaciones.

Finalmente, el trabajo que realizamos para el sistema Silene-Hadena implicó sumergirnos en su historia natural, entender no solo sus relaciones, sino también los vacíos que existían en la comprensión de dicho sistema. Traducir los datos que existían a un modelo matemático y simularlo hubiera sido un ejercicio ocioso sin tener la pregunta de cuál era el rol que los parasitoides cumplen en dicho sistema. Como este, existen innumerables sistemas ecológicos que se han

estudiado y se estudian en la actualidad, por su relevancia económica, cultural y hasta geopolítica, o por pura curiosidad. Estos sistemas son una fuente muy rica de interrogantes que están a la espera de responderse y un modelo unificado de dinámica poblacional podría darles una respuesta. Pero claro, siempre y cuando sepamos cuál es la pregunta.

* * * * *

Apéndice A

Datos - Dinámica espacial

A.1. Adimensionalización del sistema especial generalizado presentado en la sección 2.3

Se ha añadido un término de difusión a la versión general del modelo, denotada por,

$$\begin{aligned} \frac{\partial X_i}{\partial t} = & d_i \nabla^2 X_i + X_i (r_i - a_i X_i \\ & + (b_{ii} X_i + b_{ij} X_j) (1 - c_i X_i)) . \end{aligned} \quad (\text{A.1})$$

Donde se usa la siguiente transformación:

$$\begin{array}{lll} z^* = z/L & t^* = t(d_1/L^2) & \nabla^{*2} = \nabla^2/L^2 \\ \delta = d_2/d_1 & \gamma = r_1 L^2/d_1 & s = r_2/r_1 \\ u_i = c_i X_i & q_i = a_i/(c_i r_1) & p_{ij} = b_{ij}/(c_j r_1) \end{array}$$

Se ha descartado el $*$ para obtener las Ecuaciones. (2.24). Para el caso en el que $d_2 < d_1$, se hace un reescalamiento con $L = L'/\sqrt{\delta}$, lo que permite tener a δ con el término difusivo de la población u_1 en vez de u_2 , pero deja el resto de las Ecuaciones.(2.24) sin cambios.

A.2. Valores numéricos de la 3.2

Aquí se presentan los valores numéricos usados en las simulaciones de la Sección 2.3. Se presentan los valores de acuerdo con las ecuaciones de población en vez del sistema sin dimensiones, ya que este último puede derivarse de las transformaciones descritas en el Apéndice A.1.

Tabla A.1: Valores numéricos de las simulaciones mostradas en la Figura 3.13, que corresponden al escenario de presas autocatalíticas sin interacciones intra-específicas.

Parámetros	Valores numéricos
r_1	0.1
r_2	0.01
b_{11}	0.0
b_{12}	-0.00101
b_{21}	0.015
b_{22}	0.0
a_1	0.00001
a_2	0.005
c_1	0.002
c_2	0.005

Tabla A.2: Valores numéricos de las simulaciones mostradas en la Figura 3.14 y en la Figura 3.17 (izquierda), que corresponden al escenario de presas autocatalíticas con interacciones intraespecíficas

Parámetros	Valores numéricos
r_1	0.0001
r_2	0.6
b_{11}	0.0019
b_{12}	-0.00075
b_{21}	0.00091
b_{22}	-0.0019
a_1	0.0005
a_2	0.000625
c_1	0.001251
c_2	0.001

Tabla A.3: Valores numéricos de las simulaciones mostradas en la Figura 3.15, que corresponden al escenario de presas autocatalíticas con interacciones intraespecíficas.

Parámetros	Valores numéricos
r_1	0.9
r_2	0.00001
b_{11}	0.00155
b_{12}	-0.001
b_{21}	0.00075
b_{22}	0.001
a_1	0.001
a_2	0.001
c_1	0.0001
c_2	0.0001

Tabla A.4: Valores numéricos de las simulaciones mostradas en la Figura 3.16 y a la Figura 3.17 (derecha), que corresponden al escenario de los depredadores autocatalíticos.

Parámetros	Valores numéricos
r_1	0.02999
r_2	-0.090151
b_{11}	0.00191
b_{12}	-0.0023515
b_{21}	0.00105
b_{22}	0.0055
a_1	0.0021
a_2	0.0005
c_1	0.001
c_2	0.0005

Apéndice B

Datos - Modelo aplicado

B.1. El rol de las plantas macho del sistema *Silene-Hadena*

Es posible demostrar que la división de la población de *Silene* en machos y hembras no genera ningún efecto en el modelo. Para esto, se toman las Ecuaciones (3.3), se fija la población original de las plantas como las hembras y se añade una población de plantas macho, como X_5 . Fijándose solo en X_1 y X_5 , dado que las demás poblaciones y sus respectivas dinámicas se mantienen igual, se tiene:

$$\begin{aligned}\frac{\dot{X}_1}{X_1} &= (r_1 + b_{12}X_2 + b_{13}X_3 + b_{15}X_5) \\ &- (a_1 + c_1(b_{12}X_2 + b_{13}X_3 + b_{15}X_5))X_1,\end{aligned}\tag{B.1}$$

$$\frac{\dot{X}_5}{X_5} = (r_5 + b_{51}X_1) - (a_5 + c_5(b_{51}X_1))X_5.\tag{B.2}$$

El único cambio es la nueva población de plantas, X_5 , que obviamente se comporta como un mutualista obligado de las plantas hembras, X_1 . Esta población solo tiene dos puntos estacionarios estables, como se vio anteriormente, $X_{05} = 0$ y $X_{05} = (r_5 + b_{51}X_{01}) / (a_5 + c_5b_{51}X_{01})$. Para el primero, se tiene el sistema original de las Ecuaciones (3.3). Para el segundo, se obtiene una función de X_1 que pasa de un valor negativo, si $|r_5| > b_{51}X_{01}$ (se ha establecido que

$r_5 < 0$), a uno positivo. Así, la única dinámica que X_5 ofrece es la de ir de la extinción a su valor de coexistencia estacionaria estable, que depende de X_{01} . Por otro lado, la dinámica de X_1 depende de ella misma y de b_{15} , dado que este último parámetro modula la influencia de X_5 . El valor de b_{15} no puede ser demasiado alto comparado con los demás b_{1j} , ya que eso es lo que asegura que X_1 y X_5 no puedan sobrevivir sin polinizadores. De hecho, se podría incluso argumentar que $b_{15} \sim 0$, ya que la reproducción de las plantas depende necesariamente de la polinización, un proceso que depende principalmente de las polillas y de otros polinizadores. Así, si $b_{15} > 0$ es suficientemente pequeño como se requiere, la influencia de X_5 sobre X_1 y sobre el sistema también sería muy pequeña y este podría comportarse como si X_5 no existiese.

B.2. Valores numéricos de la sección 3.3.2

A continuación, presentamos los valores numéricos que usamos en las simulaciones y las condiciones iniciales que fijamos en las simulaciones presentadas en las figuras (Tablas B.1 y B.2).

Los valores de cada parámetro los calculamos considerando los siguientes datos y suposiciones. Primero, todos los datos fueron calculados usando 1 día como unidad de tiempo y 1 año como ciclo reproductivo. Como algunos individuos tienen más de un ciclo reproductivo por año, consideramos esto igualmente dentro de los cálculos. Para algunos parámetros que no pudieron ser obtenidos directamente de los datos, se hicieron algunas estimaciones razonables [Banks et al., 2017, Moxnes y Hausken, 2007].

En la Tabla B.1, presentamos los valores numéricos de las simulaciones mostradas en las Figuras 3.27 y 3.28. Para la Figura 3.29, se cambió $r_1 + 0,1$. Para a_i y c_i no se usaron valores empíricos. Para a_i se consideró una capacidad de carga o límite poblacional de 4000, 200, 800 y 250 individuos para las plantas, polillas macho, polillas hembra (larvas incluidas) y parasitoides, respectivamente. Se consideró $c_1 = a_1$ y $c_4 = a_4$, asumiendo que la presencia relativa de plantas y parasitoides corresponde a sus capacidades de carga. Para c_2 y c_3 , se redistribuyeron los valores, igualándolos, asumiendo que la saturación con respecto a sus interacciones tróficas es similar.

En la Tabla B.2, presentamos las variables utilizadas para calcular los parámetros del modelo, como están indicadas en B.1.

Los superíndices se refieren a los usados en la tabla:

- (*) Se contaron 13.72 flores visitadas por 18 machos y 17.25 flores visitadas por 19 hembras en 40 minutos.

Tabla B.1: Valores numéricos de las simulaciones mostradas en las Figuras 3.27 y 3.28.

Parámetros	Valores numéricos	Unidades
r_1	-0.00274	tiempo ⁻¹
r_2	-0.1	tiempo ⁻¹
r_3	-0.0667	tiempo ⁻¹
r_4	-0.0667	tiempo ⁻¹
b_{12}	0.0527	(polillas.tiempo) ⁻¹
b_{13}	-0.0259	(polillas.tiempo) ⁻¹
b_{23}	0.0055	(polillas.tiempo) ⁻¹
b_{31}	0.0395	(plantas.tiempo) ⁻¹
b_{32}	0.0055	(polillas.tiempo) ⁻¹
b_{34}	-0.122	(parasitoides.tiempo) ⁻¹
b_{43}	0.011	(polillas.tiempo) ⁻¹
a_1	0.00025	(plantas.tiempo) ⁻¹
a_2	0.005	(polillas.tiempo) ⁻¹
a_3	0.00125	(polillas.tiempo) ⁻¹
a_4	0.004	(parasitoides.tiempo) ⁻¹
c_1	0.00025	1
c_2	0.0025	1
c_3	0.0025	1
c_4	0.004	1

- (**) Individuos de *Silene* producen un promedio de 6 flores por semana.
- (+) Larvas de *Hadena* consumen aproximadamente 5 frutos en el mes que les toma desarrollarse hasta adultos.
- (++) Se considera la probabilidad de superposición de las dos generaciones de polillas macho, que viven 10 días cada 6 meses, con otras dos generaciones de hembras, que viven 15 días durante los mismos 6 meses. Esto da una probabilidad de $2 \cdot (10/180) \cdot 2 \cdot (15/180) = 0,0185$.
- (*) Se necesita considerar un factor adicional ya que solo se considera una población de parasitoides y existen por lo menos 13 especies involucradas; el redondeo es nuestro.
- (**) Se asumen 2 generaciones de parasitoides, que viven 15 días cada una, en un periodo de 6 meses con otras 2 generaciones de larvas de polilla, que viven 30 días a lo largo de los mismos 6 meses. Esto da $2 \cdot (15/180) \cdot 2 \cdot (30/180) = 0,0556$.

La mayor parte de los datos vienen de estudios originales centrados en el sistema *Silene latifolia-Hadena bicruris-Microplitis tristis* (¹ L. Giménez-Benavides, observación personal; ² [Brantjes, 1976]; ³ [Elzinga et al., 2002]; ⁴ J.L. Yela, comunicación personal; ⁵ [Elzinga et al., 2007]; ⁶ [Labouche y Bernasconi, 2010]; ⁷ [Wright y Meagher, 2004]; ⁸ [Blair y Wolfe, 2004]; ⁹ [Burkhardt et al., 2009]; ¹⁰ [Elzinga y Bernasconi, 2009]).

En la Tabla B.3 se presentan los cálculos que usamos para estimar los parámetros de los datos disponibles (ambos en B.2). Se usó el denominador g_2 ya que las polillas y las especies parasitoides pueden tener hasta dos generaciones por año [Elzinga et al., 2007]. Para b_{31} usamos $150/365$ ya que los individuos de *Silene* producen flores aproximadamente cada cinco meses, desde mayo hasta octubre. Para b_{23} y b_{32} se usaron los valores medios de lt_2 y lt_3 para evitar asimetrías entre polillas hembras y machos, que no han sido experimentalmente observadas. Todos los cálculos obedecen a las explicaciones que hemos desarrollado en la Sección 3.3.1.1.

Tabla B.2: Variables usadas para los parámetros del modelo indicados en la Tabla B.1.

Variable	Descripción	Unidades	Estimación
lt_1	Vida media de individuo de <i>Silene</i>	días	365 ⁽¹⁾
lt_2	Vida media de <i>Hadena</i> macho	días	10 ^(2,3,4)
lt_3	Vida media de <i>Hadena</i> hembra	días	15 ^(2,3,4)
lt_4	Vida media de parasitoides	días	15 ⁽⁵⁾
v_{fm}	Flores visitadas por polilla macho*	flores/min.polilla	0.019 ⁽⁶⁾
v_{ff}	Flores visitadas por polilla hembra*	flores/min.polilla	0.043 ⁽⁶⁾
t_{ac}	Tiempo activo de polillas en un día	min/días	120 ^(1,4,6)
rt_{fpp}	Tasa diaria de flores producidas por planta**	flores	0.857 ⁽⁷⁾
rt_{ffv}	Tasa de flores fertilizadas por visita		0.8 ⁽⁶⁾
rt_{fov}	Tasa de óvulos fertilizados por fruto		0.45 ⁽⁶⁾
n_{ov}	Óvulos por flor		300 ⁽⁶⁾
rt_{ssu}	Tasa de supervivencia de semillas		0.1
rt_{sge}	Tasa de germinación de semillas		0.5 ⁽⁸⁾
rt_{egg}	Tasa de flores visitadas con ovoposición		0.9 ⁽⁶⁾
n_{me}	Huevos de polillas depositados por visita		10 ⁽⁶⁾
n_{sf}	Semillas por fruto		135 ⁽⁶⁾
n_{fl}	Frutos devorados por larva por día ⁺	frutos/días	0.167 ⁽⁹⁾
n_{ef}	Huevos disponibles por cada polilla hembra		100 ^(2,3,4)
pb_{mf}	Tasa de encuentro entre polillas hembra y macho ⁺⁺		0.0185 ^(2,3,4)
rt_{egf}	Tasa de fertilización de huevos		0.35
rt_{meh}	Tasa de eclosión de huevos y establecimiento de larvas		0.5 ⁽¹⁰⁾
rt_{isu}	Tasa de supervivencia de larvas		0.75 ⁽¹⁰⁾
rt_{fm}	Proporción entre polillas macho y hembra		0.5 ⁽⁴⁾
lt_{ml}	Tiempo medio de desarrollo de larvas	días	30 ⁽³⁾
n_{pe}	Huevos de parasitoide ovopositados por visita		18 ⁽⁵⁾
f_{pav}	Factor de influencia de predación de parasitoide*		20 ⁽⁵⁾
v_{lp}	Las visitadas por parasitoides	1/días.parasitoide	1 ⁽⁵⁾
pb_{pl}	Tasa de encuentro entre larvas y parasitoides**		0.0556 ^(3,5)
rt_{peh}	Tasa de eclosión de huevos de parasitoide		0.8 ⁽⁵⁾
rt_{psu}	Tasa de supervivencia de parasitoides		0.25

Tabla B.3: Cálculos usados para estimar los parámetros de los datos disponibles (ambos en B.2).

Parámetro	Cálculo
g_2	$= (0,5 * 365 + 0,5 * 180)$
r_i	$= lt_i^{-1}$
b_{12}	$= v_{fm} t_{ac} (rt_{fpp}^{-1}) rt_{ffv} rt_{fov} n_{ov} rt_{ssu} rt_{sge} / g_2$
b_{13}^+	$= v_{fft_{ac}} (rt_{fpp}^{-1}) rt_{ffv} rt_{fov} n_{ov} rt_{ssu} rt_{sge} / g_2$
b_{13}^-	$= b_{13}^+ rt_{egg} n_{me} n_{sf} n_{fl} rt_{meh} rt_{lsu}$
b_{13}	$= b_{13}^+ - b_{13}^-$
b_{23}	$= n_{ef} (\frac{lt_2 + lt_3}{2}) pb_{mf} rt_{egf} rt_{meh} rt_{lsu} rt_{fm} / g_2$
b_{31}	$= rt_{fpp} rt_{ffv} (n_{fl}^{-1}) rt_{lsu} (150/365)$
b_{32}	$= n_{ef} (\frac{lt_2 + lt_3}{2}) pb_{mf} rt_{egf} rt_{meh} rt_{lsu} (1 - rt_{fm}) / g_2$
b_{34}	$= lt_{ml} f_{pav} v_{lp} pb_{pl} / g_2$
b_{43}	$= n_{pe} lt_4 v_{lp} pb_{pl} rt_{peh} rt_{psu} / g_2$

Bibliografía

- D. K. Aanen, P. Eggleton, C. Rouland-Lefèvre, T. G.-F. Slev, S. ren Rosendahl, y J. J. Boomsma. The evolution of fungus-growing termites and their mutualistic fungal symbionts. *PNAS*, 99:14887—14892, 2002.
- J. F. Addicott. *Competition in Mutualistic Systems*, pages 217–247. Oxford University Press, New York, NY, 1985.
- D. Alonso, F. Bartumeus, y J. Catalan. Mutual interference between predators can give rise to turing spatial patterns. *Ecology*, 83(1):28–34, 2002.
- T. D. Als, R. Vila, N. P. Kandul, D. R. Nash, S.-H. Yen, Y.-F. Hsu, A. A. Mignault, J. J. Boomsma, y N. E. Pierce. The evolution of alternative parasitic life histories in large blue butterflies. *Nature*, 432:386–390, 2004.
- F. Álvarez. «El Libro de los Animales» de al-Jahiz, un esbozo evolucionista del siglo IX. *eVOLUCIÓN*, 2:25–29, 2007.
- S. B. Andersen, S. Gerritsma, K. M. Yusah, D. Mayntz, N. L. Hywel-Jones, J. Billen, J. J. Boomsma, y D. P. Hughes. The life of a dead ant: the expression of an adaptative extended phenotype. *The American Naturalist*, 174:424–433, 2009.
- J. Antonovics, M. Hood, y J. Partain. The Ecology and Genetics of a Host Shift: Microbotryum as a Model System. *American Naturalist*, 160(S4):S40–S53, 2002.
- L. Aviles. Cooperation and non-linear dynamics: An ecological perspective on the evolution of sociality. *Evolutionary Ecology Research*, 1(4):459–476, 1999.

- F. J. Ayala, M. E. Gilpin, y J. G. Ehrenfeld. Competition between species: Theoretical models and experimental tests. *Theoretical Population Biology*, 4 (3):331–356, 1973.
- H. T. Banks, J. E. Banks, R. Bommarco, A. N. Laubmeier, N. J. Myers, M. Rundlöf, y K. Tillman. Modeling bumble bee population dynamics with delay differential equations. *Ecological Modelling*, 351:14–23, 2017.
- F. Bartumeus, D. Alonso, y J. Catalan. Self-organized spatial structures in a ratio-dependent predator-prey model. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 295(1-2):53–57, 2001.
- J. Berger. "Predator Harassment as a Defensive Strategy in Ungulates. *The American Midland Naturalist*, 102:197–199, 1979.
- M. I. Bidartondo y T. D. Bruns. Extreme specificity in epiparasitic monotropeae (ericaceae): widespread phylogenetic and geographical structure. *Molecular Ecology*, 10:2285–2295, 2001.
- A. Biere y S. Honders. Impact of Flowering Phenology of *Silene alba* and *S. dioica* on Susceptibility to Fungal Infection and Seed Predation. *Oikos*, 77 (3):467–480, 1996.
- A. Blair y L. Wolfe. The Evolution of an Invasive Plant: An Experimental Study with *Silene latifolia*. *Ecology*, 85(11):3035–3042, 2004.
- F. R. Blattner, K. Weising, G. Bnfer, U. Maschwitz, y B. Fiala. Molecular analysis of phylogenetic relationships among myrmecophytic *Macaranga* species (euphorbiaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 19:331–344, 2001.
- N. Brantjes. Riddles around the pollination of *Melandrium album* (MILL.) Garcke (Caryophyllaceae) during the ovipositor by *Hadena bicruris* Hufn. (Noctuidae, Lepidoptera) I and II. *Proceedings (KNAW)*, series C(79):1–12, 125–141, 1976.
- J. L. Bronstein. The Costs of Mutualism. *American Zoologist*, 41(4):825–839, 2001.
- A. Burkhardt, L. Delph, y G. Bernasconi. Benefits and costs to pollinating, seed-eating insects: the effect of flower size and fruit abortion on larval performance. *Oecologia*, 161(1):87–98, 2009.

- D. Canestrari, D. Bolopo, T. C. J. Turlings, G. Roeder, J. M. Marcos, y V. Baglione. From parasitism to mutualism: Unexpected interactions between a cuckoo and its host. *Science*, 343:1350–1352, 2014.
- S. Casado de Otaola. *Los primeros pasos de la ecología en España*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, 2000.
- M. Casiraghi, O. Bain, R. Guerrero, C. Martin, V. Pocacqua, S. L. Gardner, A. Franceschi, y C. Bandi. Mapping the presence of *Wolbachia pipientis* on the phylogeny of filarial nematodes: evidence for symbiont loss during evolution. *Int. J. Parasitol.*, 34:191–203, 2004.
- S. A. Chamberlain, J. L. Bronstein, y J. A. Rudgers. How context dependent are species interactions? *Ecol. Lett.*, 17:881–890, 2014.
- J. Chaston y H. Goodrich-Blair. Common Trends in Mutualism Revealed by Model Associations Between Invertebrates and Bacteria. *FEMS Microbiology Reviews*, 1:41–58, 2010.
- C. G. Clark y A. J. Roger. Direct evidence for secondary loss of mitochondria in *Entamoeba histolytica*. *PNAS*, 92:6518–6521, 1995.
- B. A. Crabb y O. Pellmyr. Impact of the Third Trophic Level in an Obligate Mutualism: Do Yucca Plants Benefit from Parasitoids of Yucca Moths? *International Journal of Plant Sciences*, 167(May 2005):119–124, 2006.
- T. M. Culley, S. G. Weller, y A. K. Sakai. The evolution of wind pollination in angiosperms. *TREE*, 17:361–369, 2002.
- C. R. Currie, B. Wong, A. E. Stuart, T. R. Schultz, S. A. Rehner, U. G. Mueller, G.-H. Sung, J. W. Spatafora, y N. A. Straus. Ancient tripartite coevolution in the attine ant-microbe symbiosis. *Science*, 299:386–388, 2003.
- J. H. Cushman y J. F. Addicott. Intra- and interspecific competition for mutualists: ants as a limited and limiting resource for aphids. *Oecologia*, 79: 315–321, 1989.
- J. de Dios Caballero, R. Vida, M. Cobo, L. Máiz, L. Suárez, J. Galeano, F. Baquero, R. Cantón, R. del Campo, A. Soléand, I. Cortell, O. Asensio, G. García, M. T. Martínez, M. Cols, A. Salcedo, C. Vázquez, F. Baranda, R. Girón, E. Quintana, I. Delgado, M. Á. de Miguel, C. Oliva, M. C. Prados, M. I. Barrio, M. D. Pastor, C. Oliveira, J. de Gracia, A. Álvarez, A. Escribano,

- S. Castillo, J. Figuerola, B. Togores, A. Oliver, C. López, y M. Tato. Individual patterns of complexity in cystic fibrosis lung microbiota, including predator bacteria, over a 1-year period. *mBio*, 8(5), 2017.
- U. Dieckmann y R. Law. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *J. Math. Biol.*, 34:579–612, 1996.
- P. K. Divakar, A. Crespo, M. Wedin, S. D. Leavitt, D. L. Hawksworth, L. Myllys, B. McCune, T. Randlane, J. W. Bjerke, Y. Ohmura, I. Schmitt, C. G. Boluda, D. Alors, B. Roca-Valiente, R. Del-Prado, C. Ruibal, K. Buaruang, J. Núñez-Zapata, G. A. de Paz, V. J. Rico, M. C. Molina, J. A. Elix, T. L. Esslinger, I. K. K. Tronstad, H. Lindgren, D. Ertz, C. Gueidan, L. Saag, K. Mark, G. Singh, F. D. Grande, S. Parnmen, A. Beck, M. N. Benatti, D. Blanchon, M. Candan, P. Clerc, T. Goward, M. Grube, B. P. Hodkinson, J.-S. Hur, G. Kantvilas, P. M. Kirika, J. Lendemer, J.-E. Mattsson, M. I. Messuti, J. Miadlikowska, M. Nelsen, J. I. Ohlson, S. Pérez-Ortega, A. Saag, H. J. M. Sipman, M. Sohrabi, A. Thell, G. Thor, C. Truong, R. Yahr, D. K. Upreti, P. Cubas, y H. T. Lumbsch. Evolution of complex symbiotic relationships in a morphologically derived family of lichen-forming fungi. *New Phytol.*, 208:1217—1226, 2015.
- M. Dufaÿ y M.-C. Anstett. Conflicts between Plants and Pollinators That Reproduce within Inflorescences: Evolutionary Variations on a Theme. *Oikos*, 100(1):3–14, 2003.
- J. A. Elzinga y G. Bernasconi. Enhanced frugivory on invasive *Silene latifolia* in its native range due to increased oviposition. *Journal of Ecology*, 97(5): 1010–1019, 2009.
- J. A. Elzinga, A. Biere, y J. A. Harvey. The rearing of the gregarious koinobiont endoparasitoid *Microplitis tristis* (Hymenoptera: Braconidae) on its natural host *Hadena bicruris* (Lepidoptera: Noctuidae). *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society*, 13:109–115, 2002.
- J. A. Elzinga, J. A. Harvey, y A. Biere. The effects of host weight at parasitism on fitness correlates of the gregarious koinobiont parasitoid *Microplitis tristis* and consequences for food consumption by its host, *Hadena bicruris*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 108(2):95–106, 2003.
- J. A. Elzinga, K. Zwakhals, J. A. Harvey, y A. Biere. The parasitoid complex associated with the herbivore *Hadena bicruris* (Lepidoptera: Noctuidae)

- on *Silene latifolia* (Caryophyllaceae) in the Netherlands. *Journal of Natural History*, 41(1-4):101–123, 2007.
- R. Fisher. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford, 1930.
- A. Fontdevila y A. Moya. *Evolución - Origen, adaptación y divergencia de las especies*. Editorial Síntesis, 2008.
- D. Force y M. Thompson. Parasitoids of the Immature Stages of Several Southwestern Yucca Moths. *The Southwestern Naturalist*, 29(1):45–56, 1984.
- K. R. Foster y T. Bell. Competition, Not Cooperation, Dominates Interactions among Culturable Microbial Species. *Current Biology*, 22:1845–1850, 2012.
- J.-P. Gabriel, F. Saucy, y L.-F. Bersier. Paradoxes in the logistic equation? *Ecol. Model.*, 185:147–151, 2005.
- J. García-Algarra, J. Galeano, J. M. Pastor, J. M. Iriondo, y J. J. Ramasco. Rethinking the logistic approach for population dynamics of mutualistic interactions. *J. Theor. Biol.*, 363:332–343, 2014.
- A. Gaxiola y J. J. Armesto. Competencia. In E. Del Val y K. Boege, editors, *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*, chapter 1, pages 15 – 42. Fondo de Cultura Económica, México D.F., 2012.
- J. B. Geller y E. D. Walton. Breaking up and getting together: evolution of symbiosis and cloning by fission in sea anemones (genus *Anthopleura*). *Evolution*, 55:1781—1794, 2001.
- S. J. Gould. *The structure of evolutionary theory*. Harvard University Press, Cambridge, 2002.
- J. Gurevitch, L. L. Morrow, A. Wallace, y J. S. Walsh. A Meta-Analysis of Competition in Field Experiments. *The American Naturalist*, 140:539–572, 1991.
- V. Hannaert, E. Saavedra, F. Duffieux, J.-P. Szikora, D. J. Rigden, P. A. M. Michels, y F. R. Opperdoes. Plant-like traits associated with metabolism of *Trypanosoma* parasites. *PNAS*, 100:1067–1071, 2003.
- J. Herman y W. Usher. SALib: An open-source python library for sensitivity analysis. *The Journal of Open Source Software*, 2(9), jan 2017.

- D. S. Hibbett, L.-B. Gilbert, y M. J. Donoghue. Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbioses in basidiomycetes. *Nature*, 407:506–508, 2000.
- T. A. Hoek, K. Axelrod, T. Biancalani, E. A. Yurtsev, J. Liu, y J. Gore. Resource availability modulates the cooperative and competitive nature of a microbial cross-feeding mutualism. *PLOS Biology*, 15:e1002606, 2016.
- J. H. Hoffman, V. C. Moran, y Z. D. A. Evaluation of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Phycitidae) as a Biological Control Agent of *Opuntia stricta* (Cactaceae) in the Kruger National Park, South Africa. *Biological Control*, 12(1):20–24, 1998.
- J. N. Holland y D. L. DeAngelis. Population dynamics and the ecological stability of obligate pollination mutualisms. *Oecologia*, 126(4):575–586, 2001.
- J. N. Holland y D. L. DeAngelis. Interspecific population regulation and the stability of mutualism: fruit abortion and density [U+2010]dependent mortality of pollinating seed [U+2010]eating insects. *Oikos*, 113(3):563–571, 2006.
- J. N. Holland, D. L. DeAngelis, y J. L. Bronstein. Population Dynamics and Mutualism: Functional Responses of Benefits and Costs. *The American Naturalist*, 159(3):231–244, 2002.
- J. N. Holland, D. L. DeAngelis, y S. T. Schultz. Evolutionary stability of mutualism: interspecific population regulation as an evolutionarily stable strategy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(1550):1807–1814, 2004.
- C. S. Holling. The Functional Response of Predators to Prey Density and its Role in Mimicry and Population Regulation. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 97(S45):5–60, 1965.
- D. Hughes, T. Wappler, y C. La-Bandeira. Ancient death-grip leaf scars reveal ant-fungal parasitism, vol 7, pp. 67-70. *Biology Letters*, 7:67–70, 2011.
- K. W. Jeon. Macromolecules involved in the amoeba-bacteria symbiosis. *JPRO*, 39:199–204, 1992.
- K. W. Jeon. Bacterial endosymbiosis in amoebae. *Trends Cell Biol.*, 5:137–140, 1995.
- K. W. Jeon y I. J. Lorch. Unusual intra-cellular bacterial infection in large, free-living amoebae. *Exp Cell Res.*, 48:236–240, 1967.

- C. Jolivet y G. Bernasconi. Experimental analysis of constitutive and induced defence in a plant–seed–predator system. *Functional Ecology*, 20(6):966–972, 2006.
- E. Jousselin, F. Kjellberg, y E. A. Herre. Flower specialization in a passively pollinated monoecious fig: A question of style and stigma? *Int. J. Plant Sci.*, 165:587–593, 2004.
- F. Keeble. *Plant-Animals: A Study In Symbiosis*. Cambridge University Press, Cambridge, 1910.
- S. Kéfi, V. Miele, E. A. Wieters, S. A. Navarrete, y E. L. Berlow. How Structured Is the Entangled Bank? The Surprisingly Simple Organization of Multiplex Ecological Networks Leads to Increased Persistence and Resilience. *PLoS Biology*, 14(8):1–21, 2016.
- S. Kephart, R. Reynolds, M. Rutter, C. Fenster, y M. Dudash. Pollination and seed predation by moths on *Silene* and allied Caryophyllaceae: evaluating a model system to study the evolution of mutualisms. *New Phytologist*, 169(4): 667–680, 2005.
- A. M. Labouche y G. Bernasconi. Male moths provide pollination benefits in the *Silene latifolia*-*Hadena bicruris* nursery pollination system. *Functional Ecology*, 24(3):534–544, 2010.
- J.-B. Lamarck. *Filosofía zoológica*. La oveja roja, 2017.
- T. L. F. Leung y R. Poulin. Parasitism, commensalism, and mutualism: exploring the many shades of symbioses. *Vie Milieu*, 58:107–115, 2008.
- S. A. Levin y L. A. Segel. Hypothesis for origin of planktonic patchiness, 1976.
- K. Lorenz. *Vergleichende Verhaltensforschung oder Grundlagen der Ethologie*. Springer-Verlag, 1978.
- A. J. Lotka. *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins Company, Baltimore, nov 1925.
- F. Lutzoni, M. Pagel, y V. Reeb. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. *Nature*, 411:937–940, 2001.
- R. MacArthur. Space Packing and Competitive Equilibrium for Many Species. *Theoretical Population Biology*, 1(1):1–11, 1970.

- C. A. Machado, E. Jouselin, F. Kjellberg, S. G. Compton, y E. A. Herre. Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig-pollinating wasps. *Proc. R. Soc. B*, 268:685–694, 2001.
- J. Mallet. The struggle for existence: how the notion of carrying capacity, k , obscures the links between demography, darwinian evolution, and speciation. *Evol. Ecol. Res.*, 14:627–665, 2012.
- T. R. Malthus. *An essay on the principle of population, or, A view of its past and present effects on human happiness: with an inquiry into our prospects respecting the future removal on mitigation of the evils which it occasions*. Roger Chew Weightman, Washington, 1st american from the 3rd london ed. edition, 1798.
- L. Margulis. Archaeal-eubacterial mergers in the origin of eukarya: Phylogenetic classification of life. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93:1071–1076, 1996.
- L. Margulis y M. F. Dolan. *Early Life – Evolution on the PreCambrian Earth*. Jones and Barlett Publishers, Sudbury, MA, 2002.
- L. Margulis y D. Sagan. *What is Life?* University of California Press, Berkeley, CA, 1995.
- L. Margulis y D. Sagan. *Microcosmos*. University of California Press, Berkeley, CA, 1997.
- L. Margulis y D. Sagan. *Acquiring Genomes: A Theory of the Origin of Species*. Basic Books, New York, NY, 2002.
- R. M. May. Models for two interacting populations. In R. M. May y A. R. McLean, editors, *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, pages 78–104, Oxford, UK, 1981. Oxford Univesity Press.
- E. A. McGehee y E. Peacock-López. Turing patterns in a modified Lotka-Volterra model. *Physics Letters, Section A: General, Atomic and Solid State Physics*, 342(1-2):90–98, 2005.
- E. A. McGehhe, N. Schutt, D. A. Vasquez, y E. Peacock-Lopez. Bifurcations, and Temporal and Spatial Patterns of a Modified Lotka–Volterra Model. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 18(08):2223–2248, 2008.
- M. Merechowsky. *The Cell in Development and Heredity*. In Wilson [1925], 1925.

- S. Merino. *Diseñados por la enfermedad: El papel del parasitismo en la evolución de los seres vivos*. Editorial Síntesis, Madrid, 2013.
- M. R. Miller, A. White, y M. Boots. The evolution of parasites in response to tolerance in their host: the good, the bad, and apparent commensalism. *Evolution*, 60:945–956, 2006.
- E. A. Minchin. *The Cell in Development and Heredity*. In Wilson [1925], 1925.
- J. F. Moxnes y K. Hausken. The population dynamics of potato cyst nematodes. *Ecological Modelling*, 207(2-4):339–348, 2007.
- A. Moya y J. Peretó. *Simbiosis: Seres que evolucionan juntos*. Editorial Síntesis, Madrid, 2011.
- A. Moya, J. Peretó, R. Gil, y A. Latorre. Learning how to live together: genomic insights into prokaryote-animal symbioses. *Nature Reviews Genetics*, 9:218–229, 2008.
- U. G. Mueller, T. R. Schultz, C. R. Currie, R. M. M. Adams, y D. Malloch. The origin of the attine ant-fungus mutualism. *Q Rev Biol*, 76:169–197, 2001.
- U. G. Mueller, N. M. Gerardo, D. K. Aanen, D. L. Six, y T. R. Schultz. The evolution of agriculture in insects. *Ann. Rev. Ecol. Evol. S.*, 36:563–595, 2005.
- J. D. Murray. *Mathematical Biology I. An Introduction*. Springer-Verlag, Berlin, 3rd edition, 2007.
- J. D. Murray. *Mathematical Biology II. Spatial Models and Biomedical Applications*. Springer-Verlag, Berlin, 3rd edition, 2011.
- A. K. Nandi, A. Bhadra, A. Sumana, S. A. Deshpande, y R. Gadagkar. The evolution of complexity in social organization—A model using dominance-subordinate behavior in two social wasp species. *Journal of Theoretical Biology*, 327:34–44, 2013.
- C. Neuhauser y J. E. Fargione. A mutualism-parasitism continuum model and its application to plant-mycorrhizae interactions. *Ecological Modelling*, 177(3-4):337–352, 2004.
- M. A. Nowak, C. E. Tarnita, y E. O. Wilson. A Meta-Analysis of Competition in Field Experiments. *Nature*, 466:1057–1062, 2010.

- C. E. P. Nunes, P. K. Maruyama, M. Azevedo-Silva, y M. Sazima. Parasitoids Turn Herbivores into Mutualists in a Nursery System Involving Active Pollination. *Current Biology*, 28(6):980–986.e3, 2018.
- H. T. Odum y W. C. Allee. A Note on the Stable Point of Populations Showing Both Intraspecific Cooperation and Disoperation. *Ecology*, 35:95–97, 1954.
- J. Offenberg. Balancing between mutualism and exploitation: the symbiotic interaction between *Lasius* ants and aphids. *Behav Ecol Sociobiol*, 49:304–310, 2001.
- A. Okubo. *Diffusion and Ecological Problems*. Springer-Verlag, New York, 2001.
- M. H. Olson. Intuition and the Logistic Equation. *Trends Ecol.Evol.*, 7(9)(9): 314, 1992.
- M. J. H. V. Oppen, J. . C. . Mieog, C. A. Sánchez, y K. E. Fabricius. Diversity of algal endosymbionts (zooxanthellae) in octocorals: the roles of geography and host relationships. *Mol Ecol*, 14:2403—2417, 2005.
- J. Ortega y Gasset. *La rebelión de las masas*. Espasa Libros, Barcelona, 44th edition, 2013.
- R. Pearl y L. J. Reed. On the Rate of Growth of the Population of the United States Since 1790 and its Mathematical Representation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 6(6):275–288, 1920.
- O. Pellmyr, J. Leebens-Mack, y C. J. Huth. Non-mutualistic yucca moths and their evolutionary consequences. *Nature*, 380:155–156, 1996.
- G. A. Polis. The Evolution and Dynamics of Intraspecific Predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12(1):225–251, 1981.
- S. Prieto-Benítez, J. L. Yela, y L. Giménez-Benavides. Ten years of progress in the study of *Hadena*-Caryophyllaceae nursery pollination. A review in light of new Mediterranean data. *Flora*, 232:63–72, 2017.
- M. Riipi, R. V. Alatalo, L. Lindström, y J. Mappes. Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature*, 413: 512–514, 2001.
- D. I. Rubenstein. *On Predation, Competition, and the Advantages of Group Living*, pages 205–231. Springer US, Boston, MA, 1978.

- J. L. Sachs y E. L. Simms. Pathways to mutualism breakdown. *TREE*, 21: 585–592, 2006.
- J. L. Sachs, U. G. Mueller, T. P. Wilcox, y J. J. Bull. The Evolution of Cooperation. *The Quarterly Review of Biology*, 79:135–160, 2004.
- J. L. Sachs, R. G. Skophammer, y J. U. Regus. Evolutionary transitions in bacterial symbiosis. *PNAS*, 108:10800–10807, 2011.
- A. Sáez, C. L. Morales, L. Y. Ramos, y M. A. Aizen. Extremely frequent bee visits increase pollen deposition but reduce drupelet set in raspberry. *Journal of Applied Ecology*, 51(6):1603–1612, 2014.
- L. Sagan. On the origin of mitosing cells. *J. Theor. Biol.*, 14:255–274, 1967.
- H. Sakata. How an ant decides to prey on or to attend aphids. *Res. Popul. Ecol.*, 36:45–51, 1994.
- A. Saltelli. Making best use of model evaluations to compute sensitivity indices. *Computer Physics Communications*, 145(2):280 – 297, 2002.
- A. Saltelli, P. Annoni, I. Azzini, F. Campolongo, M. Ratto, y S. Tarantola. Variance based sensitivity analysis of model output. design and estimator for the total sensitivity index. *Computer Physics Communications*, 181(2):259 – 270, 2010.
- J. Sampedro. *Deconstruyendo a Darwin - Los enigmas de la evolución a la luz de la nueva genética*. Booket Ciencia - Drakontos. Crítica S.L., Barcelona, 2002.
- T. R. Schultz y S. G. Brady. Major evolutionary transitions in ant agriculture. *PNAS*, 105:5435—5440, 2008.
- L. A. Segel y J. L. Jackson. Dissipative structure: An explanation and an ecological example. *Journal of Theoretical Biology*, 37(3):545–559, 1972.
- A. W. Shingleton y D. L. Stern. Molecular phylogenetic evidence for multiple gains or losses of ant mutualism within the aphid genus *Chaitophorus*. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 26:26–35, 2002.
- J. Shykoff y O. Kaltz. Phenotypic Changes in Host Plants Diseased by *Microbotryum violaceum*: Parasite Manipulation, Side Effects, and Trade-offs. *International Journal of Plant Sciences*, 159(2):236–243, 1998.

- I. Sobol'. Global sensitivity indices for nonlinear mathematical models and their monte carlo estimates. *Mathematics and Computers in Simulation*, 55(1):271 – 280, 2001. The Second IMACS Seminar on Monte Carlo Methods.
- B. Stadler y A. F. G. Dixon. Ecology and evolution of aphid-ant interactions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36:345–372, 2005.
- P. A. Stephens, W. J. Sutherland, y R. P. Freckleton. What Is the Allee Effect? *Oikos*, 87:185–190, 1999.
- S. H. Strogatz. *Nonlinear Dynamics and Chaos*. Addison-Wesley Publishing Company, 1994.
- L. Stucchi y D. Vasquez. Pattern formation induced by a differential shear flow. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 87(2), 2013.
- L. Stucchi, L. Giménez-benavides, y J. Galeano. The role of parasitoids in a nursery-pollinator system : A population dynamics model. *Ecological Modelling*, 396(December 2018):50–58, 2019.
- M. Stucchi y J. Figueroa. La avifauna de las islas Lobos de Afuera y algunos alcances sobre su biodiversidad. *Asociación Ucumari. Reporte de Investigación N° 2*, 2006.
- G. Q. Sun, G. Zhang, Z. Jin, y L. Li. Predator cannibalism can give rise to regular spatial pattern in a predator-prey system. *Nonlinear Dynamics*, 58 (1-2):75–84, 2009.
- C. R.-L. Tânia Nobre y D. K. Aanen. *Biology of Termites: a Modern Synthesis*, chapter Comparative Biology of Fungus Cultivation in Termites and Ants. Springer, Dordrecht, 2010.
- M. T. Tellería. *Los hongos*. Colección ¿Qué sabemos de...? CSIC, Madrid, 2011.
- A. R. Thompson. Dynamics of demographically open mutualists: immigration, intraspecific competition, and predation impact goby populations. *Oecologia*, 143:61–69, 2005.
- J. N. Thompson y O. Pellmyr. Mutualism with Pollinating Seed Parasites Amid Co-Pollinators: Constraints on Specialization. *Ecology*, 73(5):1780–1791, 1992.

- E. Toby Kiers, T. M. Palmer, A. R. Ives, J. F. Bruno, y J. L. Bronstein. Mutualisms in a changing world: An evolutionary perspective. *Ecology Letters*, 13(12):1459–1474, 2010.
- C. Toft y S. G. E. Andersson. Evolutionary microbial genomics: insights into bacterial host adaptation. *Nat Rev Genet.*, 11:465–475, 2010.
- T. Towanda y E. V. Thuesen. Ectosymbiotic behavior of cancer gracilis and its trophic relationships with its host phacellophora camtschatica and the parasitoid hyperia medusarum. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 315:221–236, 2006.
- P. Turchin. *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press, 2003.
- I. Vallet-Gely, B. Lemaitre, y F. Boccard. Bacterial strategies to overcome insect defences. *Nature Reviews Microbiology*, 6:302–313, 2008.
- P. F. Verhulst. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondance Mathématique et Physique*, (10):113–121, 1838.
- V. Volterra. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118:558–60, 1926.
- V. Volterra. Variations and Fluctuations of the Number of Individuals in Animal Species living together. *ICES Journal of Marine Science*, 3(1):3–51, 1928.
- E. P. W. 'The Evolution of Virulence: A Unifying Link Between Parasitology and Ecology. *Journal of Parasitology*, 81:659–669, 1995.
- A. R. Wallace. *Darwinism: An Exposition of the Theory of Natural Selection With Some of its Applications*. Macmillan and Co., London y New York, 1889.
- A. R. Weeks, M. Turelli, W. R. Harcombe, K. T. Reynolds, y A. A. Hoffmann. From parasite to mutualist: Rapid evolution of wolbachia in natural populations of drosophila. *PLoS Biol.*, 5:997–1005, 2007.
- A. Westerbergh y J. Westerbergh. Interactions between Seed Predators/Pollinators and Their Host Plants: A First Step Towards Mutualism? *Oikos*, 95(2):324–334, 2001.
- A. White y R. G. Bowers. Adaptive dynamics of Lotka-Volterra systems with trade-offs: The role of interspecific parameter dependence in branching. *Mathematical Biosciences*, 193(1):101–117, 2005.

- T. P. Wilcox. Large-subunit ribosomal rna systematics of symbiotic dinoflagellates: Morphology does not recapitulate phylogeny. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 10:436–448, 1998.
- E. B. Wilson. *The Cell in Development and Heredity*. Macmillan, New York, 1925.
- E. O. Wilson. *The insect societies*. Belknap Press, 1971.
- D. H. Wise. Cannibalism, Food Limitation, Intraspecific Competition, and the Regulation of Spider Populations. *Annu. Rev. Entomol.*, 51:441–465, 2006.
- L. Wolfe. Why Alien Invaders Succeed: Support for the Escape from Enemy Hypothesis. *American Naturalist*, 160(6):705–711, 2002.
- D. H. Wright. A simple, stable model of mutualism incorporating handling time. *Am. Nat.*, 134:664–667, 1989.
- J. Wright y T. Meagher. Selection on floral characters in natural Spanish populations of *Silene latifolia*. *Journal of evolutionary Biology*, 17(2):382–395, 2004.
- V. I. Yukalov, E. P. Yukalova, y D. Sornette. Modeling symbiosis by interactions through species carrying capacities. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 241(15):1270–1289, 2012.

Índice de tablas

- 1.1. Interacciones ecológicas en función de los signos 39
- 2.1. Transiciones de estado a partir de una mutación 95
- 3.1. Análisis de sensibilidad global para condiciones iniciales 152
- 3.2. Análisis de sensibilidad global para los parámetros del modelo . . 153
- A.1. Valores numéricos de la Figura 3.13 196
- A.2. Valores numéricos de las Figuras 3.14 y 3.17 (izquierda) 197
- A.3. Valores numéricos de la Figura 3.15 197
- A.4. Valores numéricos de las Figuras 3.16 y 3.17 (derecha) 198
- B.1. Valores numéricos de las simulaciones mostradas en las Figuras 3.27, 3.28 y 3.29 201
- B.2. Variables usadas para los parámetros del modelo indicados en la Tabla B.1. 203
- B.3. Cálculos usados para estimar los parámetros de la Tabla B.2. . . 204

Índice de figuras

1.1. Plaga de chumberas	22
1.2. Regímenes ecológicos con dos poblaciones	25
1.3. Mutualismos y comensalismo con dos poblaciones	26
1.4. Término logístico vs interacción intraespecífica directa	30
1.5. Interacción intraespecífica directa positiva	31
1.6. Saturación tipo Holling vs saturación tipo Verhulst	35
1.7. Ejemplos de transiciones ontogénicas	42
1.8. Ejemplo de transición estacional	44
1.9. Ejemplo de transición evolutiva	46
1.10. Factores que favorecen a las transiciones	53
2.1. Estudio de una población con autointeracciones	69
2.2. Estudio de dos poblaciones usando isoclinas nulas	73
2.3. Comportamientos autocatalíticos de acuerdo con la estructura de la matriz Jacobiana	75
2.4. Transiciones ecológicas según parámetros	83
2.5. Regiones permitidas y espacio de fases cuando $a_i = c_i = 0,001, r_1 =$ $r_2 = -0,5$	85
2.6. Regiones permitidas cuando $a_i \approx c_i$	87
2.7. Regiones permitidas cuando $a_i > c_i$	88
2.8. Regiones permitidas cuando $a_i < c_i$	89
2.9. Modelo evolutivo de dos especies	91
2.10. Regiones permitidas, calculadas numéricamente, para la dinámica adaptativa	101
3.1. Espacio de fases y simulaciones del modelo sin autointeracciones para competición	107

3.2. Espacio de fases y simulaciones del modelo sin autointeracciones para antagonismo	108
3.3. Espacio de fases y simulaciones del modelo sin autointeracciones para comensalismo	109
3.4. Efecto de la cooperación de las presas en la estabilidad lineal y dinámica de dos poblaciones antagonistas	110
3.5. Ciclo límite en la estabilidad lineal y dinámica de dos poblaciones antagonistas	112
3.6. Efecto de la cooperación de los depredadores en la estabilidad lineal y dinámica de dos poblaciones antagonistas	113
3.7. Efecto de la cooperación y competición en la estabilidad lineal y dinámica de dos poblaciones competitivas	114
3.8. Efecto de la cooperación en la estabilidad lineal y dinámica de dos poblaciones mutualistas obligatorias	116
3.9. Efecto de la competición en la estabilidad lineal y dinámica de dos poblaciones mutualistas obligatorias	117
3.10. Efecto de la cooperación y competición en la estabilidad lineal y dinámica de dos poblaciones mutualistas obligatorias	118
3.11. Efecto de la competición en la estabilidad lineal y dinámica de dos poblaciones mutualistas facultativas	120
3.12. Efecto de la cooperación y competición en la estabilidad lineal y dinámica de dos poblaciones mutualistas facultativas	121
3.13. Escenario de presas autocatalíticas sin interacciones intraespecíficas	125
3.14. Escenario de presas autocatalíticas con interacciones intraespecíficas, caso 1	126
3.15. Escenario de presas autocatalíticas con interacciones intraespecíficas, caso 2	127
3.16. Escenario de depredadores autocatalíticos	128
3.17. Espacios de fase para ambos escenarios	129
3.18. Simulaciones numéricas del escenario de presas autocatalíticas	130
3.19. Patrones espaciales del escenario de presas autocatalíticas	131
3.20. Simulaciones numéricas del escenario de depredadores autocatalíticos con $b_{11} = 0,001915$	133
3.21. Patrones espaciales del escenario de depredadores autocatalíticos con $b_{11} = 0,001915$	134
3.22. Simulaciones numéricas del escenario de depredadores autocatalíticos con $b_{11} = 0,001911$	135
3.23. Patrones espaciales del escenario de depredadores autocatalíticos con $b_{11} = 0,001911$	136

3.24. Larva y adulto de <i>Hadena bicruris</i>	138
3.25. Diagrama conceptual del sistema	141
3.26. Diagrama conceptual del sistema reducido	143
3.27. Dinámica poblacional con tres poblaciones	148
3.28. Dinámica poblacional con cuatro poblaciones	149
3.29. Dinámica poblacional con polinizadores adicionales	150
3.30. Efecto del parámetro b_{34} en la dinámica poblacional	151
3.31. Transiciones para cada α cuando $\beta = 0$ y $N = 500$	155
3.32. Transiciones para cada α cuando $\beta = \alpha$ y $N = 500$	156
3.33. Transiciones para cada α cuando $\beta = 0$ y $N = 50$	158
3.34. Transiciones para cada α cuando $\beta = \alpha$ y $N = 50$	159
3.35. Transiciones para todos los valores de α , β y N	160
3.36. Caso 1, poblaciones crecientemente monótonas	162
3.37. Caso 2, poblaciones con oscilaciones transitorias crecientemente monótonas	163
3.38. Caso 3, poblaciones con oscilaciones transitorias crecientemente monótonas y un régimen intermedio	164
3.39. Caso 4, poblaciones con grandes oscilaciones transitorias crecientemente monótonas	165
3.40. Caso 5, poblaciones con grandes oscilaciones transitorias crecientemente monótonas y un régimen intermedio	166
3.41. Casos ecológicos - Imágenes	173
3.42. Simulación equivalente a caso ecológico: Mariposa «Hormiguera de lunares» y hormigas	174
3.43. Simulación equivalente a caso ecológico: Hormigas y áfidos	175
3.44. Simulación equivalente a caso ecológico: Hormigas Attini y hongos	176
3.45. Simulación equivalente a caso ecológico: Angiospermas e insectos polinizadores	177