

Contenido

Lista de Figuras

Lista de Tablas

1 Resumen

2 Abstract

3	METODOLOGIA	1
3.1	Modelación matemática	1
3.1.1	Forma general	1
3.1.2	Forma específica <i>Lotka-Volterra</i>	2
3.1.3	Parametrización	4
3.1.4	Parámetros intra-poblacionales	5
3.1.5	Parámetros inter-poblacionales	5
3.2	Análisis	8
3.2.1	Criterios de Invasibilidad	9
3.2.1.1	$P \rightarrow C-R$	10
3.2.2	Zonas de Coexistencia	10
3.2.2.1	Habilidad Competitiva	11
3.2.3	Estabilidad Dinámica	12
3.2.4	Longitud de cadena trófica	12
3.3	Análisis de datos	12
4	RESULTADOS	12

4.1	Invasibilidad	12
4.1.1	$C \rightarrow R$	14
4.1.2	$P \rightarrow R$	17
4.1.3	$P \rightarrow C-R$	20
4.1.4	$C \rightarrow P-R$	24
4.1.5	Invasibilidad Mutua	29
4.2	Coexistencia	29
4.3	Longitud de Cadena trófica	34
4.4	Análisis de Datos	35
5	ANEXOS	38
5.1	Influencia de k_{ij} sobre f	38
5.1.1	Pastoreo	38
5.1.2	Captura pasiva	40
5.1.3	Captura activa	42
5.2	Influencia de las masas sobre estados de equilibrio de las comunidades receptoras	42
5.2.1	$R-C$	42
5.2.2	$R-P$	45
5.3	Derivación de Criterios y Zonas de Invasibilidad	47
5.3.1	R	47
5.3.2	$C \rightarrow R$	47
5.3.3	$P \rightarrow R$	48
5.3.4	$P \rightarrow C-R$	48
5.3.5	$C \rightarrow P-R$	48

5.4	Calculo de Equilibrio para un modelo Lotka-Volterra	49
5.5	Estabilidad Dinámica	49
5.6	Parámetros usados	50

Lista de Figuras

1	Π	7
2	Benguela	13
3	Invasibilidad R-C	16
4	Env $Z(IC2)$	18
5	Env $Z(IC2)$	19
6	Condiciones Necesarias $P \rightarrow C - R$	23
7	Env $Z(IC4)$	25
8	Condiciones Necesarias $C \rightarrow P - R$	27
9	Env $Z(IC5)$	28
10	Env I_M	30
11	Env <i>Coexistencia</i>	33
12	MTP	36
13	Empirica	37
14	$k^*, Grazing$	39
15	$f_1, Grazing$	40
16	f_1, Sit	41
17	$f_1, Active$	43
18	Equilibrio $R - Cvsm_C$	44
19	Equilibrio $R - Cvs k_{RC}$	46

Lista de Tablas

1	Comportamiento de χ_3 y χ_4 , respecto a cambios en la razón de masas usando dos formas cualitativas para la estrategia de forrajeo (fm).	21
2	Parámetros explorados en el análisis del modelo	50

1 Resumen

Dada su conexión con la tasa de metabolismo y movimiento, la masa corporal de las especies es un caracter clave que determina gran parte de la funcionalidad de la especie, en este trabajo extendemos esta línea de pensamiento al explorar como la masa coporal de las especies que componen el modulo de depredación intragruemial influencia la máxima posición trófica observada en el sistema, su camino de estructuración (secuencia de invasiones *plausibles*) y la zona de coexistencia. Derivamos criterios de coexistencia e invasibilidad en función de la masa de las especies interactuantes, encontramos que la forma de estos criterios es independiente del nivel de productividad basal, dimensión del espacio de búsqueda del depredador y estrategia de forrajeo; los cuáles sin embargo tienen una influencia cuantitativa, más aún los dos últimos influyen el comportamiento cualitativo de partes de la relación con respecto a cambios en la razón de masas depredador presa pesentes en el módulo. Debido a la influencia que ejercen sobre estos procesos la combinación de masas afecta la longitud de la cadena trófica presente en el módulo. Estos resultados sugieren prometedoras conexiones entre el proceso de ensamblaje de una comunidad y la masa corporal de las especies pesentes en el pool regional de especies y la comunidad receptora.

Palabras clave: Masa coporal, metabolismo, depredación intragremial, ensamblaje, cadena trófica

2 Abstract

The body mass of a species due to its connection with metabolic rate and movement is a key trait which determine a lot of the species functionality, in this work we extend this line of thinking further by exploring how the body mass of the species which compose an

intraguild predation module influence the maximum trophic position observed in the system and its structuration path (sequence of *plausible* invasions) and coexistence zone. We derive relations that the mass of the interacting species must fulfill in order for an assembly path to be expressed and for the existence of a positive equilibrium, the form of this relationships is found to be insensitive to changes in basal productivity, foraging dimension and strategy; but they have a quantitative influence and in the case of the latter two, they could affect the qualitative behavior of some subparts of the relationship with respect to changes in the predator prey ratios present in the module. By its influence over this processes the combination of body masses affect the food chain length that could be found in the module. This results suggests promising connections between the assembly process of a community and the body mass of the species present in the regional pool and receptor community.

Keywords: Body mass, metabolism, intraguild predation, assembly, food chain.

3 METODOLOGIA

3.1 Modelación matemática

Tomando como base el módulo de tres especies IGP - *depredación intragremial*-(descrito en ??),usamos un modelo matemático (?) para describir las interacciones entre las especies componentes (recurso, consumidor intermedio(IG presa) y depredador tope(IG depredador)). Este módulo ha sido sugerido como un sistema de complejidad suficiente para incorporar distintos mecanimos que provocan variación en la longitud de las cadenas tróficas : Inserción, Adición y Omnivorismo (?).

3.1.1 Forma general

La dinámica del systema está gobernada ,de forma general,por el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales:

Sea $N = (N_1, N_2, N_3) = (\dot{R}, \dot{C}, \dot{P}) : \mathbb{R}^3 \rightarrow \mathbb{R}^3$

$$\begin{aligned}\dot{R} &= F(R) - G(R, C) - H_R(R, C, P) \\ \dot{C} &= \epsilon_1 G(R, C) - H_C(R, C, P) - q_2 C \\ \dot{P} &= \epsilon_2 H_R(R, C, P) + \epsilon_3 H_C(R, C, P) - q_1 P\end{aligned}\tag{3.1}$$

Donde:

R :Densidad de biomasa del recurso R .

C :Densidad de biomasa del consumidor intermedio(IG prey) C .

P :Densidad de biomasa del depredador tope(IG predator) P .

F :Función que describe la dinámica poblacional del recurso R en ausencia de depredadores.

G :Función que describe la depredación ejercida por el consumidor C sobre el recurso R .

H_R :Función que describe la depredación ejercida por el depredador tope P sobre el recurso R .

H_C :Función que describe la depredación ejercida por el depredador tope P sobre el consumidor C .

ϵ_1 :Eficiencia de conversión de biomasa del recurso R en biomasa del consumidor intermedio C .

ϵ_2 :Eficiencia de conversión de biomasa del recurso R en biomasa del depredador tope P .

ϵ_3 :Eficiencia de conversión de biomasa del consumidor C en biomasa del depredador tope P .

q_1 :Tasa de pérdida de biomasa por unidad de masa del consumidor intermedio C .

q_2 :Tasa de pérdida de biomasa por unidad de masa del depredador tope P .

3.1.2 Forma específica *Lotka-Volterra*

En este caso asumimos que el recurso tiene un crecimiento logístico y que la tasa de consumo per cápita de biomasa escala linealmente con la densidad de biomasa del recurso, i.e., usamos una respuesta funcional Tipo I (?), la cual es una modificación del modelo Lotka-Volterra (?).

Definimos:

$$\begin{aligned}
r &:= r(m_R, T_R, \vartheta_R) \\
K &:= K(m_R, T_R, \vartheta_R) \\
\alpha_1 &:= \alpha_1(m_R, m_C, T_R, T_C, D_R, f_1, \vartheta_R, \vartheta_C) \\
\alpha_2 &:= \alpha_2(m_R, m_P, T_R, T_P, D_R, f_2, \vartheta_R, \vartheta_P) \\
\alpha_3 &:= \alpha_3(m_C, m_P, T_C, T_P, D_C, f_3, \vartheta_C, \vartheta_P) \\
q_1 &:= q_1(m_C, T_C, \vartheta_C) \\
q_2 &:= q_2(m_{\P}, T_P, \vartheta_P) \\
F(R) &:= rR(1 - R/K) \\
G(R, C) &:= \alpha_1 RC \\
H_R(R, C, P) &:= \alpha_2 PR \\
H_C(R, C, P) &:= \alpha_3 PC
\end{aligned} \tag{3.2}$$

Reemplazando (3.2) en (3.1) tenemos:

$$\begin{aligned}
\dot{R} &= R \left[r \left(1 - \frac{R}{K} \right) - \alpha_1 C - \alpha_2 P \right] \\
\dot{C} &= C [\epsilon_1 \alpha_1 R - \alpha_3 P - q_1] \\
\dot{P} &= P [\epsilon_2 \alpha_2 R + \epsilon_3 \alpha_3 C - q_2]
\end{aligned} \tag{3.3}$$

Donde:

r :Tasa intrínseca de producción de biomasa del Recurso R .

K :Capacidad de carga (en biomasa) del recurso R .

α_1 :Tasa por unidad de masa de búsqueda y captura de biomasa del depredador intermedio C sobre el recurso basal R .

α_2 :Tasa por unidad de masa de búsqueda y captura de biomasa del depredador tope P sobre el recurso basal R .

α_3 :Tasa por unidad de masa de búsqueda y captura de biomasa del depredador tope P sobre el depredador intermedio C .

m_R :Masa de un individuo “típico” del recurso R .

m_C :Masa de un individuo “típico” del consumidor intermedio C .

m_P :masa de un individuo “típico” del depredador tope P .

T_J :Temperatura corporal promedio de la especie J , donde J puede ser: P, C, R

ϑ_J :Clase metabólica de la especie J , donde J puede ser: P, C, R

D_J :Dimensión del espacio en el cual se desarrolla depredación sobre la presa J , donde J puede ser: R o C .

f_1 :Estrategia de forrajeo de la consumidor intermedio C .

f_2 :Estrategia de forrajeo del depredador tope P sobre R .

f_3 :Estrategia de forrajeo del depredador tope P sobre C .

Los parámetros y funciones no mencionados mantienen la descripción dada en el caso general.

3.1.3 Parametrización

Usamos relaciones alométricas derivadas previamente en la literatura basadas en relaciones biomecánicas y bioenergéticas (?????????) para exponer explícitamente la variación de los parámetros de los modelos usados con respecto a la masa corporal de las especies interactuantes, si bien la temperatura se puede incluir explícitamente en estas relaciones (véase ??) nos centraremos únicamente en la masa corporal y dejaremos los efectos de la temperatura para un futuro trabajo.

3.1.4 Parámetros intra-poblacionales

Usando las relaciones definidas en ? tenemos:

$$\begin{aligned}
 r &= r_0 m_R^{\beta_R - 1} \\
 q_1 &= q_{0,1} m_C^{\beta_C - 1} \\
 q_2 &= q_{0,2} m_P^{\beta_P - 1} \\
 K &= \kappa_0 m_R^{1 - \beta_R}
 \end{aligned} \tag{3.4}$$

β_J es el exponente que describe la variación de la tasa metabólica a nivel de individuo con la masa de la especie J , cuyo valor ha sido descrito entre $2/3 - 1$ siendo $3/4$ el asociado a una tasa metabólica basal y valores superiores a tasas metabólicas en actividad(???).

$r_0, q_{0,1}, q_{0,2}$ y κ_0 son constantes que dependen de la temperatura y la clase metabólica de las especies(e.g., endotermos o ectotermos) , κ_0 a su vez depende de la productividad del ecosistema (?).

3.1.5 Parámetros inter-poblacionales

Usando las relaciones definidas en (????) tenemos una relación para $m_j \alpha$ la tasa per cápita de búsqueda(tasa de encuentro potencial) y captura de biomasa de recurso i por parte de un depredador j , la cual depende del área buscada S_A y la tasa de éxito en la captura \aleph :

$$\begin{aligned}
 m_j \alpha &= S_A * \aleph \\
 S_A &= A_D * v_r \\
 A_D &= \begin{cases} 2d & \text{si } D_i = 2 \\ \pi d^2 & \text{si } D_i = 3 \end{cases} \\
 v_r &= \sqrt{v_i^2 + v_j^2} \\
 \aleph &= \Pi(k_{ij})
 \end{aligned} \tag{3.5}$$

A continuación detallamos cada componente de (3.5):

A_D se deriva del hecho que el la región de detección del depredador j es una $(D_i - 1)$ -

esfera independientemente de la forma de detección(?). Donde D_i es la dimensión en la cual se desarrolla la interacción la cual esta determinada por la dimensión del espacio en el cual se distribuye el recurso i .

v_r es la velocidad relativa presente entre i y j , que se interpreta como el promedio poblacional de la rapidez con la cual convergen i y j en el hábitat (?, supinfo.) , la forma dada en (3.5) asume un movimiento aleatorio por parte de ambas especies, el cual ha sido descrito previamente (?).

En ? describen la variación de la velocidad para una especie v respecto a cambios en su masa corporal de la siguiente manera:

$$\begin{aligned} v &\propto \frac{B_0 m^\beta}{Fuerza} \\ Fuerza &\propto m^{\beta_F} \\ v &= v_0 m^{\beta - \beta_F} \end{aligned} \tag{3.6}$$

v_0 es una constante que depende de la taxa y del modo de locomoción y la constante metabólica B_0 .

$k_{ij} = m_i/m_j$ es el razón de la masa del recurso con respecto al depredador , y $\Pi \in [0, 1]$ y puede tomar distintas formas(?), en este trabajo se usó la siguiente(figura 1):

$$\Pi(k_{ij}) = \frac{a}{1 + k_{ij}^\phi} \tag{3.7}$$

$a \in [0, 1]$ es una constante que determina la máxima eficiencia en la captura y $\phi > 0$ determina la forma del decaimiento de Π con respecto a k_{ij} , notar que $\lim_{k_{ij} \rightarrow +\infty} \Pi(k_{ij}) = 0$ y $\lim_{k_{ij} \rightarrow 0} \Pi(k_{ij}) = a$.

d es el radio de detección máximo a la cual un depredador de un tamaño percibe a la presa, la relación con el tamaño corporal se desprende del siguiente argumento:

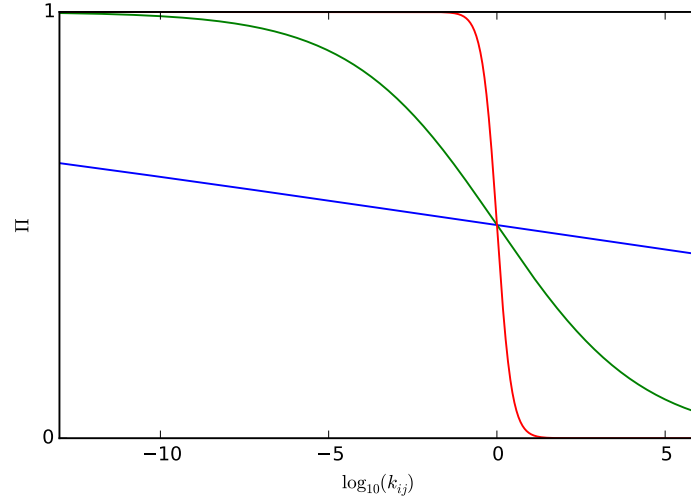


Fig. 1: Formas para Π en escala logarítmica para distintos valores de ϕ , (—) = 0.02 , (—) = 0.2 y (—) = 2 . Donde se observa que si $\phi_1 > \phi_2$ entonces $\Pi_{\phi_1}(k_{ij}) > \Pi_{\phi_2}(k_{ij})$ para $k_{ij} < 1$ y lo contrario en caso $k_{ij} > 1$

Sea η la agudeza visual del depredador j y θ el ángulo de resolución:

$$\begin{aligned}
 \tan \theta/2 &= \frac{L_j}{d} \\
 \theta &= \frac{1}{\eta} \\
 \eta &= c_a L_i^{b_a} \\
 M &= c_{lm} L^{b_{lm}}
 \end{aligned} \tag{3.8}$$

Donde:

L_i, L_j son las longitudes corporales del recurso i y depredador j respectivamente.

La última relación expresa la alometría existente entre la longitud y la masa de una especie,

$b_{lm} \approx 3$ y c_{lm} es una constante que depende de la forma y densidad de la especie (??).

$b_a \approx 1$ y c_a varia dependiendo del grupo taxonómico y el ambiente (?) .

? derivan d de la siguiente relación:

$$d = d_0(m_i m_j)^{p_d}$$

La cual es una aproximación plausible derivada de (3.8) y es la que nosotros usamos. d_0 y p_d son constantes que son influenciadas por la dimensión del espacio de búsqueda D .

Realizando algunas simplificaciones en (3.5) se llega a obtener la siguiente forma para la respectiva tasa de ataque α (?).

$$\begin{aligned} m_C \alpha_1 &= \alpha_{0,1} m_C^{p_v+2p_d(D_R-1)} f_1(k_{RC}) \\ m_P \alpha_2 &= \alpha_{0,2} m_P^{p_v+2p_d(D_R-1)} f_2(k_{RP}) \\ m_P \alpha_3 &= \alpha_{0,3} m_P^{p_v+2p_d(D_C-1)} f_3(k_{CP}) \end{aligned} \quad (3.9)$$

Donde:

p_v y p_d son exponentes que controlan como escala la velocidad de un individuo y la distancia de reacción con el tamaño corporal, respectivamente. El valor de p_d varía ligeramente con la dimensión en la cual se desarrolla la interacción (?).

La función f incorpora tanto los cambios sobre S_A como \aleph respecto a k y a su vez es dependiente de la estrategia de forrajeo(Fm) del depredador donde tres casos son considerados(?).

- Captura activa (Ac).
- Pastoreo (Gr).
- Captura pasiva-*Sit and wait*.(Sw)

$$f(k_{ij}) = \begin{cases} \sqrt{1 + k_{ij}^{2p_v}} k_{ij}^{(D_j-1)p_d} \Pi(k_{ij}) & Fm = Ac \\ k_{ij}^{p_v+(D_j-1)p_d} \Pi(k_{ij}) & Fm = Sw \\ k_{ij}^{(D_j-1)p_d} \Pi(k_{ij}) & Fm = Gr \end{cases} \quad (3.10)$$

Un análisis del comportamiento de estas funciones se detalla en anexos 5.1.

3.2 Análisis

Todos los análisis descritos a continuación se desarrollarán para el modelo descrito y con distintas combinaciones de dimensión del habitat, estrategia de forrajeo,nivel de productividad

ambiental basal y Π , las combinaciones usadas se especifican en Anexo 5.6 .

Definiendo:

$$k_{RC} = \frac{m_R}{m_C} \wedge k_{CP} = \frac{m_C}{m_P} \quad (3.11)$$

Como la *razón de masas presa-depredador*, podemos expresar m_R y m_C en función a m_P y la respectiva razón de masas, esto sumado a la parametrización empleada nos sirve para explorar los efectos que causan estos 3 parámetros sobre las propiedades del módulo. Fijando las demás constantes reducimos el espacio paramétrico se reduce a tres ejes : k_{RC}, k_{CP}, m_P (note que $k_{RP} = k_{RC}k_{CP}$).

A su vez se debe notar que aumentos en m_P para un par de k_{RC} y k_{CP} fijos, aumentan la masa de las tres especies.

3.2.1 Criterios de Invasibilidad

Se delimitaron zonas dentro del espacio paramétrico donde era posible la invasión de una de las especies sobre un sistema receptor (debido a esto se les denomina *criterios de invasibilidad*), para el sistema que estamos analizando los siguientes escenarios son posibles:

- R invade un sistema *vacío*.
- C invade un sistema conformado solo por R .
- P invade un sistema conformado solo por R .
- P invade un sistema conformado por R y C .
- C invade un sistema conformado por R y P .

En los 3 primeros escenarios la variación de la longitud de la cadena trófica involucra al mecanismo de *adición* y en el último escenario el mecanismo involucrado es el de *inserción*.

La derivación de estos criterios asume lo siguiente:

- *El sistema receptor se ha encontrado aislado por suficiente tiempo como para alcanzar un estado asintótico y que dicho estado es un punto de equilibrio.*

Esta suposición es plausible ya que se espera que los eventos de inmigración de C y P no coincidan y que la separación entre ambos sea *suficientemente* larga. Más aún en el modelo usado, en cualquier subsistema de dos especies (e.g $R - C$) la condicin inicial (e.g. $(R_0, C_0) \in R_2^+$) pertenece al dominio de atracción del punto de equilibrio. (Dado que el sistema es *volterra dissipative*)

- *La invasión se considera exitosa si es que existe un crecimiento por parte del invasor en los instantes posteriores a la invasión.* *En el caso del sistema tridimensional esta condicin es necesaria para la invasin.

Se calcularon 5 criterios de invasibilidad $\mathbf{I}_R, \mathbf{I}_{C \rightarrow R}, \mathbf{I}_{P \rightarrow R}, \mathbf{I}_{P \rightarrow C-R}, \mathbf{I}_{C \rightarrow P-R}$ y se asoció a cada uno la zona del espacio paramétrico explorado donde se cumplen, la zona asociada al criterio I se denota por $\mathbf{Z}(\mathbf{I})$.

Un ejemplo de la forma de calcular estos criterios se detalla a continuación, y los demás se especifican en 5.3

3.2.1.1 $P \rightarrow C-R$

$$\mathbf{I}_{C \rightarrow P-R} := \dot{P} > 0 \iff \epsilon_2 \alpha_2 \hat{R}_2 + \epsilon_3 \alpha_3 \hat{C}_2 > q_2 m_P \quad (3.12)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \hat{R}_2 &= \frac{q_1 m_C}{\epsilon_1 \alpha_1} \\ \hat{C}_2 &= r \left(\frac{m_C}{\alpha_1} \right) \left[1 - \frac{q_1 m_C}{\epsilon_1 \alpha_1 K} \right] \end{aligned} \quad (3.13)$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow P-R}) := \{v \in \mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow R}) / \dot{P}(v) > 0\} \quad (3.14)$$

3.2.2 Zonas de Coexistencia

Se delimitaron zonas dentro del espacio paramétrico donde el triple equilibrio $\mathbf{X} = (R^*, C^*, P^*)$ fuese positivo, \mathbf{X} tiene la propiedad de que $N(\mathbf{X}) = 0$ para N descrito en (3.1). El conjunto

de los puntos de equilibrio es denotado por E .

$$E := \{(R, C, P) \in \mathbf{R}_+^3 / N((R, C, P)) = 0\} \quad (3.15)$$

En nuestro caso las expresiones para el equilibrio son (el cálculo se detalla en 5.4):

$$R^* = \frac{K(\epsilon_3(\alpha_2 q_1 + \alpha_3 r) - \alpha_1 q_2)}{A} \quad (3.16)$$

$$C^* = \frac{K\alpha_1\alpha_2\epsilon_1 q_2 - K\alpha_2\epsilon_2(\alpha_2 q_1 + \alpha_3 r) + \alpha_3 q_2 r}{\alpha_3 A} \quad (3.17)$$

$$P^* = \frac{K\alpha_1(\alpha_2\epsilon_2 q_1 + \alpha_3\epsilon_1\epsilon_3 r) - (K\alpha_1^2\epsilon_1 q_2 + \alpha_3\epsilon_3 q_1 r)}{\alpha_3 A} \quad (3.18)$$

Donde:

$$A = K\alpha_1\alpha_2(\epsilon_1\epsilon_3 - \epsilon_2) + \alpha_3\epsilon_3 r \quad (3.19)$$

Manipulando algebraicamente C^* y P^* se deriva que la condición para que (R^*, C^*, P^*) pertenezca a R_+^3 es que se cumplan $I_{C \rightarrow P-R}$ y $I_{P \rightarrow C-R}$ en el caso que $A > 0$ y que no se cumplan ambos en caso que $A < 0$. Si $A = 0$ el sistema no posee equilibrio no trivial.

Dado lo descrito anteriormente en el caso que $A < 0$ el equilibrio no puede formarse mediante ningún camino de ensamblaje con los supuestos hechos en 3.2.1.

Denotamos :

$$\begin{aligned} E_1 &= \{n \in E / A > 0\} \\ E_2 &= \{n \in E / A < 0\} \end{aligned} \quad (3.20)$$

3.2.2.1 Habilidad Competitiva

Se puede derivar que una condición necesaria para que el sistema tenga un equilibrio estable es la siguiente:

$$\frac{q_2}{\varepsilon_2 \alpha_2} > \frac{q_1}{\varepsilon_1 \alpha_1} \quad (3.21)$$

Lo cual es equivalente a que $R_p^* < R_c^*$ que denota una mayor habilidad competitiva por parte del consumidor intermedio según la regla $R(?)$.

Con la parametrización usada para una masa de depredador tope m_P dada esta condición se reduce a

$$\frac{q_{0,2}}{\varepsilon_2 \alpha_{0,2} f_2(k_{RP})} > \frac{q_{0,1} k_{CP}^{\beta-h}}{\varepsilon_1 \alpha_{0,1} f_1(k_{RC})} \quad (3.22)$$

Donde $h = p_v + 2(D_R - 1)p_d$.

3.2.3 Estabilidad Dinámica

Se determinó la influencia sobre la estabilidad local del punto de equilibrio dentro de la zona de coexistencia, el procedimiento se detalla en 5.5.

3.2.4 Longitud de cadena trófica

Dentro de la zona de coexistencia, calculamos el valor de la máxima posición trófica MTP para el punto de equilibrio, esto es:

$$MTP = \frac{2\varepsilon_2\alpha_2R^* + 3\varepsilon_3\alpha_3C^*}{\varepsilon_2\alpha_2R^* + \varepsilon_3\alpha_3C^*} = 2 + \frac{\varepsilon_3\alpha_3C^*}{q_2} \quad (3.23)$$

3.3 Análisis da datos

En base a la red trófica de Benguela (?) y los datos de masas coporales publicados en ?. Extraemos de la red todos los triples de especies que conformen un módulo IGP y para una gradiente de valores de κ_0 calculamos la proporción de módulos cumpliendo alguno de los criterios de invasibilidad o coexistencia respectivamente.

4 RESULTADOS

4.1 Invasibilidad

Dada la parametrización usada y asumiendo que los constantes metabólicas son iguales para las tres especies, es decir:

$$1. \beta_R = \beta_C = \beta_P = \beta$$

Derivamos explícitamente las siguientes condiciones para cada criterio de invasibilidad \mathbf{I} y zona $\mathbf{Z}(\mathbf{I})$ asociada a \mathbf{I} en función a k_{RC} , k_{CP} y m_P .

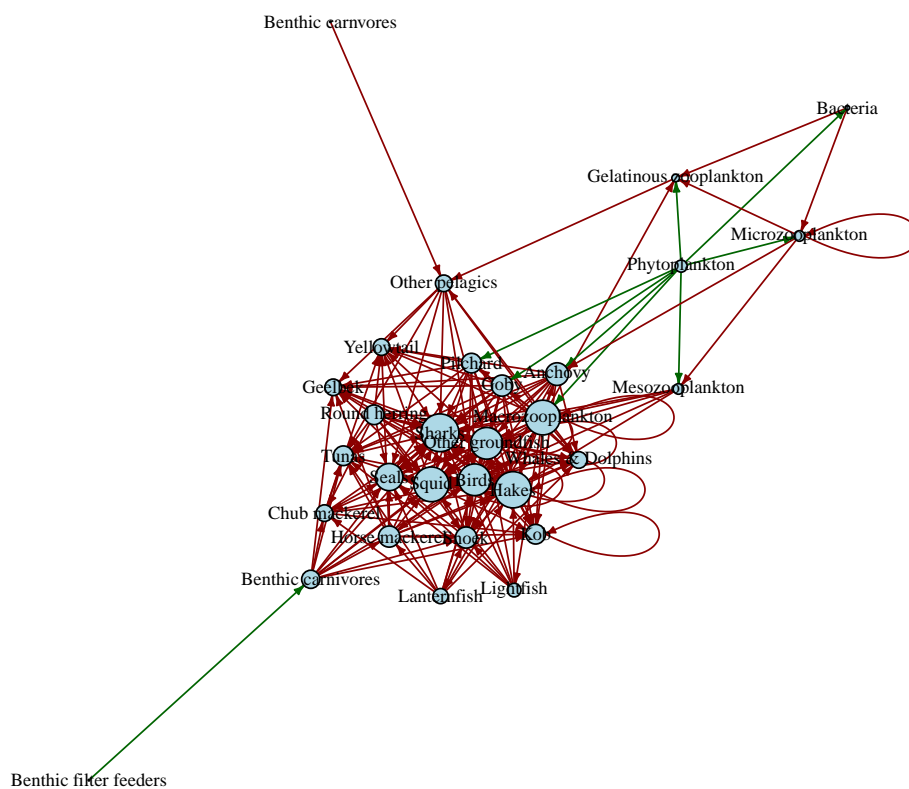


Fig. 2: Red trófica de Benguela (?)

4.1.1 $C \rightarrow R$

$$\frac{dC}{dt} > 0 \iff \mu_1 := (m_P^w > \zeta_1(k_{CP}, k_{RC}) = k_{CP}^{-w} \frac{q_{0,1}}{\chi_1}) \quad (4.1)$$

Donde:

$$\begin{aligned} h_R &= p_v + 2(D_R - 1)p_d \\ w &= h_R + 1 - 2\beta \\ \chi_1 &= \varepsilon_1 \kappa_0 \alpha_{0,1} g(k_{RC}) \\ g(k_{RC}) &= f_1(k_{RC}) k_{RC}^{1-\beta} \end{aligned} \quad (4.2)$$

Entonces:

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow R}) := \{(k_{RC}, k_{CP}, m_P) \in \mathbb{R}_+^3 / m_P^{h_R+1-2\beta} > \zeta_1(k_{RC}, k_{CP})\} \quad (4.3)$$

Denotando $m_C = m_P k_{RC}$, tomando logaritmo tenemos:

$$w \log m_C > \log q_{0,1} - \log \chi_1 = \log q_{0,1} - \log(\varepsilon_1 \kappa_0 \alpha_{0,1}) - \log g(k_{RC}) \quad (4.4)$$

Dada la relación anterior, podemos deducir la influencia de los parámetros del modelo sobre la invasibilidad de C .

Asumiendo $w > 0$ (lo cual se cumple para los valores usados de β, p_d, p_v):

Tenemos que aumentos en productividad basal κ_0 , eficiencia de conversión ε_1 y constante de tasa de búsqueda $\alpha_{0,1}$ disminuyen el valor *mínimo* de m_C para el cual la invasión es posible. Siendo más precisos estos cambios se manifiestan simplemente en traslaciones verticales del límite de invasibilidad.

Para un valor de k_{RC} fijo siempre existirá un valor de m_C para la cual la invasión es posible. La influencia de k_{RC} dependerá en principio de la estrategia de forrajeo usada por el depredador y el valor de ϕ en la probabilidad de captura. Para ilustrar tomamos el caso particular de una estrategia de forrajeo de pastoreo:

En este caso tenemos:

$$g(k_{RC}) = k_{RC}^{(D_R-1)p_d} \frac{a}{1 + k_{RC}^\phi}$$

Reemplazando en (4.4) tenemos:

$$w \log m_C > \log t_0 - h'_R \log k_{RC} + \log(1 + k_{RC}^\phi) \quad (4.5)$$

Donde $t_0 = q_{0,1}/(a\kappa_0\varepsilon_1\alpha_{0,1})$ y $h'_R = (D_R - 1)p_d$ Para un valor fijo de m_C , tenemos que valores muy pequeños de k_{RC} imposibilitan la invasión: $\log(k_{RC}) \rightarrow -\infty$ y los demás términos de la parte derecha son finitos. El máximo valor de k_{RC} para el cual la invasión es posible depende del valor de ϕ , la parte derecha de la ecuación sera creciente respecto a incrementos en k_{RC} siempre que

$$k_{RC}^\phi(\phi - h'_R) > h'_R \quad (4.6)$$

Es decir siempre que $\phi - h'_R > 0$ existirá un valor de k_{RC} a partir del cual la parte derecha de la ecuación es creciente con lo cual para un m_C fijo existirá un valor de k_{RC} sobre el cual la invasión no es posible. Más aún para $k_{RC} = (\frac{h'_R}{\phi - h'_R})^{1/\phi}$ el valor de m_C necesario para invadir es *mínimo*.

La figura 3 muestra que el comportamiento es similar para las otras estrategias de forrajeo. Un tratamiento más riguroso sobre esta similitud se detalla en 5.1. De la figura también se observa que el comportamiento es similar tanto para ambientes de búsqueda 3D y 2D, y salvo para ϕ elevados las diferencias cuantitativas no son notorias.

En particular dado que $f_1(k_{RC}) \rightarrow 0$ (cuando $k_{RC} \rightarrow 0$) y $\beta < 1$ tenemos que $\chi_1 \rightarrow 0$ ($k_{RC} \rightarrow 0$), para un valor acotado de κ_0 , y por lo tanto valores extremadamente pequeños de k_{RC} siempre serán excluidos de $\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow R})$ si mantenemos m_P y k_{CP} constante (un comportamiento análogo se observa para k_{CP} pequeños), dicho esto al aumentar k_{CP} , κ_0 y m_P el mínimo k_{RC} disminuye, asu vez dado que el impacto de m_P y k_{CP} esta influenciado por la dimensión del espacio de búsqueda esta disminución es mas fuerte para ambientes 3D.

Para valores fijos de k_{CP}, κ_0, m_P , el valor máximo de k_{RC} en $\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow R})$ dependerá del valor de ϕ y fm . Sin embargo para los distintos fm tenemos un comportamiento cualitativo similar, debido a la similitud existente entre f_1 para distintos fm (véase anexo 5.1). Dada la similitud entre g y f_1 por un tratamiento similar al descrito en anexos 5.1 podemos observar que para ϕ *suficientemente pequeño* χ_1 crece monótonamente con respecto a k_{RC} por lo tanto se observa la presencia de un valor umbral k tal que por encima de él la invasión de C es posible. A su vez para valores de ϕ *suficientemente grandes* tenemos que χ_1 presenta un valor máximo por encima del cual decrece monótonamente, es más $\chi_1 \approx ck_{RC}^{h-\phi}$ para valores de k_{RC} elevados (donde h depende de fm) y por tanto estos serían excluidos de $\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow R})$ dado que al mantener

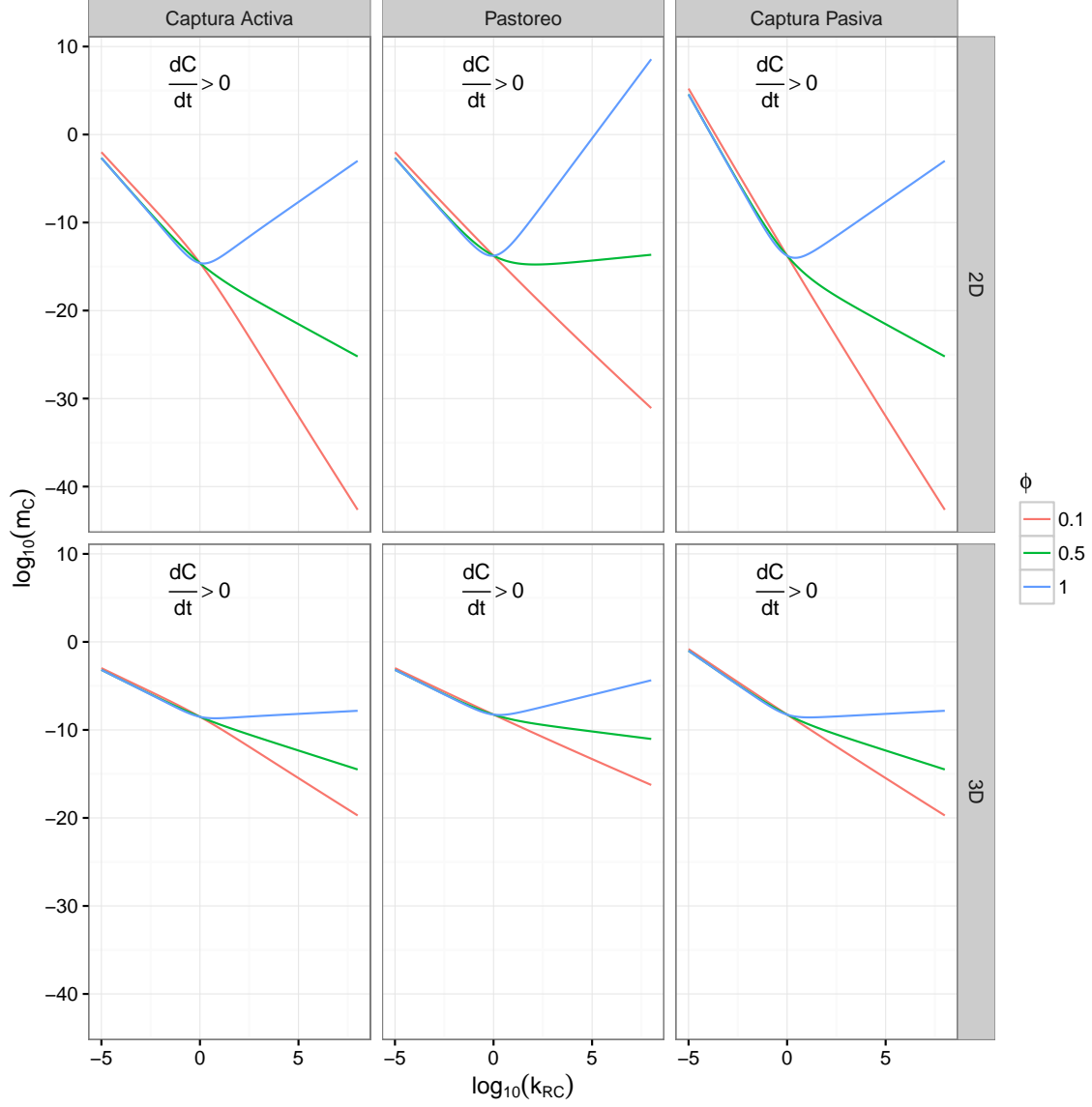


Fig. 3: *Envolturas de Invasibilidad* para el caso de el depredador intermedio C como invasor frente a una comunidad receptora formada por R . La fila superior es para espacios de búsqueda bidimensionales y la inferior tridimensionales, las columnas de izquierda a derecha cambian la estrategia de forrajeo. $k_0 = 0.1$ y $k_0 = 30$ para el caso $2D$ y $3D$ respectivamente, los valores de los otros parámetros son los descritos en el anexo 5.6

m_P y k_{CP} fijos cambios en k_{RC} simplemente indican cambios en la masa de m_R podemos interpretar estos resultados de la siguiente manera, sin importar ϕ , m_R tiene que tener un tamaño mínimo el cual permita a C invadir, esto debido al hecho que m_R influencia la capacidad de carga de R , y por ende la energía disponible a C al momento de la invasión, sin embargo valores elevados de m_R son inviables para C para ϕ *suficientemente grandes* ya que en estos casos a pesar de que el sistema presenta una gran cantidad de energía disponible, debido a la baja probabilidad de captura de R por parte de C no se traducen en aumentos en biomasa de C , es decir lo importante para C al momento de la invasión no solamente es la energía total presente en el sistema sino que ésta se encuentre en una *forma* que pueda ser explotada por C .

Si mantenemos κ_0 , k_{CP} y k_{RP} fijos, observamos que para que sea posible la invasión de C , m_P tiene que superar un valor dado. Dado que aumentos en m_P para razón de masas fijos implican aumentos en las masas de R y C respectivamente, esto nos dice que existe un tamaño de C y R por encima del cual la invasión de C es posible.

La dimensión del espacio de búsqueda afecta positivamente en la mayoría de los casos a χ_1 (si asociamos cambios en κ_0 , y con $k_{RC} > 10^{-30}$), sin embargo debido a que también influencia positivamente a h_R su impacto total sobre la invasibilidad puede ser negativo para valores elevados de k_{RC} (i.e., cuando el mínimo k_{RC} necesario para la invasión es elevado, como se da para k_{CP} y m_P pequeños), siendo más precisos siempre que $\frac{q_{0,1}}{\chi_1} > 1$ en ambientes $2D$ tenemos que el impacto es positivo, pero para $\frac{q_{0,1}}{\chi_1} < 1$ el impacto es negativo si $(\frac{q_{0,1}}{\chi_1})^{\frac{1+h_2D-2\beta}{1+h_3D-2\beta}} > (\frac{q_{0,1}}{\chi_1})^{2D}$.

La figura 4 muestra las distintas zonas de invasibilidad que se forman, para las distintas combinaciones de parámetros explorados.

4.1.2 $P \rightarrow R$

$$\frac{dP}{dt} > 0 \iff \mu_2 := (m_P^{h_R+1-2\beta} > \zeta_2(k_{RC}, k_{CP}) = \frac{q_{0,2}}{\chi_2}) \quad (4.7)$$

Donde:

$$\chi_2 = \varepsilon_2 \kappa_0 \alpha_{0,2} f_2(k_{RP}) k_{RP}^{1-\beta} \quad (4.8)$$

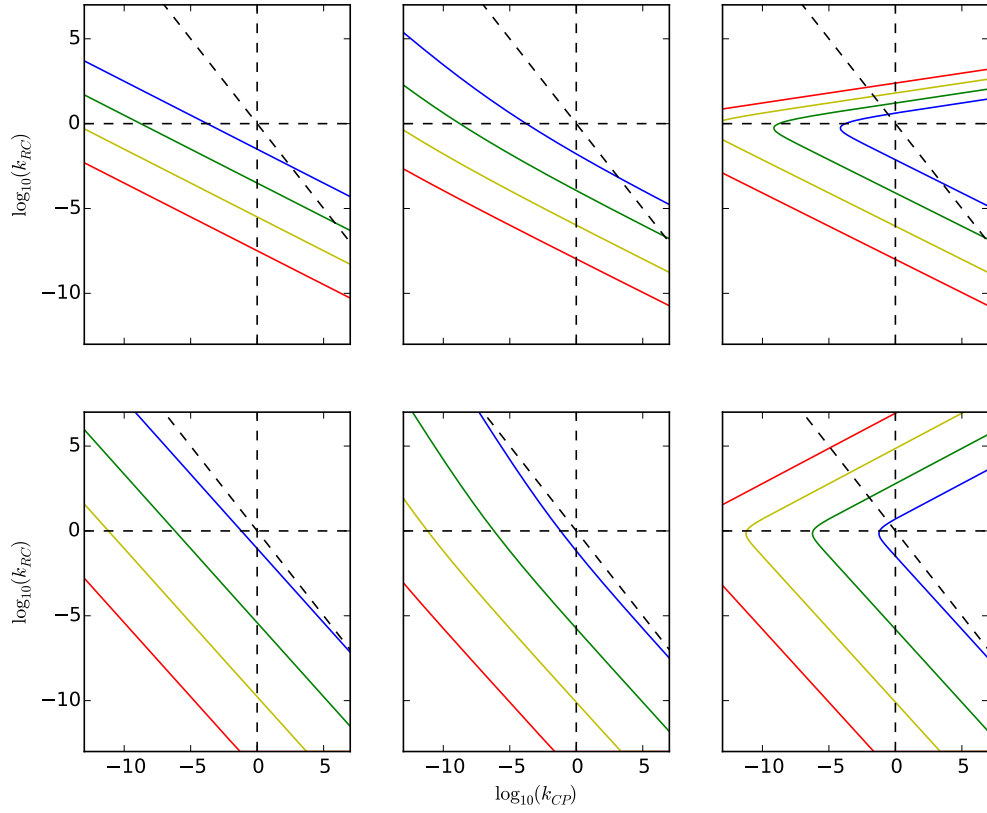


Fig. 4: *Envolturas de Invasibilidad* para el caso de el depredador intermedio C como invasor frente a una comunidad receptora formada por R . La fila superior es para espacios de búsqueda bidimensionales y la inferior tridimensionales, las columnas de izquierda a derecha aumentan el valor de ϕ , siendo 0.02, 0.2 y 2 respectivamente. Las diferentes líneas implican distintas masas de depredador m_P : (—) $10^5 kg$, (—) $1kg$, (—) $10^{-5}kg$ y (—) para $10^{-10}kg$. (---) separa las zonas donde K_{RC}, K_{CP}, k_{RP} son mayores o menores que 1 respectivamente. $k_0 = 0.1$ y $k_0 = 30$ para el caso $2D$ y $3D$ respectivamente, los valores de los otros parámetros son los descritos en el anexo 5.6

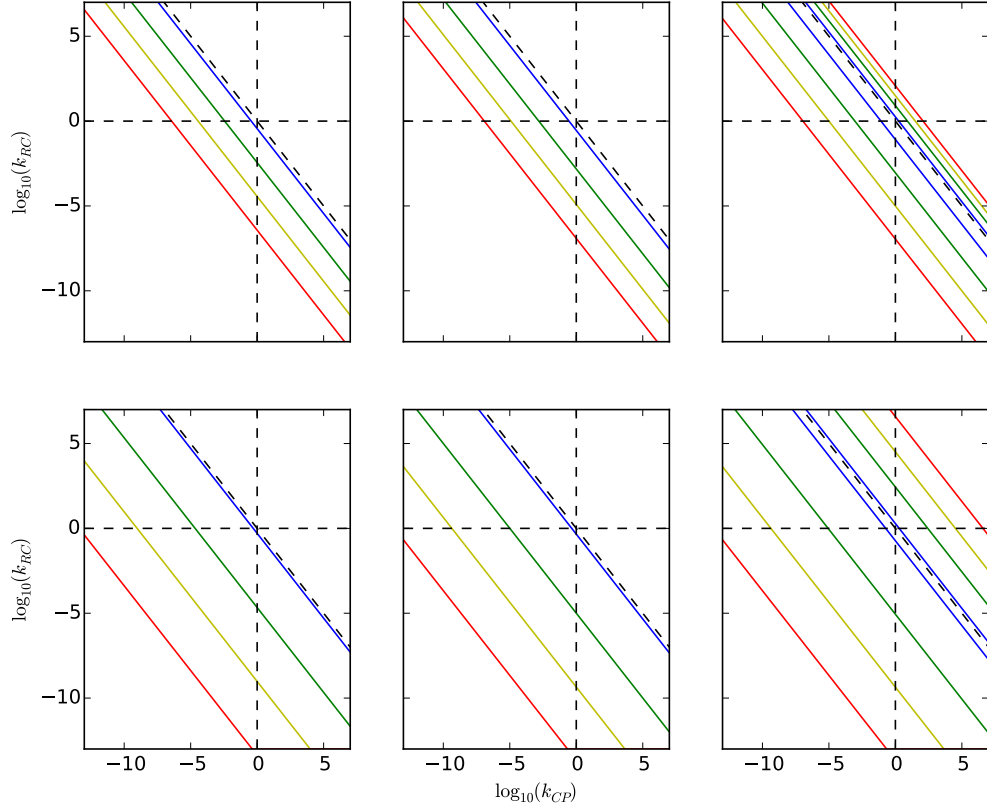


Fig. 5: *Envolturas de Invasibilidad* para el caso de el depredador intermedio P como invasor frente a una comunidad receptora formada por R . Las demás especificaciones se comparten con la figura 4

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{P \rightarrow R}) := \{(k_{RC}, k_{CP}, m_P) \in \mathbb{R}_+^3 / m_P^{h_R+1-2\beta} > \zeta_2(k_{RC}, k_{CP})\} \quad (4.9)$$

El comportamiento es similar al descrito anteriormente, reemplazando k_{RC} por k_{RP} (note que $k_{RP} = k_{RC}k_{CP}$) en nuestra discusión anterior. La distintas zonas de invasibilidad se grafican en la figura 5.

En los dos casos siguientes al supuesto anterior le sumamos que la dimensión del espacio donde se distribuye tanto la recurso R y el consumidor intermedio C son el mismo, es decir: $D_R = D_C = D$ y $\alpha_{0,1} = \alpha_{0,2} = \alpha_{0,3} = \alpha$.

Definamos:

$$h = p_v + 2(D - 1)p_d \quad (4.10)$$

4.1.3 P → C-R

Dados nuestros supuestos respecto al sistema receptor tenemos que una condición necesaria para que este escenario sea posible es μ_1 , además tenemos

$$\frac{dP}{dt} > 0 \text{ sss } \mu_3 := (\gamma_1 = \chi_3 + \chi_4 - q_{0,2} > 0 \wedge m_P^{h+1-2\beta} > \zeta_3(k_{RC}, k_{CP}) = \frac{\chi_4}{\chi_3 + \chi_4 - q_{0,2}} \zeta_1) \quad (4.11)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \chi_3 &= \chi_2 \zeta_1 \\ \chi_4 &= \frac{\varepsilon_3 \alpha_{0,3} r_0 f_3(k_{CP}) k_{CP}^{\beta-h}}{\alpha_{0,1} f_1(k_{RC}) k_{RC}^{1-\beta}} \end{aligned} \quad (4.12)$$

Por lo tanto la invasión es posible si y solo si:

$$\mu_1 \wedge \mu_3 \quad (4.13)$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{P \rightarrow C-R}) := \{(k_{RC}, k_{CP}, m_P) \in \mathbb{R}_+^3 / \mu_1 \wedge \mu_3\} \quad (4.14)$$

A diferencia de los dos casos anteriores la complejidad de esta expresión imposibilita un análisis a la misma profundidad que el descrito anteriormente, y simplemente nos referimos a ciertos casos particulares.

La primera de las condiciones es:

$$\chi_3 + \chi_4 > q_{0,2} \quad (4.15)$$

Multiplicando la desigualdad anterior por $m_P^{\beta-1}$ tenemos:

$$\varepsilon_2 \alpha_2 R^* + \varepsilon_3 \alpha_3 \frac{r}{\alpha_1} > q_2 \quad (4.16)$$

Donde R^* es el valor de equilibrio del recurso basal en el subsistema $R - C$, y para cualquier equilibrio C^* de dicho sistema tenemos que $C^* < \frac{r}{\alpha_1}$. Por lo tanto la expresión anterior nos da una tasa máxima de consumo por parte del invasor P , esta relación concuerda con la intuición de la existencia de un nivel de energía mínimo para la invasión de P , y donde $\chi_3 + \chi_4$ está relacionado con la máxima energía disponible para el invasor P .

Tabla 1: Comportamiento de χ_3 y χ_4 , respecto a cambios en la razón de masas usando dos formas cualitativas para la estrategia de forrajeo (fm).

Escenario	Monótonas	Unimodales
$\lim_{k_{CP} \rightarrow \infty} \chi_3$	$+\infty$	0
$\lim_{k_{CP} \rightarrow \infty} \chi_4$	$+\infty$	0
$\lim_{k_{RC} \rightarrow \infty} \chi_4$	0	$+\infty$
$\lim_{k_{CP} \rightarrow 0} \chi_3$	0	0
$\lim_{k_{CP} \rightarrow 0} \chi_4$	0	0
$\lim_{k_{RC} \rightarrow 0} \chi_4$	$+\infty$	$+\infty$

En general tenemos, reemplazando en (4.12).

$$\begin{aligned}\chi_3 &= a_0 \frac{f_2(k_{RP})}{f_1(k_{RC})} k_{CP}^{\beta-h} \\ \chi_4 &= a_1 \frac{f_3(k_{CP})}{f_1(k_{RC})} \frac{k_{CP}^{\beta-h}}{k_{RC}^{1-\beta}}\end{aligned}\tag{4.17}$$

Donde :

$$\begin{aligned}a_0 &= \frac{\varepsilon_2 \alpha_{0,2} q_{0,1}}{\varepsilon_1 \alpha_{0,1}} \\ a_1 &= \frac{\varepsilon_3 \alpha_{0,3} r_0}{\alpha_{0,1}}\end{aligned}\tag{4.18}$$

Definiendo $g_1 := f_1 k_{RC}^{1-\beta}$, $g_2 := f_2 k_{CP}^{\beta-h}$, $g_3 := f_3 k_{CP}^{\beta-h}$, para ϕ *suficientemente pequeño* tenemos que las tres funciones son monótonas y para ϕ *suficientemente grande* tenemos que son *unimodales*.

En el siguiente argumento siempre que nos referimos al comportamiento respecto a una razón de masas, mantenemos el otro fijo.

En el caso que las funciones sean monótonas tenemos que la condición se cumple para k_{CP} suficientemente grande o k_{RC} suficientemente pequeño, y no se cumple para k_{CP} suficientemente pequeños. En el segundo caso la condición no se cumple si k_{CP} es demasiado grande o pequeño y se cumple si k_{RC} es suficientemente pequeño o grande.

A su vez tenemos:

$$\lim_{k_{RC} \rightarrow \infty} \chi_3 = a_0 k_{CP}^{\beta-h-\phi} \lim_{k_{RC} \rightarrow \infty} \frac{h_2(k_{RP})}{h_1(k_{RP})} \quad (4.19)$$

Donde $h_i = \frac{f_i}{\Pi_i}$ y en el caso específico de la combinación de estrategias $Gr - Gr - Ac$ tenemos: $\lim_{k_{RC} \rightarrow +\infty} \chi_3 = a_0 k_{CP}^{\beta-h+(D-1)p_d-\phi}$ luego para funciones monótonas la condición se cumple para k_{RC} *suficientemente grande* y k_{CP} fijo siempre que $k_{CP}^{\beta-h+(D-1)p_d-\phi} > \frac{q_{2,0}}{a_0}$, esta última condición esta influenciada por la dimensión del espacio de búsqueda ya que existen valores de ϕ ($\phi \in]0.09, 0.28[$) para los que $\beta - h + (D - 1)p_d - \phi > 0$ en espacios $2D$ y menor que cero para espacios $3D$. Las otras dos combinaciones de estrategias se comportan de forma similar.

Para valores intermedios la situación es más difícil de describir y nos referimos a la figura 6, donde se observa que el comportamiento asintótico en cierta manera se manifiesta a este nivel, teniendo para valores pequeños de ϕ y k_{RC} fijo un valor de k_{CP} a partir del cual la condición se cumple, y caso contrario a valores altos de ϕ , a su vez para k_{CP} fijo tenemos un valor de k_{RC} debajo del cual la condición se cumple. Para ϕ elevado y k_{RC} elevado tenemos que la condición se cumple aún para k_{CP} pequeños. A su vez se observan las diferencias cuantitativas existentes entre espacios de búsqueda de diferente dimensión y distintas estrategias de forrajeo las cuales como se mencionó previamente comparten en gran medida el comportamiento cualitativo respecto a cambios en la razón de masas.

En el caso de la segunda condición, dado que μ_1 es una condición necesaria, tenemos que los valores de k_{RC}, k_{CP}, m_P son tales que es posible la invasión de C (es decir todas las restricciones descritas para la invasión de C ya se aplican, en particular κ_0 afecta positivamente el cumplimiento de esta condición), es decir $m_P^{1+h-2\beta} > \zeta_1$, y en este caso tendríamos que la condición se seguiría cumpliendo siempre que $\frac{\chi_4}{\chi_3 + \chi_4 - q_{0,2}} \leq 1$ y una condición suficiente para que se cumpla es $\chi_3 \geq q_{0,2}$, lo que se traduce biológicamente a que todas las necesidades energéticas del invasor son cubiertas por el recurso R .

Usando la tabla desarrollada anteriormente vemos que dependiendo de la forma de las funciones, se seleccionan distintos valores de k_{CP} y k_{RC} . Para funciones monótonas para k_{RC} fijo existe un k_{CP} a partir del cual la condición se cumple, y en el caso de funciones unimodales la condición no se cumple para k_{CP} *suficientemente grande o pequeño*. Tomando igual que en

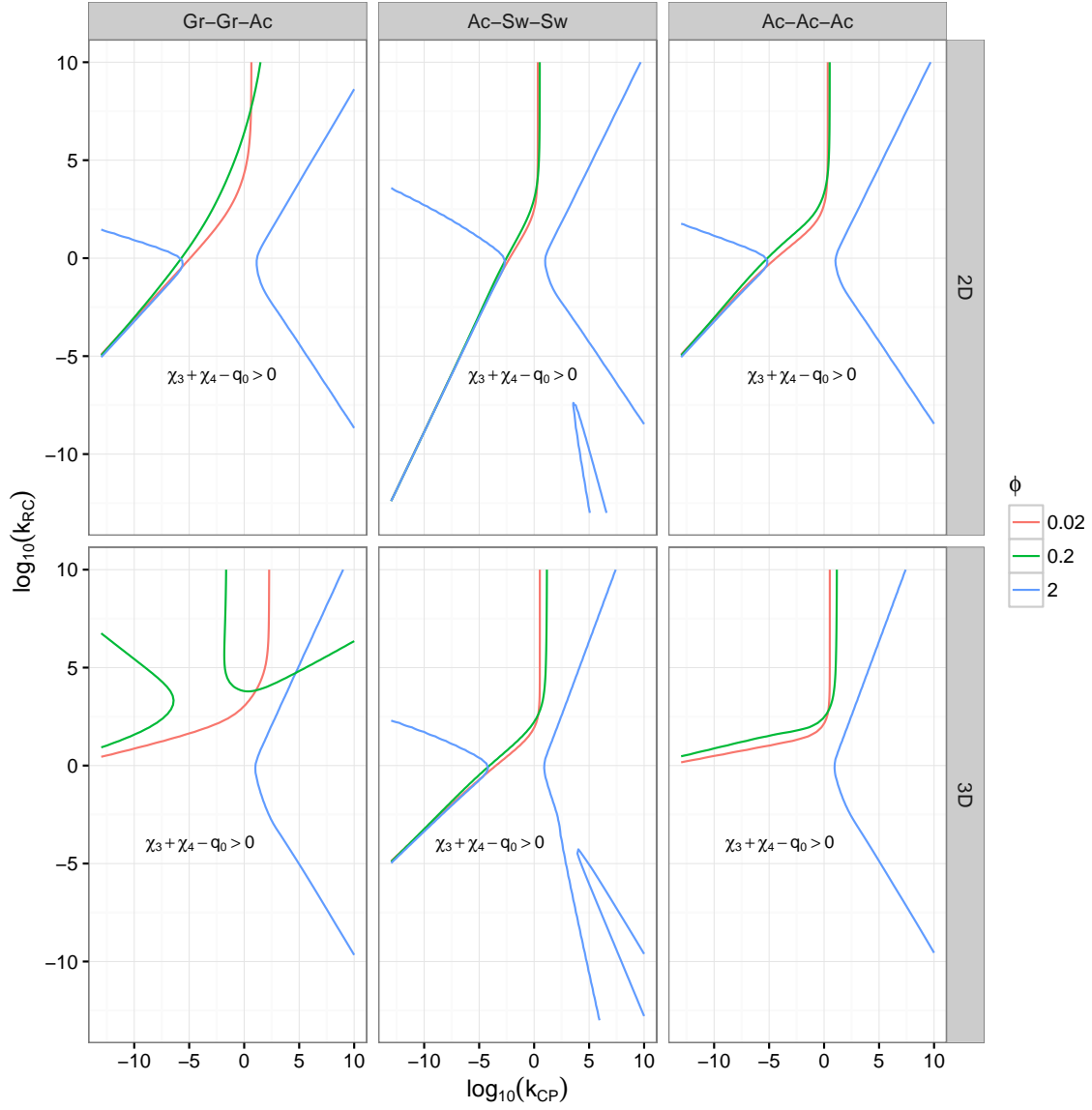


Fig. 6: Condiciones necesarias para la invasibilidad del depredador tope P sobre el subsistema $C - R$. La fila superior se refiere a ambientes 2D y la inferior a 3D. $k_0 = 0.1, 30$ en ambientes 2D y 3D respectivamente.

el caso anterior la combinación de estrategias de forrajeo $Gr - Gr - Ac$ tenemos que

$$\lim_{k_{RC} \rightarrow 0} \chi_3 = a_0 k_{CP}^{\beta-h+(D-1)p_d} \quad \wedge \quad \lim_{k_{RC} \rightarrow +\infty} \chi_3 = a_0 k_{CP}^{\beta-h+(D-1)p_d-\phi} \quad (4.20)$$

Denotando $u_1 = \beta - h + (D-1)p_d$ tenemos que $u_1 > 0$ para espacios de búsqueda $2D$ y menor que cero en espacios $3D$ por tanto tenemos que la condición se cumple para k_{RC} pequeños, en espacios $2D$ siempre que k_{CP} es suficientemente grande y lo contrario ocurre en ambientes $3D$ donde se requiere que k_{CP} sea pequeño. De forma similar podemos analizar el comportamiento para un k_{CP} fijo cuando k_{RC} es elevado, para ϕ pequeños tenemos que la condición es análoga a la anterior, se cumple en $2D$ para k_{CP} elevados y en $3D$ a k_{CP} bajos; para ϕ grande tenemos que la condición se cumple siempre que k_{CP} es suficientemente pequeño.

En caso que esta condición no se cumpla, la masa m_P necesaria para cumplir la condición será mayor que en el caso de la invasión de C a R .

Este criterio comparte una propiedad cualitativa con los dos anteriores, siempre que el par de razón de masas cumplan con la primera condición existirá un valor de m_P por encima del cual la invasión es posible. Curvas de nivel para distintos valores de m_P se representan en la figura 7, donde se aprecia que el espacio de combinaciones posibles de razón de masas para los cuales la invasión es posible aumenta con respecto a m_P (un comportamiento similar se observa respecto a κ_0).

4.1.4 $C \rightarrow P-R$

Análogamente al caso anterior tenemos que una condición necesaria es μ_2 , además definiendo

$$c_\varepsilon = \frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1 \varepsilon_3} \quad (4.21)$$

$$\frac{dC}{dt} > 0 \text{ sss } \mu_4 := (\gamma_2 = \chi_3 + c_\varepsilon \chi_4 - q_{0,2} < 0 \vee m_P^{h+1-2\beta} < \zeta_4(k_{RC}, k_{CP}) = \frac{c_\varepsilon \chi_4}{\chi_3 + c_\varepsilon \chi_4 - q_{0,2}} \zeta_2) \quad (4.22)$$

Por lo tanto:

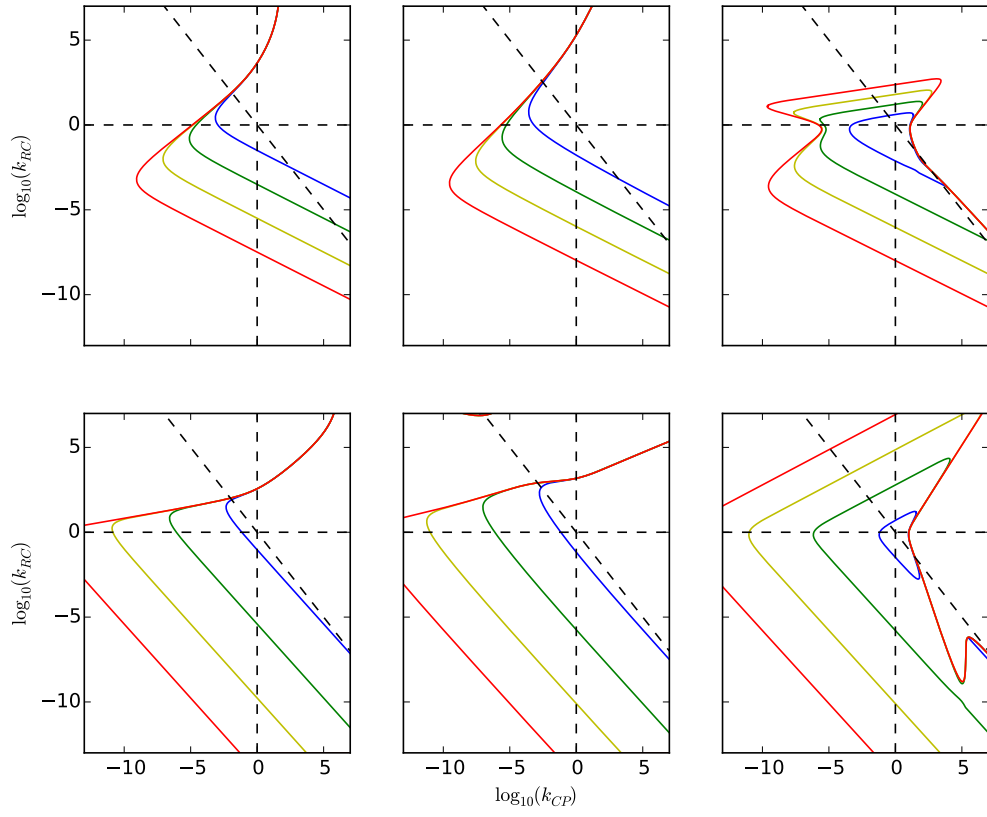


Fig. 7: *Envolturas de Invasibilidad* para el caso de el depredador tope P como invasor frente a una comunidad receptora formada por $R - C$. Las demás especificaciones se comparten con la figura 4

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow P-R}) := \{(k_{RC}, k_{CP}, m_P) \in \mathbb{R}_+^3 / \mu_4 \wedge \mu_3\} \quad (4.23)$$

La primera de las condiciones es :

$$\chi_3 + c\chi_4 < q_{2,0} \quad (4.24)$$

Por lo tanto el comportamiento de esta condición respecto a cambios en los razón de masas es análogo al descrito para el caso anterior (invirtiendo las zonas de cumplimiento y no cumplimiento de la condición). A su vez si $c > 1$ el cumplimiento de esta condición implica el incumplimiento del criterio anterior.

Para la segunda condición igual que en el criterio anterior tenemos que μ_2 es una condición necesaria y por ende los k_{RC}, k_{CP} y m_P son tales que la invasión de P a R es posible, luego una condición necesaria para la inserción de C es:

$$q_{0,2} > \chi_3 \quad (4.25)$$

Por lo tanto el comportamiento es el contrario al descrito para el criterio anterior donde teníamos que $q_{0,2} < \chi_3$ era una condición suficiente para la invasión de P . Una propiedad que resaltar es el hecho que para valores de ϕ bajos k_{CP} elevados (es decir individuos de C con una gran masa) conllevan al fracaso en la invasión debido a que conllevan a una mayor tasa de ataque del depredador P , sin embargo esto no ocurre para ϕ suficientemente grandes donde las funciones se vuelven *unimodales* y la mayor tasa de ataque se observa a valores de k_{CP} intermedios. En la figura 8 se representa esta relación.

Este criterio difiere de los anteriores debido a que los razón de masas en este caso no determinan un valor de m_P mínimo sino máximo, es decir para razón de masas fijos que además no cumplen con la primera de las condiciones existe un valor de m_P sobre el cual la inserción de C no es posible, la existencia de este máximo se debe a que si bien tenemos que tanto la tasa de consumo por unidad de masa de C sobre R como la tasa de depredación por unidad de masa de P sobre C y la tasa de pérdida de biomasa de C escalan negativamente con respecto a m_P , la tasa de depredación de P se reduce de forma más lenta (i.e., los efectos negativos que causa sobre C ser consumido por P se reducen de forma mas lenta). La primera condicion

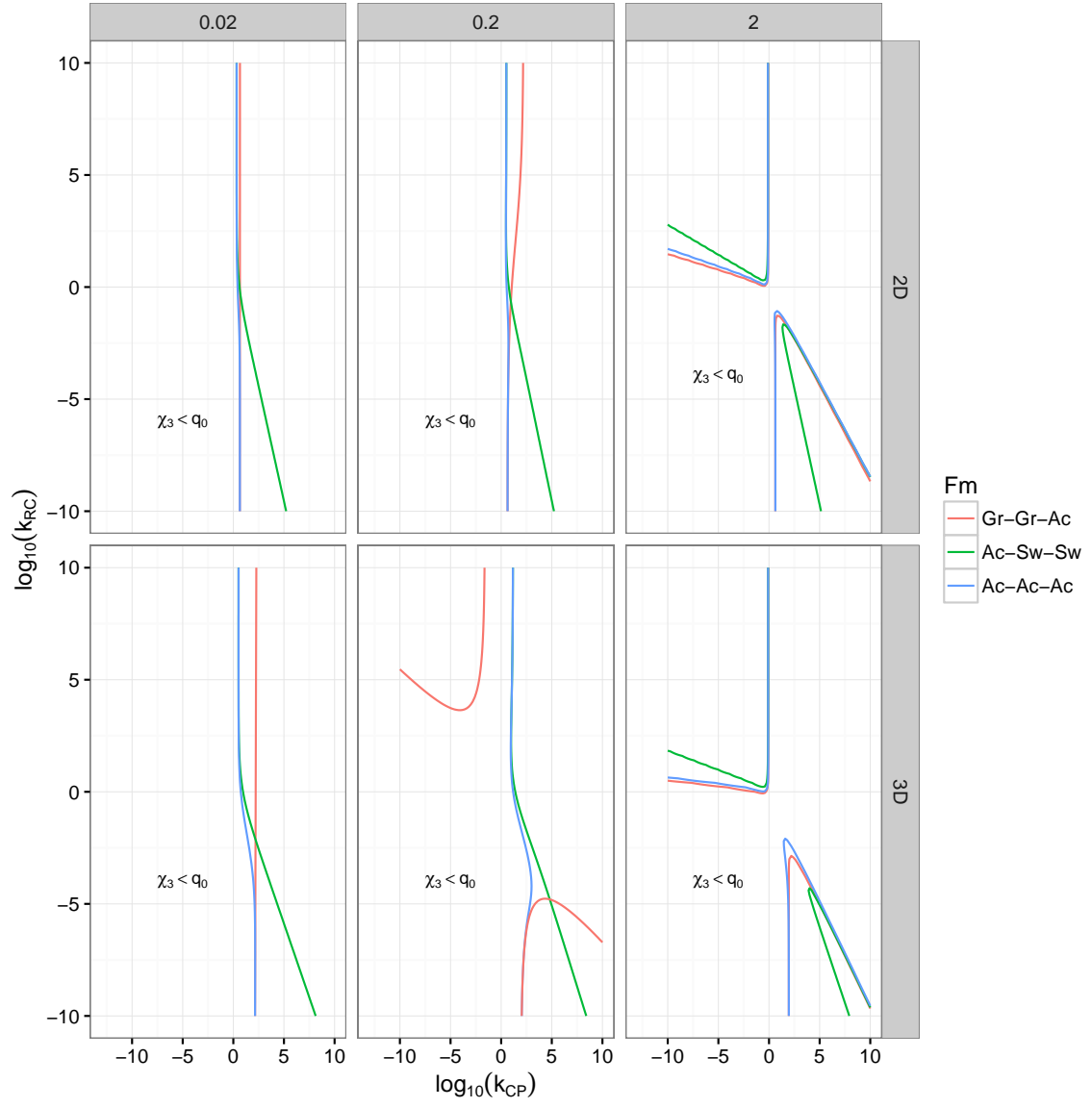


Fig. 8: Condiciones necesarias para la invasiabilidad del depredador intermedio C sobre el subsistema $P - R$. Las especificaciones se comparten con la figura 6

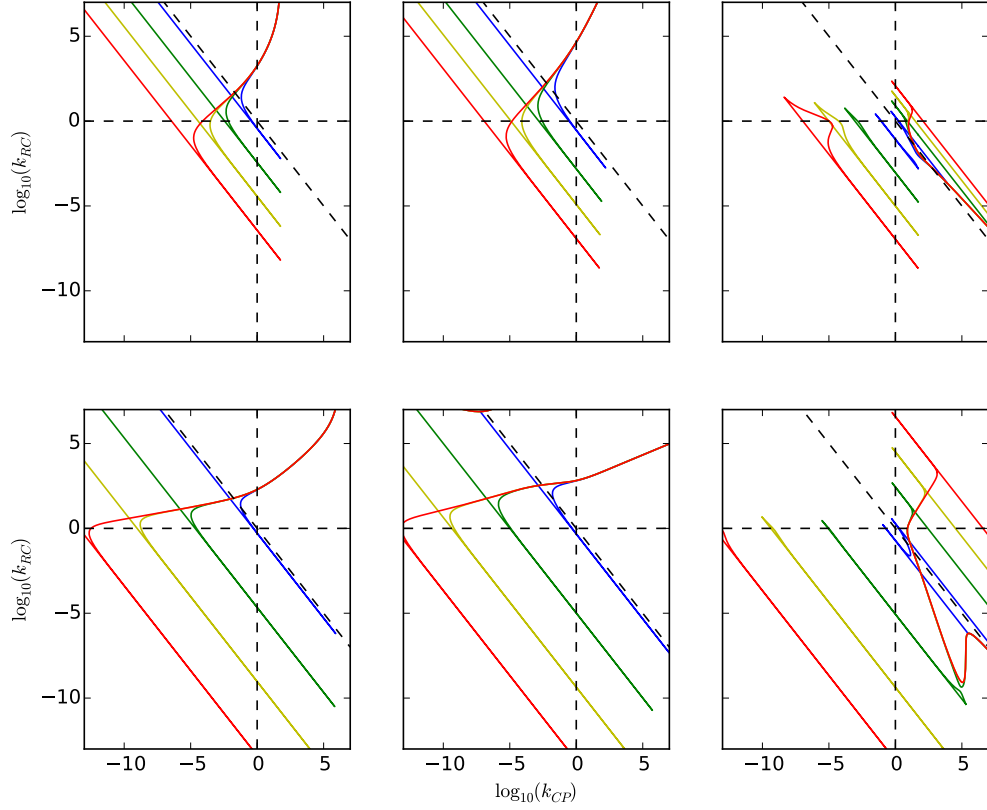


Fig. 9: *Envolturas de Invasibilidad* para el caso de el depredador intermedio C como invasor frente a una comunidad receptora formada por $P-R$. Las demás especificaciones se comparten con la figura 4.

en cierta manera independiza el éxito de la invasión de C de la mortalidad causada por P . En la figura 9 se grafican distintas curvas de nivel para la Zona $Z(I_{C \rightarrow P-R})$, se observa que la cantidad de combinaciones de razón de masas crece con respecto a m_P (caso similar con κ_0), y para $\phi = 2$ (lo cual implica funciones unimodales) se incluyen en la zona k_{CP} elevados, como se esperaba debido a la disminución de la eficiencia de captura por parte de P . A su vez dependiendo del valor de los razón de masas las cotas inferior y superior de la zona pueden estar muy cercanas lo que haría que valores de m_P para los cuales se da la invasión de P a R , a pesar de estar cerca a la cota serían excluidos de la zona. Esto se da cuando $q_{0,2} - \chi_3 \approx 0$.

4.1.5 Invasibilidad Mutua

Juntando ambas zonas anteriores tenemos que la region de *invasibilidad mutua* $Z_{IM} := Z(I_{C \rightarrow P-R}) \cap Z(I_{P \rightarrow C-R})$, resulta:

$$\mathbf{Z}_{IM} := \{(k_{RC}, k_{CP}, m_P) \in \mathbb{R}_+^3 / \mu_1 \wedge \mu_2 \wedge \mu_3 \wedge \mu_4\} \quad (4.26)$$

La cual hereda todas las características descritas para los dos casos anteriores, en particular tenemos que razón de masas que cumplan la primera condición del caso anterior con $c > 1$ estan excluidas de la zona. A su vez dependiendo del valor de k_{CP} y k_{RC} las cotas de las zonas pueden estar muy cercanas lo que conllevaría a una gran restricción sobre el valor de m_P posible para que se de esta propiedad. Como era de esperarse para un m_P fijo las combinaciones de razón de masas para los cuales esta propiedad se cumple son menores que en casos anteriores(véase figura 10).

4.2 Coexistencia

Siguiendo lo descrito en ? tenemos las siguientes condiciones para la existencia de un equilibrio positivo:

$A > 0$:

$$\mu_3 \wedge \mu_4 \quad (4.27)$$

$A < 0$:

$$\neg \mu_3 \wedge \neg \mu_4 \quad (4.28)$$

Donde :

$$A = K\alpha_1\alpha_2\varepsilon_1\varepsilon_3(1 - c_\varepsilon) + \alpha_3\varepsilon_3r \quad (4.29)$$

En cualquiera de los dos casos una condición necesaria para la existencia del equilibrio positivo es que el depredador intermedio sea mejor competidor que el depredador tope, donde la habilidad competitiva se mide con la regla R (??). Esto es:

$$(R_C^* < R_P^*) \equiv (q_{0,2} > \chi_3) \quad (4.30)$$

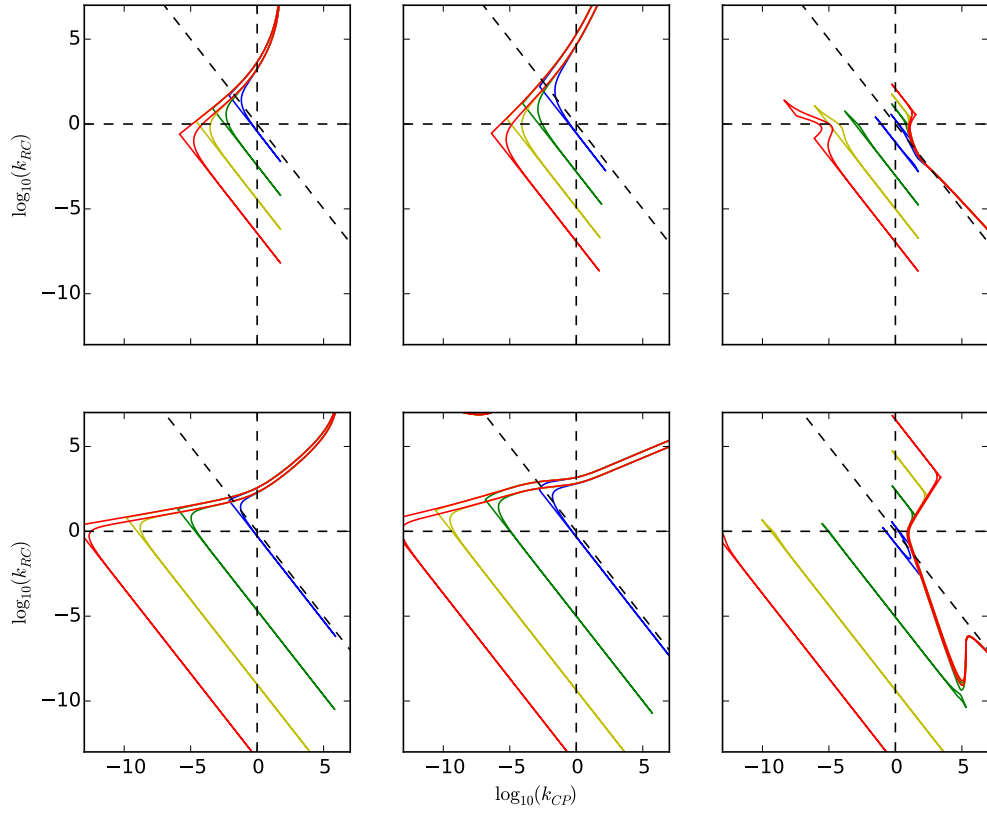


Fig. 10: *Envolturas de Invasibilidad Mutua* donde ambas secuencias de invasión S_1 y S_2 dan lugar al módulo completo. Las demás especificaciones se comparten con la figura 7.

Recobramos nuevamente la condición $q_{0,2} > \chi_3$, por tanto comparte las propiedades ya descritas previamente.

Para $A > 0$ el equilibrio es positivo si y solo si $\frac{dP}{dt} > 0$ y $\frac{dC}{dt} > 0$, por tanto en este caso tenemos que la zona de coexistencia hereda varias de las propiedades descritas en los dos casos anteriores, más aún para $A < 0$ tenemos que el equilibrio no puede formarse por una secuencia de invasiones con los supuestos dados en 3.2.1, y a su vez el equilibrio es inestable (criterio de *Ruth-Hurwitz*(?)), por lo que el valor de A influencia en gran medida las propiedades de la zona de coexistencia.

$$A > 0 \iff C_\varepsilon < 1 \vee m_P^{h+1-2\beta} < \frac{c_\varepsilon \chi_4}{(c_\varepsilon - 1)\chi_2} \quad (4.31)$$

La primera de las condiciones es independiente de las masas de las especies siendo puramente una relación de las eficiencias de conversión de las especies.

En el caso que $C_\varepsilon > 1$ y $A > 0$ tenemos que de existir el equilibrio este sería localmente estable (criterio de *Ruth-Hurwitz*), por lo que el nivel de productividad basal afecta negativamente a la zona de coexistencia estable, es decir para cualquier valor de m_P y razón de masas fijos dentro de la zona de coexistencia, existirá un valor de productividad basal κ_0 por encima del cual el equilibrio se vuelve inestable.

Además el comportamiento de esta relación respecto a cambios en razón de masas tiene similitudes con los descritos previamente, es dependiente de la forma de las funciones(monótonas o unimodales), en el caso de funciones monótonas y para k_{CP} fijo μ_0/μ_1 se hace extremadamente pequeño para k_{RC} muy elevados y por tanto existe una mayor restricción sobre el valor m_p que da $A > 0$. En ambos casos la restricción se relaja para k_{RC} pequeños, y además en el caso de funciones unimodales para k_{RC} elevados.

Para ilustrar el comportamiento respecto a k_{CP} usamos la combinación de estrategias $Gr - Gr - Ac$ y para un k_{RC} fijo tenemos irrespectivamente de la forma de las funciones:

$$\lim_{k_{CP} \rightarrow 0} \frac{\chi_4}{\chi_2} \begin{cases} 0 & \beta > h \\ \infty & \beta + p_v < h \end{cases} \quad (4.32)$$

$$\lim_{k_{CP} \rightarrow \infty} \frac{\chi_4}{\chi_2} \begin{cases} \infty & \beta > h \\ 0 & \beta + p_v < h \end{cases} \quad (4.33)$$

Donde el primero de los casos se da en espacios de búsqueda $2D$ y el segundo en $3D$ (comportamientos similares se observan para otras combinaciones de forrajeo). Por lo que para espacios de búsqueda $2D$ y k_{RC} fijos la condición sobre m_P se relaja para k_{CP} elevados y lo contrario ocurre para k_{CP} pequeños. En espacios $3D$ tenemos el comportamiento opuesto.

Este comportamiento respecto a cambios en los razón de masas se puede interpretar biológicamente de la siguiente manera, si tenemos una combinación de m_P, k_{RC} y k_{CP} que coexisten de forma estable incrementos (disminuciones) de k_{CP} , a partir de un valor determinado conllevarían a la desestabilización del equilibrio para espacios $3D(2D)$.

En la figura 11 se muestran distintas curvas de nivel para la zonas de coexistencia con $A > 0(E_1)$, debido a que en este caso las condiciones son menores que para la zona de invasiabilidad mutua se observa que el área total aumenta, sin embargo como se esperaba tienen formas similares. Es de mencionar la presencia, para un valor de m_P fijo y ϕ elevado, de dos zonas distintas de combinaciones de razón de masas que promueven coexistencia las cuales se diferencian por tener una mayor o menor intersección con la región $k_{CP} > 1$.

En el caso de $A > 0$, tenemos que una condición para que el equilibrio sea localmente estable es:

$$a_1 a_2 > a_3 \quad (4.34)$$

Donde:

$$\begin{aligned} a_1 &= \frac{r}{K} R^* \\ a_2 &= \alpha_2^2 \varepsilon_2 R^* P^* + \alpha_1^2 \varepsilon_1 R^* N^* + \alpha_3^2 \varepsilon_3 N^* P^* \\ a_3 &= \frac{\alpha R^* N^* P^* A}{K} \end{aligned} \quad (4.35)$$

Como se dijo anteriormente si $c_\varepsilon > 1$, esta condición siempre se cumple. Caso contrario:

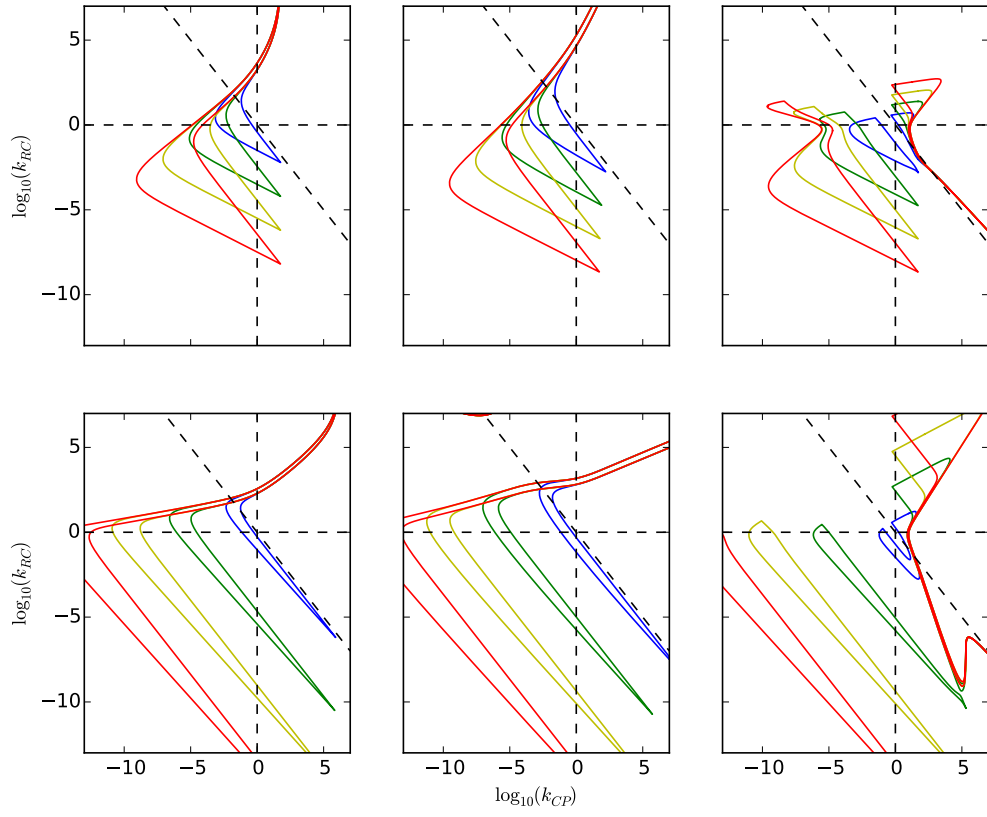


Fig. 11: *Coexistencia* donde existe un equilibrio (R, C, P) positivo y este puede ser formado *potencialmente* mediante una secuencia de ensamblaje(S_1 o S_2). Las demás especificaciones se comparten con la figura 7.

Con la parametrización usada y manipulando algebraicamente esta expresión tenemos:

$$B_0 \left[\frac{\alpha_2}{\alpha_1} (m_P^{h-2\beta+1} B_3 - B_4) + \frac{\alpha_1}{\alpha_2} (B_2 - B_1 m_P^{h-2\beta+1}) \right] + \frac{K}{r} (m_P^{h-2\beta+1} B_3 - B_4) (m_P^{2\beta-1-h} B_2 - B_1) > 0 \quad (4.36)$$

Donde:

$$\begin{aligned} B_0 &= \alpha_{0,1} f_1(k_{RC}) k_{CP}^{h-1} \left(\frac{\chi_3}{c_\varepsilon} + \chi_4 - q_{0,2} \right) \\ B_1 &= \frac{\varepsilon_1 \alpha_1 \alpha_{2,0} f_2(k_{RP})}{\alpha_3} (\chi_3 + c_\varepsilon \chi_4 - q_{0,2}) \\ B_2 &= \frac{r_0 q_{0,2} k_{RP}^{2(\beta-1)}}{\kappa_0} \\ B_3 &= \frac{\alpha_1}{\alpha_3} \varepsilon_1 \alpha_{0,1} f_1(k_{RC}) k_{CP}^{h-1} (\chi_3 + \chi_4 - q_{0,2}) \\ B_4 &= \frac{\varepsilon_3 q_{0,1} r_0 k_{RP}^{2(\beta-1)} k_{CP}^{\beta-1}}{\kappa_0} \end{aligned} \quad (4.37)$$

Observe que:

$$\begin{aligned} \frac{B_4}{B_3} &= \zeta_3(k_{RC}, k_{CP}) \\ \frac{B_2}{B_1} &= \zeta_4(k_{RC}, k_{CP}) \end{aligned} \quad (4.38)$$

Por lo tanto bajo la parametrización usada, si existe equilibrio positivo con $c_\varepsilon < 1$ (i.e., μ_3 y μ_4 se cumplen) el equilibrio es localmente estable.

4.3 Longitud de Cadena trófica

Dentro de la zona de coexistencia, la MTP en el punto de equilibrio esta dada por:

$$MTP = 2 + \frac{\varepsilon_3 \alpha_3 C^*}{q_2} \quad (4.39)$$

Donde:

$$\frac{\varepsilon_3 \alpha_3 C^*}{q_2} = \frac{K \alpha_1 \alpha_2 \varepsilon_3 \varepsilon_1 - K \alpha_2 \varepsilon_2 (\varepsilon_3 / q_2) (\alpha_2 q_1 + \alpha_3 r) + \varepsilon_3 \alpha_3 r}{K \alpha_1 \alpha_2 \varepsilon_1 \varepsilon_3 - K \alpha_1 \alpha_2 \varepsilon_2 + \varepsilon_3 \alpha_3 r} \quad (4.40)$$

Por lo que desvíos del valor 3 (el cual se obtiene en una cadena lineal) se da debido a la

diferencia entre $(\varepsilon_3)(\alpha_2 q_1 + \alpha_3 r) > q_2 \alpha_1 \varepsilon_2$. Reescribiendo en nuestra parametrización tenemos:

$$\frac{1}{c_\varepsilon} \chi_3 + \chi_4 > q_{0,2} \quad (4.41)$$

Es decir, mientras más cerca estén ambos lados de la desigualdad, siempre que permanezcamos en la zona de coexistencia tenemos que la *MTP* se aproxima al valor 3 (es de mencionar que dentro de la zona de coexistencia el valor 3, nunca es alcanzado, dado que (4.41) es necesario para que $R^* > 0$).

En la figura 13 se observa la variación de esta diferencia respecto a cambios en las razones de masas que cumplan la condición necesaria para coexistencia $q_{0,2} > \chi_3$. Se observa que la variación es cualitativamente similar tanto para ambientes de búsqueda 2D y 3D; sin embargo para $\phi = 2$ observamos que la cadena de acortaría para valores elevados de k_{RC} . Observamos además que para gran porcentaje de valores la diferencia es “intermedia”.

4.4 Análisis de Datos

En base a los módulos IGP extraídos de la red trófica de Benguela, observamos que existe una relación con respecto al nivel de productividad basal κ_0 de la proporción de módulos cumpliendo alguna de nuestras condiciones, más aún esta relación no se ve afectada cualitativamente por cambios en ϕ . Esto se representa en la figura ??.

Tenemos que para μ_1, μ_2, μ_3 la proporción crece con aumentos en κ_0 y para μ_4 pasa lo opuesto. La proporción cumpliendo el criterio de invasión de P a $C-R$ y de C a $P-R$ también aumenta con la productividad, con la diferencia que el segundo crece con mucha menor magnitud. La proporción para coexistencia e invasibilidad mutua tiene un pico a valores intermedios de κ_0 . La existencia de una baja cantidad de módulos cumpliendo la condición de coexistencia a niveles de κ_0 “elevados” puede tener muchas interpretaciones:

- La primera es que el modelo no cubre todos los particulares de un grupo dado de especies y por ende ajustes en los coeficientes del modelo podrían hacer que cumplan el criterio de coexistencia.
- El modelo no implementa heterogenidad espacial. Esto es, a pesar de no existir coex-

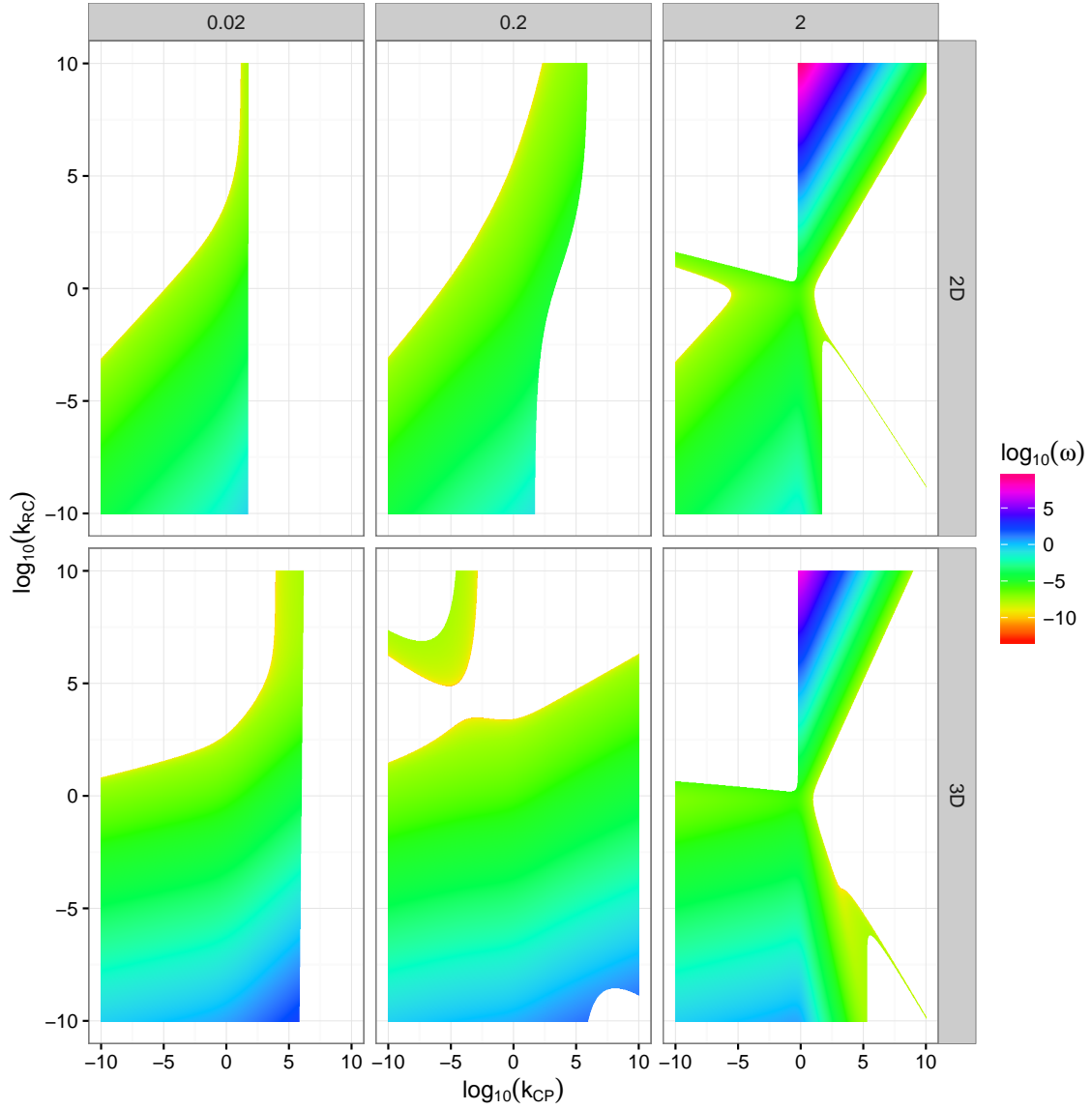


Fig. 12: Influencia de la razón de masas sobre la MTP en el punto de equilibrio dentro de la zona de coexistencia, $\omega = \frac{1}{c_e} \chi_3 + \chi_4 - q_{0,2}$. Se observa que en los límites de la potencial zona de coexistencia el módulo se volvería lineal y para k_{RC} elevados con k_{CP} intermedio y $\phi = 2$, el módulo se “ensancharía”

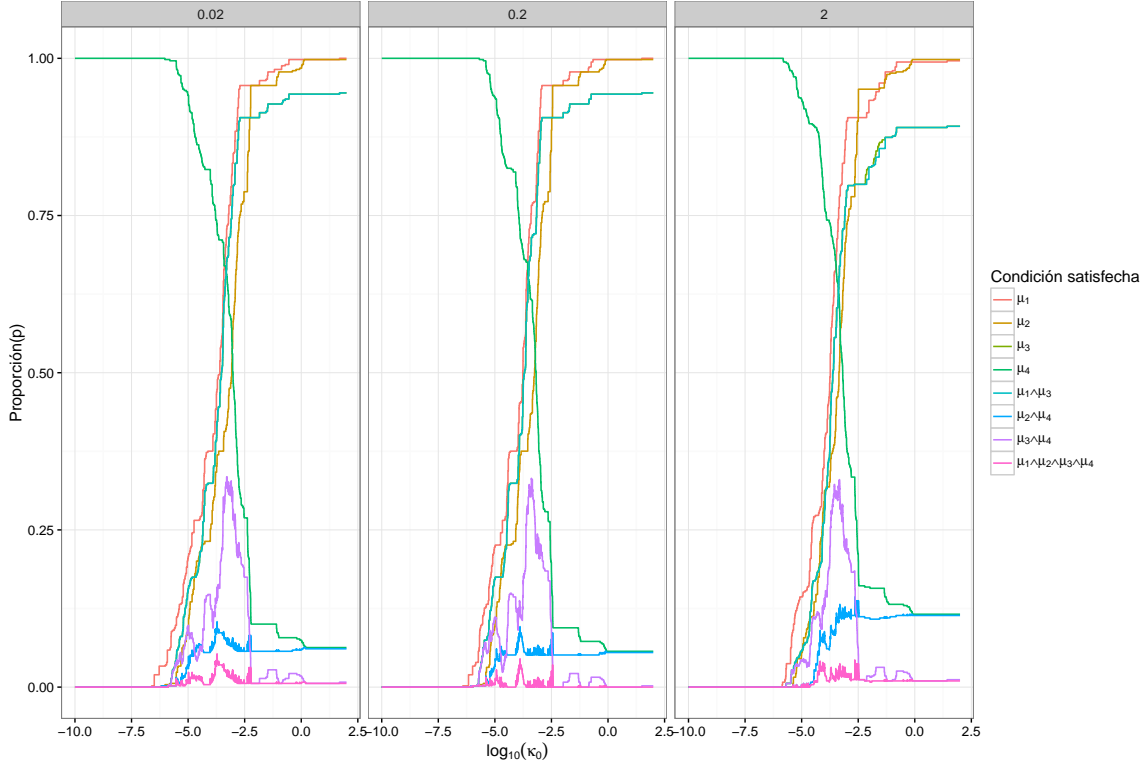


Fig. 13: Proporción de módulos IGP extraídos de la Red trófica de Benguela para los cuales las distintas condiciones se cumplen, se observa un patrón unimodal sobre la Invasibilidad mutua y coexistencia.

istencia dentro de un parche de hábitat, al considerarlos en conjunto como una meta-comunidad, las tres especies podrían coexistir a nivel de *todo* el conjunto de parches de hábitat.

- Si bien no coexisten en un atractor de punto, lo hacen en otro tipo de atractor(e.g ciclo límite). Simulaciones numéricas indican que este no sería el caso, y siempre que el depredador tope puede invadir lo que causa es la extinción del consumidor intermedio.

5 ANEXOS

5.1 Influencia de k_{ij} sobre f

Sin importar la estrategia de forrajeo tenemos que :

(a)

$$\lim_{k_{ij} \rightarrow 0} f(k_{ij}) = \lim_{k_{ij} \rightarrow 0} \frac{g(k_{ij})a}{1 + k_{ij}^\phi} = 0 \quad (5.1)$$

ya que $g(k_{ij}) \rightarrow (k_{ij} \rightarrow 0)$ y $\frac{a}{1+k_{ij}^\phi} < a$ para todo k_{ij}

(b) $f_{3D} > f_{2D} \iff k_{ij} > 1$ donde f_{nD} representa al valor de f para espacios de búsqueda n -dimensionales

A continuación se analizan propiedades de f que a nivel *cuantitativo* difieren entre las distintas estrategias de forrajeo

5.1.1 Pastoreo

Proposición 1. f tiene un punto máximo en \mathbb{R}^+ si y solo si $\phi > (D_i - 1)p_d$

Prueba.

Sea $h = (D_i - 1)p_d$

Dado que f es diferenciable y:

$$\begin{aligned} f'(k_{ij}) &= a \frac{hk_{ij}^{h-1}(1 + k_{ij}^\phi) - \phi k_{ij}^{\phi-1+h}}{(1 + k_{ij}^\phi)^2} \\ &= a \frac{(h - \phi)k_{ij}^{h-1+\phi} + hk_{ij}^{h-1}}{(1 + k_{ij}^\phi)^2} \\ &= a \frac{(h - \phi)k_{ij}^\phi + h}{(1 + k_{ij}^\phi)^2} \end{aligned} \quad (5.2)$$

Luego tenemos que f' posee un *cero* en \mathbb{R}^+ si y solo si $h < \phi$ y en caso afirmativo tenemos

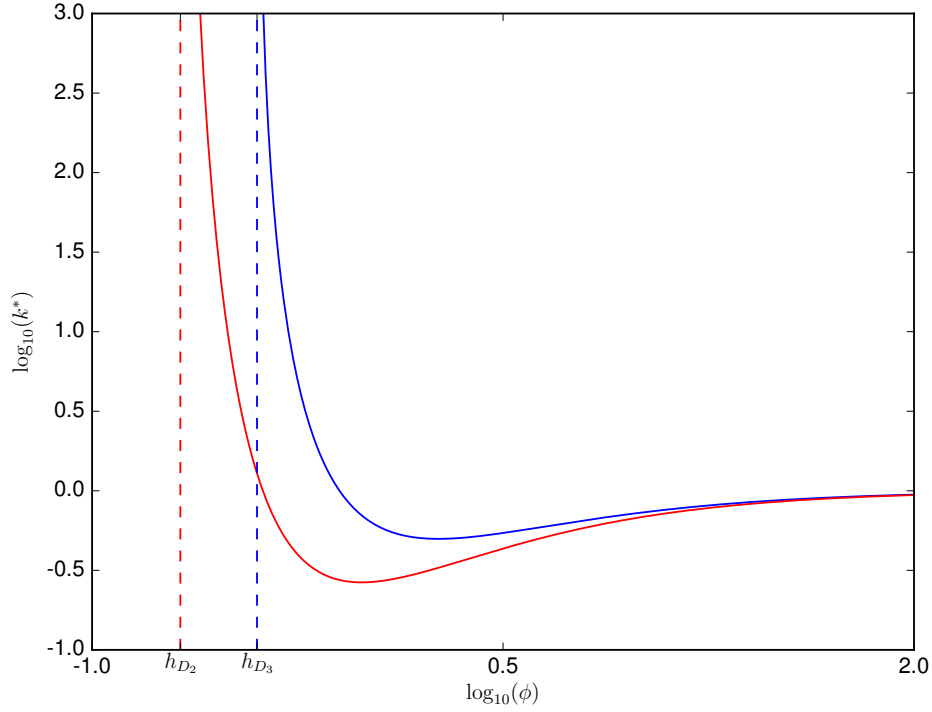


Fig. 14: k^* en función a ϕ donde se observa la divergencia para valores cercanos a h y la convergencia a 1 para valores elevados de ϕ , (—) es para el caso de ambientes de búsqueda 3D y (—) 2D, h_{3D} y h_{2D} denotan los límites inferiores para ϕ que permiten la existencia de k^*

que k^* tal que $f(k^*) = 0$ es $(\frac{h}{\phi-h})^{\frac{1}{\phi}}$ además:

$$f'(x) : \begin{cases} < 0 & ; k_{ij} > k^* \\ > 0 & ; k_{ji} < k^* \end{cases} \quad (5.3)$$

Lo que indica que k^* es un punto máximo. □

De la proposición anterior también vemos la dependencia de k^* en ϕ , teniendo h fijo en nuestro caso se observa que si ϕ esta suficientemente cercano a h , k^* es extremadamente grande, sin embargo se observa un decaimiento muy rápido y para valores de $\phi \geq 2h$, k^* se encuentra próximo a 1 (y en realidad converge a 1 para $\phi \rightarrow \infty$), véase figura 14.

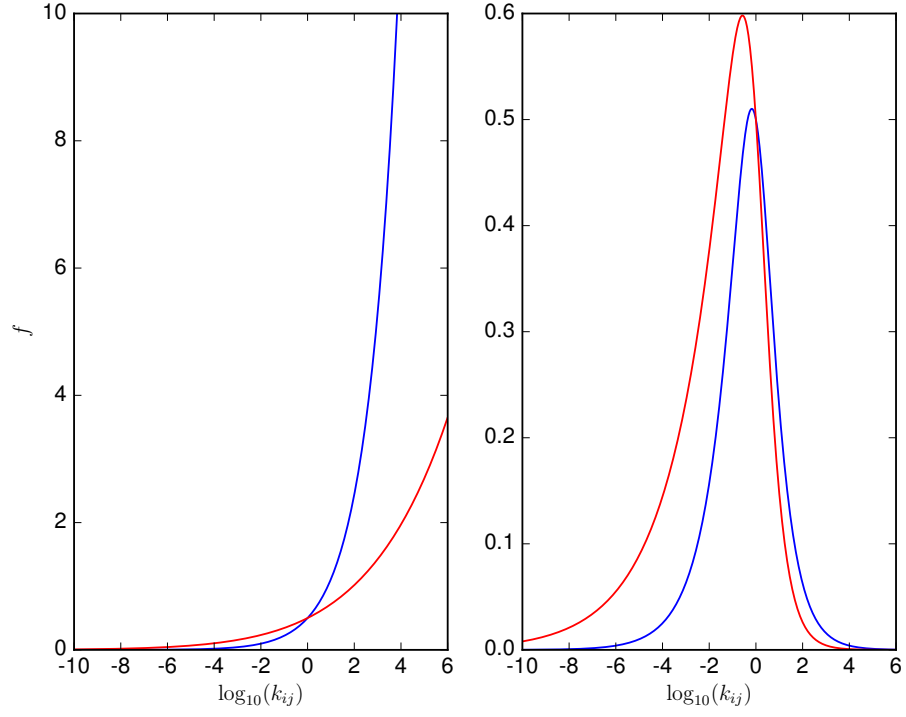


Fig. 15: f en función a k_{ij} , con $a = 1$, en el panel de la izquierda tenemos $\phi = 0.1$ y en el de la derecha $\phi = 1$. , (—) es para el caso de ambientes de búsqueda 3D y (—) 2D

En el caso que $\phi < h$ tenemos que f es monótona creciente. Ambos casos se grafican en la figura 15.

5.1.2 Captura pasiva

Se tiene cualitativamente las mismas características que en el caso anterior, con la diferencia que en este caso $h := p_v + 2(D_i - 1)p_d$, y por ende para $\phi \in]2(D_i - 1)p_d, p_v + 2(D_i - 1)p_d[$ tendríamos un comportamiento monótono para f_{sit} y la existencia de un máximo para $f_{grazing}$.

La figura 16 muestra las semejanzas con el caso anterior, salvo la diferencia que en este caso $k^* > 1$ para el caso 3D y además alcanza un valor más alto que el caso 2D.

En general tenemos que $k_{Sit}^* > k_{grazing}^*$.

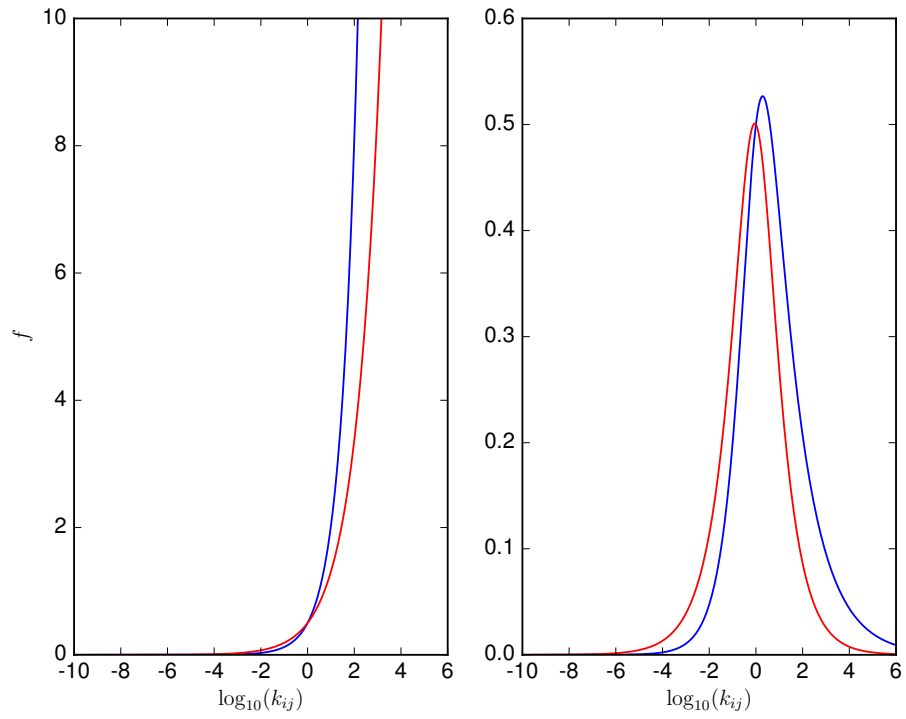


Fig. 16: f en función a k_{ij} , con $a = 1$, para el caso de una estrategia de forrajeo *Sit-and-Wait*, las demás especificaciones se comparten con la figura 15

5.1.3 Captura activa

En este caso tenemos un comportamiento similar al descrito previamente, esto es para $\phi > p_v + 2(D_i - 1)p_d$ tenemos que f decae exponencialmente a partir de un valor de k_{ij} *suficientemente grande*, y a su vez crece exponencialmente para valores *suficientemente pequeños*, dado que $f \in C^1$ esto a su vez nos dice que debe existir un punto máximo para f sin embargo en este caso no tenemos una expresión analítica para k^* salvo que cumple la siguiente relación:

$$(k^*)^\phi((k^*)^{2p_v}(p_v + h - \phi) + (h - \phi) + (k^*)^{2p_v - \phi}(p_v + h)) + h = 0 \quad (5.4)$$

Con h igual que en el caso *grazing*.

De esta relación podemos obtener que :

$$k_{Active}^* \in]k_{Grazing}^*, k_{Sit}^* [\quad (5.5)$$

A su vez para $\phi \leq 2(D_i - 1)p_d$ podemos esperar un crecimiento monótono por parte de f .

5.2 Influencia de las masas sobre estados de equilibrio de las comunidades receptoras

A continuación usamos la notación empleada en resultados siempre que sea posible.

5.2.1 R-C

Tenemos que al equilibrio R y C están determinados por el siguiente par de expresiones

$$\begin{aligned} R_{eq} &= \frac{q_{0,1} m_C^{\beta-h}}{\varepsilon_1 \alpha_{0,1} f_1(k_{RC})} \\ C_{eq} &= \frac{r_0 m_C^{\beta-h}}{\alpha_{0,2} k_{RC}^{1-\beta} f_1(k_{RC})} \left(1 - \frac{R_{eq}}{\kappa_0 (k_{RC} m_C)^{1-\beta}} \right) \end{aligned} \quad (5.6)$$

Las condiciones de existencia de equilibrio positivo son equivalentes a las condiciones para la invasión de C y se detallan en Resultados.

Dentro del espacio paramétrico que posibilita la coexistencia tenemos asu vez que el efecto

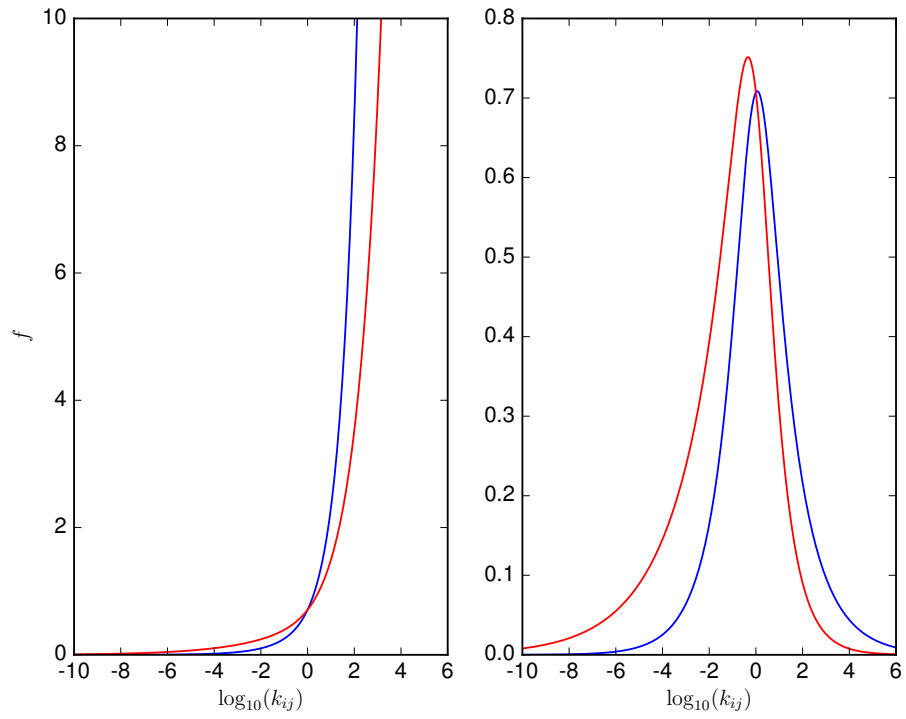


Fig. 17: f en función a k_{ij} , con $a = 1$, para el caso de una estrategia de forrajeo *activa*, las demás especificaciones se comparten con la figura 15

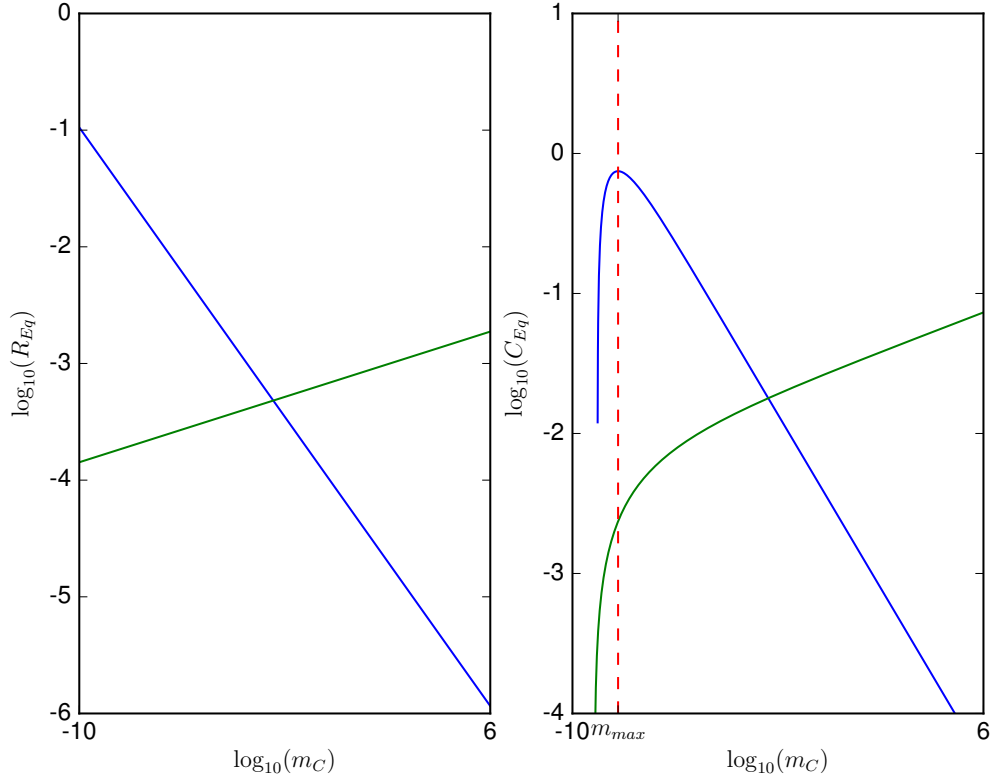


Fig. 18: Equilibrios para el subsistema $R - C$ en función a m_C para $k_{RC} = 10^{-2}$, donde se observa las diferencias existentes entre espacios de búsqueda $2D$ (—) y $3D$ (—), en el panel de la derecha se representa a su vez el valor de m_C para el cual C_{eq} es máximo. $b = 0.1, \kappa_0 = 0.1, 30$ en espacios $2D$ y $3D$ respectivamente.

que causa cambios en $m_C(k_{CP}m_P)$ es dependiente de la dimensión del espacio de búsqueda: para espacios $3D$ tiene un impacto negativo sobre R_{eq} y lo contrario ocurre en el caso $2D$. Su influencia sobre C_{eq} es mas difícil de diferenciar, en el caso $2D$ tenemos que el impacto es positivo, sin embargo en $3D$ depende del valor de m_C ya que:

$$\frac{\partial C_{eq}}{\partial m_C} = d_0((b - h) + (1 + 2h - 3\beta)\frac{\chi_1}{\chi_0}m_C^{2\beta-h-1}) \quad (5.7)$$

Entonces la región de crecimiento y decrecimiento respecto a m_C esta determinada por:

$$\begin{cases} \text{Crecimiento} & m_C^{1+h-2\beta} < \frac{q_{0,1}(1+2h-3\beta)}{\chi_0(h-\beta)} \\ \text{Decrecimiento} & m_C^{1+h-2\beta} > \frac{q_{0,1}(1+2h-3\beta)}{\chi_0(h-\beta)} \end{cases} \quad (5.8)$$

La influencia de k_{RC} (para un m_C fijo) sobre los valores de equilibrio es análoga a su influencia sobre la invasibilidad de C , dentro de la zona de coexistencia afecta negativamente a R_{eq} en la zona de crecimiento de f y positivamente en la zona de decrecimiento (si existiera), es decir se espera un valor máximo de R_{eq} para valores de k_{RC} cercanos a los límites de coexistencia, la influencia sobre C_{eq} al igual que en el caso anterior más complicada teniendo:

$$\frac{\partial C_{eq}}{\partial k_{RC}} = \frac{e_0 g'(k_{RC})}{g(k_{RC})^2} \left(-1 + \frac{2e_1}{g(k_{RC})} \right) \quad (5.9)$$

Donde:

$$\begin{aligned} e_0 &= \frac{r_0 m_C^{\beta-h}}{\alpha_{0,2}} \\ e_1 &= \frac{q_{0,1} m_C^{2\beta-h-1}}{\varepsilon_1 \alpha_{0,1} \kappa_0} \end{aligned} \quad (5.10)$$

Por tanto:

$$\begin{cases} \text{Crecimiento} & g'(k_{RC}) \left(\frac{2e_1}{g(k_{RC})} - 1 \right) > 0 \\ \text{Decrecimiento} & g'(k_{RC}) \left(\frac{2e_1}{g(k_{RC})} - 1 \right) < 0 \end{cases} \quad (5.11)$$

Dado que $g'(k_{RC})$ es positivo para k_{RC} pequeños y a su vez $g(k_{RC})$ disminuye, podemos esperar que para k_{RC} suficientemente pequeños k_{RC} afecte positivamente a C_{eq} , por otro lado dependiendo del valor de ϕ y la estrategia de forrajeo podemos tener un comportamiento cualitativo diferente para valores intermedios de k_{RC} , en el caso más simple $g'(k_{RC})$ siempre es positivo y por ende solo existiría un punto de transición entre zona de crecimiento y decrecimiento dado por la condición $g(k_{RC}) = 2e_1$, sin embargo en el caso que $g(k_{RC})$ posea a su vez zonas de crecimiento y decrecimiento, observaríamos 3 transiciones k_{RC}^1, k_{RC}^2 y k_{RC}^3 , determinadas por $g(k_{RC}^1) = 2e_1$, $g'(k_{RC}^2) = 0$ y $g(k_{RC}^3) = 2e_1$, esto siempre que $k_{RC}^1 < k_{RC}^2 < k_{RC}^3$, es decir siempre que g crezca lo suficiente, en este caso observamos que κ_0 y m_C favorecerían la existencia de estos puntos debido a su influencia negativa sobre e_1 .

5.2.2 R-P

La descripción es análoga al caso anterior salvo que intercambiamos m_C por m_P y k_{RC} por k_{RP} en nuestro argumento.

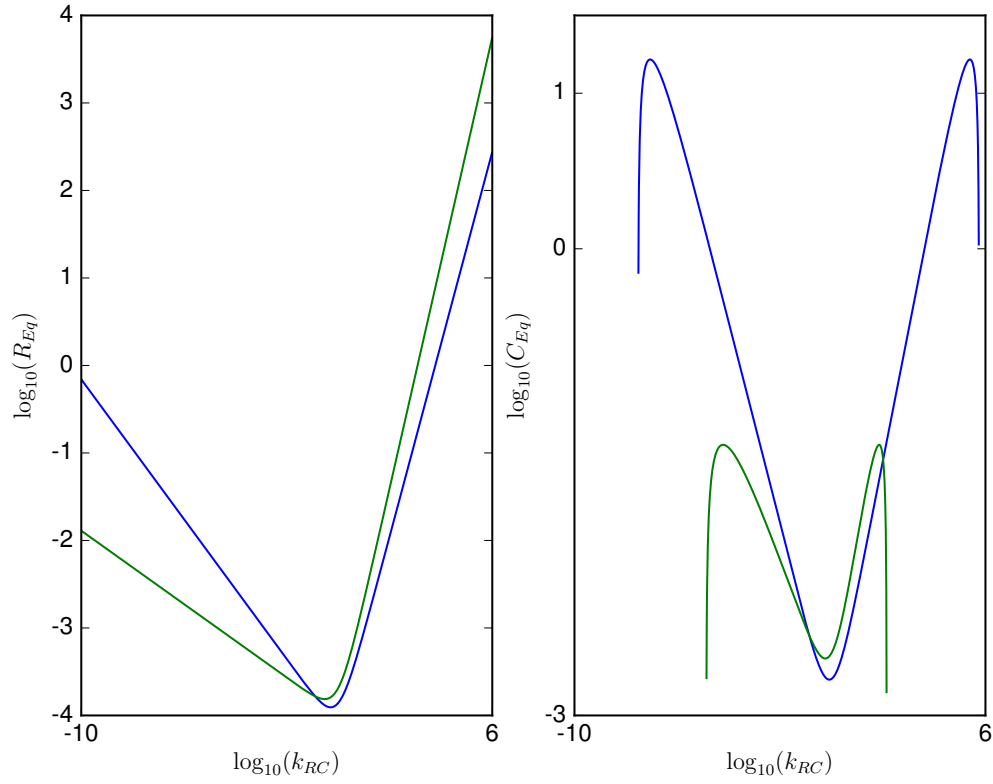


Fig. 19: Equilibrios para el subsistema $R-C$ en función a k_{RC} para $m_C = 10^{-3}$, $b = 1.0$, $\kappa_0 = 0.1, 30$ en espacios $2D$ (—) y $3D$ (—) respectivamente. En el panel de la derecha se observan las tres transiciones entre zonas de crecimiento y decrecimiento, y en ambos casos la presencia de puntos máximos cercanos a los límites de coexistencia.

$$\begin{aligned}
R_{eq} &= \frac{q_{0,2} m_P^{\beta-h}}{\varepsilon_2 \alpha_{0,2} f_2(k_{RP})} \\
P_{eq} &= \frac{r_0 m_P^{\beta-h}}{\alpha_{0,2} k_{RP}^{1-\beta} f_2(k_{RP})} \left(1 - \frac{R_{eq}}{\kappa_0 (k_{RP} m_P)^{1-\beta}}\right)
\end{aligned} \tag{5.12}$$

5.3 Derivación de Criterios y Zonas de Invasibilidad

5.3.1 \mathbf{R}

El sistema se reduce a:

$$\dot{R} = rR(1 - R/K) \tag{5.13}$$

Por lo tanto el criterio de invasibilidad para \mathbf{R} , \mathbf{IC}_R es:

$$\mathbf{IC}_R := \dot{R} > 0 \iff r > 0 \tag{5.14}$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_R) := \{v \in \mathbb{R}_+^3 / \dot{R}(v) > 0\} \tag{5.15}$$

5.3.2 $\mathbf{C} \rightarrow \mathbf{R}$

El sistema se reduce a :

$$\begin{aligned}
\dot{R} &= R[r(1 - R/K) - (\alpha_1)C] \\
\dot{C} &= C[\epsilon_1(\alpha_1)R - q_1]
\end{aligned} \tag{5.16}$$

$$\mathbf{IC}_{C \rightarrow R} := \dot{C} > 0 \iff \epsilon_1(\alpha_1)\hat{R}_1 > q_1 \tag{5.17}$$

Donde $\hat{R}_1 = K$ entonces:

$$\mathbf{IC}_{C \rightarrow R} := \epsilon_1(\alpha_1)K > q_1 \tag{5.18}$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow R}) := \{v \in Z(I_R) / \dot{C}(v) > 0\} \tag{5.19}$$

5.3.3 $\mathbf{P} \rightarrow \mathbf{R}$

El sistema es similar al caso anterior, intercambiando P por C .

$$\mathbf{IC}_{P \rightarrow R} := \dot{P} > 0 \iff \epsilon_2(\alpha_2)K > q_2 \quad (5.20)$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{P \rightarrow R}) := \{v \in Z(I_R) / \dot{P}(v) > 0\} \quad (5.21)$$

5.3.4 $\mathbf{P} \rightarrow \mathbf{C-R}$

$$\mathbf{IC}_{P \rightarrow C-R} := \dot{P} > 0 \iff \epsilon_2\alpha_2\hat{R}_2 + \epsilon_3\alpha_3\hat{C}_2 > q_2 \quad (5.22)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \hat{R}_2 &= \frac{q_1}{\epsilon_1\alpha_1} \\ \hat{C}_2 &= \left(\frac{r}{\alpha_1}\right) \left[1 - \frac{q_1}{\epsilon_1\alpha_1 K}\right] \end{aligned} \quad (5.23)$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{P \rightarrow C-R}) := \{v \in Z(I_{C \rightarrow R}) / \dot{P}(v) > 0\} \quad (5.24)$$

5.3.5 $\mathbf{C} \rightarrow \mathbf{P-R}$

$$\mathbf{IC}_{C \rightarrow P-R} := \dot{C} > 0 \iff \epsilon_1(\alpha_1)\hat{R} - (\alpha_3)\hat{P} > q_1 \quad (5.25)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \hat{R} &= \frac{q_2}{\epsilon_2\alpha_2} \\ \hat{P} &= \frac{r}{\alpha_2} \left[1 - \frac{q_2}{\epsilon_2\alpha_2 K}\right] \end{aligned} \quad (5.26)$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow P-R}) := \{v \in Z(I_{P \rightarrow R}) / \dot{C}(v) > 0\} \quad (5.27)$$

5.4 Cálculo de Equilibrio para un modelo Lotka-Volterra

El cálculo del equilibrio se reduce a la solución del siguiente sistema lineal:

$$\begin{pmatrix} r/K & \alpha_1 & \alpha_2 \\ \alpha_1 \epsilon_1 & 0 & -\alpha_3 \\ \alpha_2 \epsilon_2 & \alpha_3 \epsilon_3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} R^* \\ C^* \\ P^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r \\ q_1 \\ q_2 \end{pmatrix} \quad (5.28)$$

Para solucionarlo usamos la regla de Kramer, en el caso $D = 0$ el sistema no presenta solución no trivial.

5.5 Estabilidad Dinámica

En general, podemos determinar la estabilidad local de un punto de equilibrio analizando el valor de los autovalores de la versión linearizada del sistema (3.1). (?) Usemos la siguiente notación : $\frac{\partial F_i}{\partial J} = F_{ij}$

$$A = \begin{pmatrix} F_{1R}|_{x=\mathbf{X}} & F_{1C}|_{x=\mathbf{X}} & F_{1P}|_{x=\mathbf{X}} \\ F_{2R}|_{x=\mathbf{X}} & F_{2C}|_{x=\mathbf{X}} & F_{2P}|_{x=\mathbf{X}} \\ F_{3R}|_{x=\mathbf{X}} & F_{3C}|_{x=\mathbf{X}} & F_{3P}|_{x=\mathbf{X}} \end{pmatrix} \quad (5.29)$$

El Polinomio característico $P(t)$ cuyas raíces λ son los autovalores de A es :

$$\begin{aligned} \text{Sea } F_{1J}^* &= F_{1J}|_{x=\mathbf{X}} \\ P(t) &= \det(A - tI) = -t^3 + a_1 t^2 + a_2 t + a_3 \\ a_1 &= \text{tr}(A) = F_{1R}^* + F_{2C}^* + F_{3P}^* \\ a_2 &= -(F_{1R}^*(F_{2C}^* + F_{3P}^*) + F_{2C}^* F_{3P}^* - F_{3C}^* F_{2P}^* - F_{1P}^* F_{3R}^* + F_{1C}^* F_{2R}^*) \\ a_3 &= \det(A) \end{aligned} \quad (5.30)$$

El sistema se considera localmente estable (?) si :

$$\Re(\lambda) < 0, \forall \lambda \quad (5.31)$$

5.6 Parámetros usados

Tabla 2: Parámetros explorados en el análisis del modelo

Parámetros	Valores usados
a	1
ϕ	0.02 , 0.2 , 2
κ_0	3D : 3 , 30,300 2D : 0.01,0.1,1
β	0.75
p_V p_d	0.26 0.21 (2D) 0.20 (3D)
α_0	$10^{-3.08}(2D)$ $10^{-1.77}(3D)$
r_0	1.71×10^{-6}
q_0	4.15×10^{-8}
Estrategias de forrajeo	$Ac - Ac - Ac$ $Gr - Gr - Ac$ $Ac - Sw - Sw$