

# Índice

## Índice de figuras

## Índice de tablas

### 1. Resumen

### 2. Abstract

### 3. INTRODUCCION 1

### 4. MARCO TEÓRICO 3

#### 4.1. Modelos Matemáticos *Depredador-Presa* . . . . . 3

#### 4.2. Ensamblaje . . . . . 4

##### 4.2.1. Caminos de Ensamblaje . . . . . 5

#### 4.3. Módulo de Depredación Intragremial . . . . . 6

#### 4.4. Distribución de Masas . . . . . 8

#### 4.5. Longitud de Cadenas tróficas . . . . . 9

#### 4.6. Hipótesis asociadas a Longitud de Cadenas tróficas . . . . . 10

### 5. OBJETIVOS GENERALES Y ESPECÍFICOS 12

#### 5.1. Objetivo General . . . . . 12

#### 5.2. Objetivos Específicos . . . . . 12

### 6. HIPOTESIS 12

### 7. METODOLOGIA 13

#### 7.1. Modelación matemática . . . . . 13

##### 7.1.1. Forma general . . . . . 13

##### 7.1.2. Forma específica *Lotka-Volterra* . . . . . 14

|   |           |
|---|-----------|
| 7.1.3. Parametrización . . . . .                | 15        |
| 7.1.4. Parámetros intra-poblacionales . . . . . | 16        |
| 7.1.5. Parámetros inter-poblacionales . . . . . | 16        |
| 7.2. Análisis . . . . .                         | 20        |
| 7.2.1. Criterios de Invasibilidad . . . . .     | 20        |
| 7.2.1.1. $P \rightarrow C-R$ . . . . .          | 21        |
| 7.2.2. Zonas de Coexistencia . . . . .          | 22        |
| 7.2.2.1. Habilidad Competitiva . . . . .        | 22        |
| 7.2.3. Estabilidad Dinámica . . . . .           | 23        |
| 7.2.4. Longitud de cadena trófica . . . . .     | 23        |
| 7.3. Análisis de datos . . . . .                | 23        |
| <b>8. RESULTADOS</b>                            | <b>23</b> |
| 8.1. Invasibilidad . . . . .                    | 23        |
| 8.1.1. $C \rightarrow R$ . . . . .              | 25        |
| 8.1.2. $P \rightarrow R$ . . . . .              | 27        |
| 8.1.3. $P \rightarrow C-R$ . . . . .            | 29        |
| 8.1.4. $C \rightarrow P-R$ . . . . .            | 33        |
| 8.1.5. Invasibilidad Mutua . . . . .            | 37        |
| 8.2. Coexistencia . . . . .                     | 38        |
| 8.3. Longitud de Cadena trófica . . . . .       | 43        |
| 8.4. Análisis de Datos . . . . .                | 43        |
| <b>9. DISCUSION</b>                             | <b>45</b> |
| <b>10. Conclusiones</b>                         | <b>49</b> |
| <b>11. ANEXOS</b>                               | <b>55</b> |

|   |    |
|---|----|
| 11.1. Influencia de $k_{ij}$ sobre $f$ . . . . .  | 55 |
| 11.1.1. Pastoreo . . . . .  | 55 |
| 11.1.2. Captura pasiva . . . . .  | 56 |
| 11.1.3. Captura activa . . . . .  | 57 |
| 11.2. Influencia de las masas sobre estados de equilibrio de las comunidades receptoras . . . . . | 58 |
| 11.2.1. R-C . . . . .   | 59 |
| 11.2.2. R-P . . . . .   | 61 |
| 11.3. Invasibilidad C-R . . . . .   | 61 |
| 11.4. Derivación de Criterios y Zonas de Invasibilidad . . . . .                                  | 64 |
| 11.4.1. R . . . . .   | 64 |
| 11.4.2. $C \rightarrow R$ . . . . .   | 65 |
| 11.4.3. $P \rightarrow R$ . . . . .   | 65 |
| 11.4.4. $P \rightarrow C-R$ . . . . .   | 65 |
| 11.4.5. $C \rightarrow P-R$ . . . . .   | 66 |
| 11.5. Cálculo de Equilibrio para un modelo Lotka-Volterra . . . . .                               | 66 |
| 11.6. Estabilidad Dinámica . . . . .  | 66 |
| 11.7. Parámetros usados . . . . .   | 67 |

## Índice de figuras

|  |    |
|--|----|
| 1. Módulo de depredación intragremial . . . . .  | 6  |
| 2. Caminos de ensamblaje . . . . .   | 7  |
| 3. División del espacio $k_{CP} \times k_{RC}$ en función de las relaciones de orden existentes entre las masas de las tres especies. El radio de los nodos representa el tamaño corporal de las especies. . . . . | 9  |
| 4. $\Pi$ . . . . .   | 18 |

|     |  |    |
|-----|--|----|
| 5.  | Benguela . . . . .                                     | 24 |
| 6.  | Invasibilidad R-C . . . . .                            | 27 |
| 7.  | Env $Z(IC3)$ . . . . .                                 | 28 |
| 8.  | Condiciones Necesarias $P \rightarrow C - R$ . . . . . | 32 |
| 9.  | Env $Z(IC4)$ . . . . .                                 | 34 |
| 10. | Condiciones Necesarias $C \rightarrow P - R$ . . . . . | 36 |
| 11. | Env $Z(IC5)$ . . . . .                                 | 37 |
| 12. | Env $I_M$ . . . . .                                    | 38 |
| 13. | Env <i>Coexistencia</i> . . . . .                      | 41 |
| 14. | MTP . . . . .  | 44 |
| 15. | Empirica . . . . .                                     | 46 |
| 16. | $k^*, Grazing$ . . . . .                               | 56 |
| 17. | $f_1, Grazing$ . . . . .                               | 57 |
| 18. | $f_1, Sit$ . . . . .                                   | 58 |
| 19. | $f_1, Active$ . . . . .                                | 59 |
| 20. | Equilibrio $R - C$ vs $m_C$ . . . . .                  | 60 |
| 21. | Equilibrio $R - C$ vs $k_{RC}$ . . . . .               | 62 |
| 22. | Env $Z(IC2)$ . . . . .                                 | 64 |

## Índice de tablas

|    |   |    |
|----|---|----|
| 3. | Condiciones encontradas para los distintos escenarios explorados, en base a relaciones entre $m_P, k_{RC}$ y $k_{CP}$ . Detalles de cada uno de ellos se dan en las secciones siguientes. . . . . | 25 |
| 5. | Comportamiento de $\chi_3$ y $\chi_4$ , respecto a cambios en la razón de masas usando dos formas cualitativas para la estrategia de forrajeo ( $Fm$ ). . . . .                                   | 30 |
| 6. | Parámetros explorados en el análisis del modelo . . . . .   | 67 |

## 1. Resumen

Dada su relación con la tasa de metabolismo y movimiento, la masa corporal de las especies es una variable clave que describe bien aspectos funcionales de las especies. En este trabajo se exploramos la relación entre la masa corporal de las especies que componen el modulo de depredación intragremial y 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 tienen una influencia cuantitativa. Más aún la dimensión del espacio de búsqueda y la estrategia de forrajeo influyen el comportamiento cualitativo de partes de la relación con respecto a cambios en la razón de masas depredador presa presentes en el módulo. Debido a la influencia que ejercen sobre estos procesos la masa de las especies afecta la longitud de la cadena trófica presente en el módulo. Estos resultados sugieren relaciones entre el proceso de ensamblaje de una comunidad y la masa corporal de las especies presentes en el conjunto de potenciales colonizadores y la comunidad receptora.

**Palabras clave:** Masa corporal, 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 conections 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. INTRODUCCION

La longitud de las cadenas tróficas(en adelante LCT) es una propiedad estructural importante de los ecosistemas ,que afecta distintas funciones ecológicas de éste (e.g., reciclaje de nutrientes (DeAngelis, 1992), patrón de efectos cascada (Terborgh y Estes, 2013)).

A pesar de la gran variabilidad existente en el número de especies en distintas comunidades, las longitudes encontradas oscilan principalmente en el rango de 2 a 4 pasos(Elton, 1927; Pimm y Lawton, 1978; Yodzis, 1981; Williams y Martinez, 2004), esta relativa limitación en su variación implica que existen factores que restringen las longitudes posibles.

Si bien se han propuesto diversos factores como limitantes: régimen de perturbancias, tamaño del ecosistema y nivel de productividad (Post, 2002; Takimoto y Post, 2013); aún no se ha llegado a una conclusión definitiva sobre los mecanismos que regulan esta longitud (Sternler, Bajpai y Adams, 1997; Takimoto y Post, 2013) y en los últimos años se a pasado de determinar qué factor es más importante a determinar cómo los distintos factores interactúan entre sí y bajo que contexto son más o menos importantes (Post, 2002).

En nuestro caso exploramos la influencia de la distribución de masas presente en la comunidad sobre la expresión de los mecanismos de variación de las cadenas tróficas (*mecanismos proximales de variación estructural de las cadenas tróficas sensu Post y Takimoto, 2007*). Para ello analizamos el módulo de tres especies denominado *predación intra-gremial*, el cual fue descrito en Polis, Myers y Holt, 1989 y el primer análisis teórico desarrollado por Holt y Polis, 1997. Debido a la conexión existente entre los mecanismos de variación de la LCT y los mecanismos de ensamblaje del módulo(Post y Takimoto, 2007) este análisis es equivalente a estudiar las relaciones existentes entre la masa corporal de las especies que constituyen el módulo y, las condiciones para la expresión de los mecanismos de ensamblaje del módulo y la zona de coexistencia de las tres especies. Una relación entre procesos relacionados con el ensamblaje y la LCT fue reportada previamente por Holt (2002).

La influencia de la distribución de masas será explorada bajo la premisa de la relación existente entre la masa corporal de las especies y su tasa de metabolismo. La relación

de la masa corporal con la ecología de las especies data desde el descubrimiento y cuantificación de la relación existente entre la masa corporal de una especie y su tasa metabólica, lo que se denominó *ley de Kleiber* (Kleiber, 1975), y la posterior síntesis de registros empíricos de dicha relación en distintas especies realizada por Peters (Peters, 1986). Un enfoque más moderno es el dado por la denominada *Teoría metabólica de la ecología* (MTE), desarrollada entre otros por James Brown y Geoffrey West (Brown y col., 2004), donde se da un fundamento teórico para esta relación (West, Brown y Enquist, 1997; Savage y col., 2004b) y se formaliza la relación entre el metabolismo y procesos ecológicos a distinto nivel (Savage y col., 2004a; Brown, Sibly y Kodric-Brown, 2012).

En los últimos años se han explorado los efectos de la masa corporal sobre distintos procesos comunitarios, en particular en el estudio de redes tróficas, donde se ha demostrado que la masa de las especies interactuantes afectan la estabilidad, persistencia y funcionamiento de la red, debido a su influencia sobre la fuerza de interacción entre especies y la velocidad de flujo de energía y masa a través de ella. (Brose, Williams y Martinez, 2006; McCann, 2011)

Pese a ello aún no ha habido mucho énfasis en la relación de la masa corporal con el ensamblaje o estructuración de las comunidades ecológicas, en particular de las *redes tróficas*, la investigación en dicha área es fundamental si es que se desea lograr un completo entendimiento de las comunidades ecológicas, y desde el punto de vista aplicado para evaluar la resiliencia y robustez de las comunidades, y fomentar programas de recolonización en lugares altamente perturbados.

En este trabajo, derivamos criterios de invasibilidad y coexistencia en base a las masas de las especies presente en el módulo de depredación intragremial y exploramos de esta manera su relación con los mecanismos de ensamblaje del módulo y subsecuentemente con la LCT observada en él.



## 4. MARCO TEÓRICO

### 4.1. Modelos Matemáticos *Depredador-Presa*

El uso de modelos matemáticos para describir la dinámica poblacional de un conjunto de especies que se relacionan mediante interacciones depredador-presa, se remonta a los trabajos de Lotka y Volterra (Gotelli, 2001), los cuales independientemente describieron los cambios en la abundancia poblacional de un depredador  $C$  y una presa  $R$  mediante el siguiente sistema de ecuaciones diferenciales :

$$\begin{aligned}\dot{R} &= R(r - \alpha C) \\ \dot{C} &= C(e\alpha - q)\end{aligned}\tag{4.1}$$

Donde  $r$  es la tasa de crecimiento intrínseca de la presa  $R$ ,  $\alpha$  la tasa de ataque del depredador  $C$  y  $e$  denota la eficiencia de conversión de individuos consumidos de  $R$  a individuos de  $C$ .

El sistema (4.1) es conocido como *sistema de ecuaciones depredador-presa Lotka-Volterra* y se puede extender fácilmente a un sistema de  $n$  especies indexadas por  $\{1, 2, \dots, n\}$  de la siguiente manera:

$$\dot{X}_i = X_i(b_i - d_i + \sum_j^n \alpha_{ij} X_j)\tag{4.2}$$

Donde  $X_i$  representa la abundancia en números o biomasa de la especie  $i$ ,  $b_i$  la tasa intrínseca de producción de masa(individuos),  $d_i$  la tasa de pérdida de masa(individuos) y  $\alpha_{ij}$  se puede interpretar como la pérdida(ganancia) de masa(individuos) debido a interacciones con las demás especies presentes en el hábitat.

Por lo general se asume que :

- $\alpha_{ij}$  es una constante(la modificación  $\alpha_{ij} = \alpha_{ij}(X)$  para una forma específica de la función da lugar a lo que se conoce como respuesta funcional tipo II o tipo III).
- $\alpha_{ii} < 0$  si  $X_i$  es un recurso basal, a diferencia de la formulación original en este caso se asume que existe *denso dependencia directa* entre los individuos de una población de presas.

- $\alpha_{ii} = 0$  si  $X_i$  es un depredador, es decir no existe *denso dependencia directa* entre individuos de una población de depredadores, sin embargo la denso dependencia se da indirectamente a través de la interacción con los recursos..
- $b_i = 0$  si  $X_i$  es un depredador, ya que los depredadores no pueden subsistir en ausencia de presas.

Modelos como (4.2) con los supuestos dados previamente, son llamados *modelos tipo Lotka-Volterra*.

El modelo depredador-presa *Lotka-Volterra*, pese a sus evidentes limitaciones (respuestas funcionales lineales), ha jugado (y sigue jugando) un papel importante en el desarrollo de la teoría en ecología y formó la base para el desarrollo de modelos que incorporan características con mayor fundamento biológico (Gotelli, 2001; Pawar, 2009).

Uno de los problemas que surge al momento de construir un modelo similar al de (4.2) es el como decidir *a priori* el valor de los parámetros del modelo (e.g.,  $b_i, d_i$ ). Este problema se hace más notorio conforme la dimensión del modelo (i.e., número de ecuaciones en el sistema) crece (Yodzis e Innes, 1992).

Yodzis e Innes en *Body size and Consumer-Resource dynamics* (Yodzis e Innes, 1992) propusieron una forma para aligerar el problema. Ellos introdujeron lo que hoy en día se conoce como *modelamiento bioenergético* el cual se basa en derivar los valores de los parámetros de las relaciones que existen entre ellos y la masa corporal, esta relación es generalmente de forma indirecta y se manifiesta debido a la relación que tiene la masa sobre el metabolismo de las especies (Peters, 1986). A la fecha se han desarrollado diversos refinamientos a estas ideas, lo cual nos permite centrarnos en parámetros con mayor significado biológico (e.g. razón de masas presa-depredador) (Kiltie, 2000; Brown y col., 2004; Savage y col., 2004b; Pawar, Dell y Savage, 2012; Brose, 2010).

## 4.2. Ensamblaje

En esta sección definimos ciertos términos relacionados al proceso de ensamblaje de una comunidad.

Se denomina proceso de ensamblaje  $E_A$  de una comunidad  $A$  asociada a un hábitat  $H$  al continuo de colonizaciones y extinciones de especies que se dan dentro de  $H$  (los cuales a su vez modifican  $H$ ), el conjunto de especies que *potencialmente* puede colonizar a la comunidad  $A$  (i.e pueden por lo menos llegar a  $H$ ) se denomina *pool regional de*

especies.

$$E_A := (A_0, H_0) \rightarrow (A_1, H_1) \rightarrow (A_2, H_2) \rightarrow \dots \quad (4.3)$$

En (4.3) cada cambio de  $(A_i, H_i)$  a  $(A_{i+1}, H_{i+1})$  se da debido a un intento de colonización sobre  $(A_i, H_i)$ , el cual puede tener uno de los tres siguientes desenlaces (Pawar, 2009):

1. El invasor no puede invadir.
2. El invasor llega a invadir pero provoca extinciones en la comunidad receptora, pudiendo el mismo extinguirse, esto es llamado *invasión inestable*.
3. El invasor llega a invadir y no provoca ninguna extinción, esto es llamado *invasión estable*.

De lo anterior se observa que la comunidad y el hábitat físico receptor juegan un papel muy importante en el subsiguiente paso del proceso, además especificamos que cada estado  $(A_i, H_i)$  puede estar en constante cambio, excepto por el número de especies, debido a la dinámica inherente de las poblaciones de las especies presentes; y por ende el tiempo entre distintas colonizaciones puede influenciar el desenlace de la colonización, debido a que la comunidad receptora puede estar en distintos estados (e.g., estado transiente *vs* estado asintótico).

Sea  $B = \{(A_j, H_j) / j \in I, I \subseteq \mathbb{N}\}$  un conjunto de estados en  $E_A$ , usando el formalismo definido en (4.3) decimos que la comunidad  $A$   $\omega$ -converge a  $B$  durante el ensamblaje si existe un  $m \in \mathbb{N}$  tal que  $(A_i, H_i) \in B, i \geq m$ . Sea  $D$  el menor de los conjuntos (respecto a la inclusión) a los cuales la comunidad  $A$   $\omega$ -converge. Decimos entonces que la comunidad  $A$  converge a  $D$ .

#### 4.2.1. Caminos de Ensamblaje

Sea  $\hat{A}$  un conjunto de especies con un set de interacciones  $S$  y un hábitat  $\hat{H}$ , una secuencia de colonizaciones  $\mathcal{C}$  tal que el estado final es  $(\hat{A}, S, \hat{H})$  es llamado *camino de ensamblaje* hacia  $(\hat{A}, S, \hat{H})$ .

### 4.3. Módulo de Depredación Intragremial

En teoría de redes tróficas, se denomina *módulos comunitarios* a un conjunto pequeño de especies que interactúan entre sí y cuyo patrón de interacción ha sido encontrado en diversos ecosistemas (Holt, 1997). Entre ellos el módulo de *depredación intragremial* (IGP por sus siglas en inglés), el cual fue descrito en Polis, Myers y Holt, 1989, envuelve tres especies: un recurso basal  $R$ , un depredador intermedio  $C$  y un depredador tope  $P$ . Ambos depredadores consumen al recurso y además el depredador intermedio es consumido por el depredador tope. Este sistema pese a tener solo 3 especies incorpora diversos tipos de interacción *depredación*, *competencia aparente*, *competencia por explotación* y *mutualismo indirecto* (Polis, Myers y Holt, 1989). Esto se describe gráficamente en la figura 1.

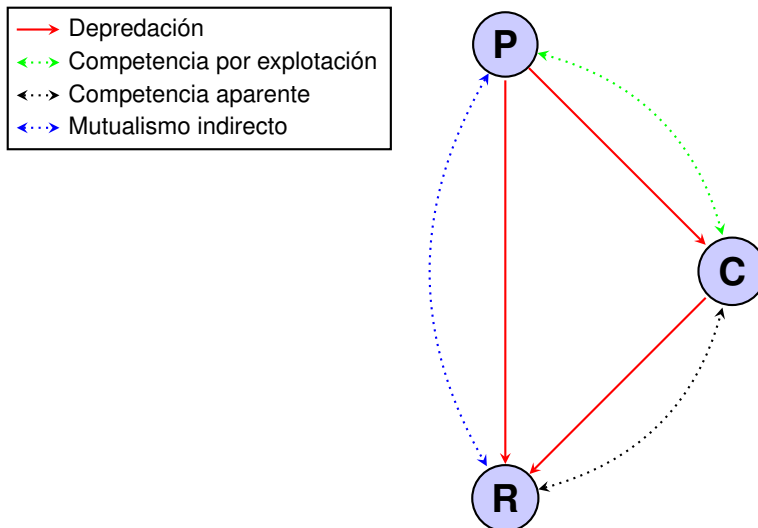


Figura 1: Módulo de depredación intragremial.

Además este sistema es el menor (en el sentido de número de especies) en el cual podemos encontrar 2 *camino de ensamblaje* (figura 2).

Este tipo de interacción es bastante común en la naturaleza, numerosos ejemplos son citados en Polis, Myers y Holt, 1989; Arim y Marquet, 2004.

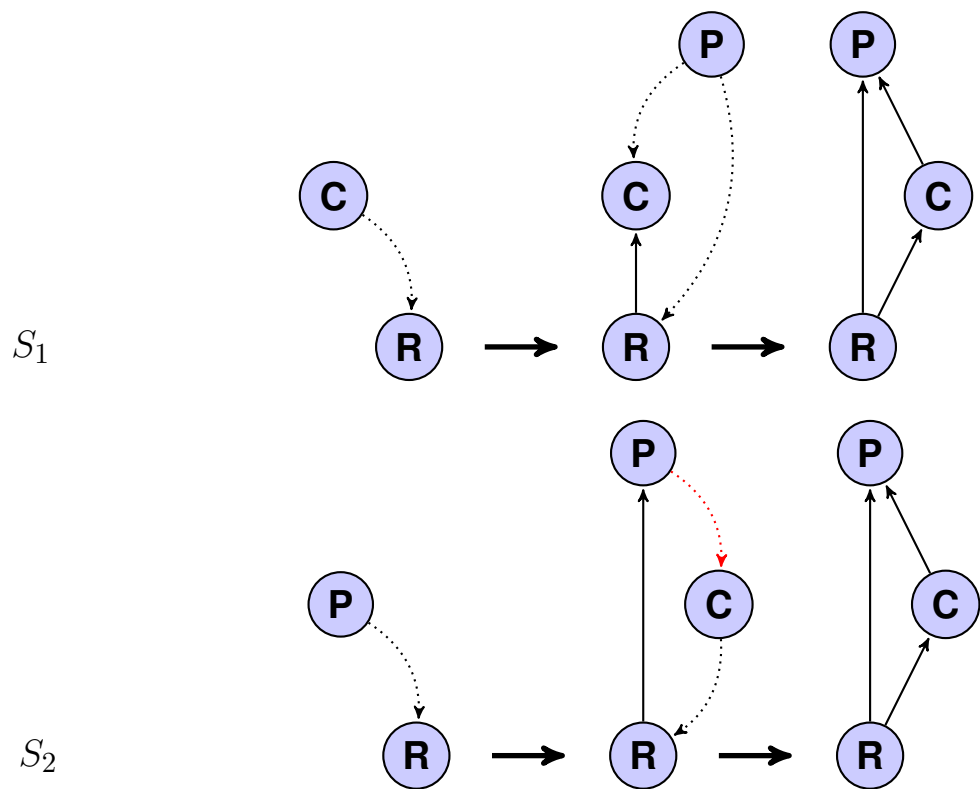


Figura 2: *Caminos de ensamblaje* para el módulo de depredación intragremial, denotamos por  $S_1$  al camino superior y  $S_2$  al inferior. ( $\cdots\rightarrow$ ) denota las interacciones (depredación) al momento de la invasión. ( $\cdots\rightarrow$ ) denota una interacción negativa (i.e., C es consumido por P). ( $\rightarrow$ ) indican el flujo de energía en el sistema.

#### 4.4. Distribución de Masas

Una distribución de masas en una comunidad  $C$  es la imagen de una función  $f : C \rightarrow \mathbb{R}^+$  donde a cada conjunto de individuos de una especie  $S$  se le asocia la masa promedio  $m_S$  encontrada en  $S$ . Una distribución de masas proveniente de una recolección empírica se representa gráficamente mediante histogramas.

Generalmente la forma de la distribución se considera una característica de la comunidad, y se ha demostrado que influencia la distribución de autovalores y otras propiedades dinámicas de ella.

En el módulo IGP dado que solo esta compuesto de tres especies (recurso R, depredador intermedio C, depredador tope P) podemos describir la distribución de las masas presente mediante las relaciones que existen entre las masas de las tres especies y distinguir estos 6 tipos de comunidades :

1.  $m_P > m_C > m_R$
2.  $m_P > m_R > m_C$
3.  $m_R > m_C > m_P$
4.  $m_R > m_P > m_C$
5.  $m_C > m_P > m_R$
6.  $m_C > m_R > m_P$

Estas relaciones entre masas son equivalentes a relaciones entre las razones de masas presentes en el módulo. Definimos :

$$\begin{aligned} k_{RC} &\equiv \frac{m_R}{m_C} \\ k_{CP} &\equiv \frac{m_C}{m_P} \\ k_{RP} &\equiv \frac{m_R}{m_P} = k_{RC}k_{CP} \end{aligned} \tag{4.4}$$

Podemos designar cada comunidad por su particular razón de masas :

$$(a) \ C_1 \equiv k_{RC} \leq 1, k_{RP} \leq 1, k_{CP} \leq 1$$

$$(b) \ C_2 \equiv k_{RC} > 1, k_{RP} \leq 1, k_{CP} \leq 1$$

(c)  $C_3 \equiv k_{RC} > 1, k_{RP} > 1, k_{CP} \leq 1$

(d)  $C_4 \equiv k_{RC} > 1, k_{RP} > 1, k_{CP} > 1$

(e)  $C_5 \equiv k_{RC} \leq 1, k_{RP} > 1, k_{CP} > 1$

(f)  $C_6 \equiv k_{RC} \leq 1, k_{RP} \leq 1, k_{CP} > 1$

Bajo este criterio podemos seccionar el espacio  $k_{CP} \times k_{RC}$  en 6 zonas. Esto se representa gráficamente en la figura 3

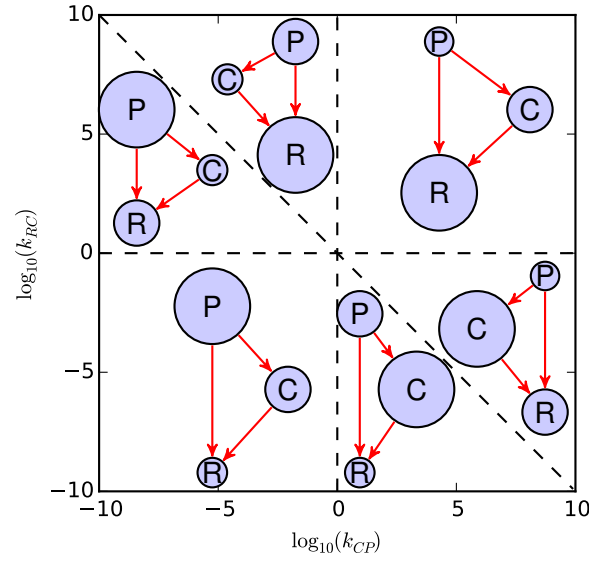


Figura 3: División del espacio  $k_{CP} \times k_{RC}$  en función de las relaciones de orden existentes entre las masas de las tres especies. El radio de los nodos representa el tamaño corporal de las especies.

#### 4.5. Longitud de Cadenas tróficas

Si bien existen distintas formas de medir la longitud de las cadenas tróficas (Post, 2002) en este trabajo usaremos el concepto de *posición trófica* de una especie (Post y Takimoto, 2007), el cual está definido como :

$$TP_j = \sum_{i \in G} (1 + TP_i) p_i \quad (4.5)$$

Donde  $G$  es el conjunto de presas del predador  $j$  y  $p_i$  es la proporción de energía y materia derivada de la consumción de la presa  $i$ . A nivel comunitario se reporta la máxima posición trófica que se puede interpretar como la *altura* de la red trófica en la cual están

embebidas todas las interacciones *depredador-presa* de la comunidad.

El concepto de máxima posición trófica es adecuado para tratar el hecho que en la naturaleza existe un gran nivel de omnivorismo (Arim y Marquet, 2004; Williams y Martinez, 2004; Thompson y col., 2007), y por ende no se espera la presencia de cadenas lineares, sino que todas estas interacciones están embebidas en una estructura reticular .

#### **4.6. Hipótesis asociadas a Longitud de Cadenas tróficas**

La búsqueda de los determinantes de la longitud de las cadenas tróficas se remonta a la pregunta hecha por Elton(1927) : Qué limita la longitud de las cadenas tróficas?, esto debido a que empíricamente se estaba encontrando cadenas no mayores de 5 pasos, numerosos estudios se han conducido desde entonces, emergiendo diversas hipótesis, las cuales serán citadas a continuación acompañadas de sus respectivos proponentes.

(a) **Limitaciones energéticas:** Propuesta por Lindeman (1942), extendida por Hutchinson (1959) y Schoener (1989), este último consideró al espacio explícitamente. El argumento es una simple adaptación de la segunda ley de la termodinámica de donde se propone que la longitud está limitada debido a que la transferencia de energía no es perfecta de manera tal que a través de cada nivel trófico se va perdiendo parte de la energía producida por el nivel trófico previo, por lo que conforme aumenta el número de niveles la energía disponible hacia el nivel trófico superior(si existiera) es cada vez menor. La validación empírica se basa en evaluar la correlación entre el nivel de productividad del hábitat y la máxima longitud encontrada (Kaunzinger y Morin, 1998; Wootton y Power, 1993), si bien el nivel de productividad basal a niveles muy bajos siempre sería un limitante de la longitud, dado que para que al menos un nivel persista se necesita que haya un nivel de energía y materia mínimo (el cual dependerá de la especie en consideración), su influencia en casos no tan extremos ha sido cuestionada (Post, Pace y Hairston (2000), véase sin embargo Young y col. (2013)). Un argumento similar que usa el concepto de *centripetalidad* asociado a procesos autocatalíticos ha sido postulado por Ulanowicz, Holt y Barfield (2014), el cual sin embargo se reduce a una consecuencia de la segunda ley de la termodinámica, con la diferencia de que su accionar no es uniforme para distintos niveles de organización del sistema.

(b) **Estabilidad dinámica:** Postulada por Pimm y Lawton (1978) , donde teóricamente



demonstraron que una cadena más larga era más inestable( medida de estabilidad de acuerdo al tiempo de vuelta hacia el estado de equilibrio) y por ende tendría una menor probabilidad de ser observada.Sin embargo Sterner, Bajpai y Adams (1997) han refutado esta idea, haciendo ver que lo que supuestamente encontraron Pimm y Lawton era dependiente de los factores de regulación presentes en el sistema(e.g., denso-dependencia intraespecífica), lo cual Pimm y Lawton incorporaron solo a nivel basal, si se controlan los factores a medida que uno alarga la cadena, en contradicción con lo originalmente postulado, las cadenas se vuelven más estables(Sterner et al. 1997). El trabajo de Borrelli y Ginzburg (2014) reafirma la observación inicial encontrando en la mayoría de los casos una relación negativa entre la máxima LCT y la estabilidad del sistema, medido en base al criterio de *Quasi-sign stability*(Allesina y Pascual, 2008). Esta hipótesis se ha medido empíricamente viendo la correlación entre el régimen de disturbancia del ambiente y la máxima LCT encontrandose efectos significativos en algunos casos y nulos en otros(Takimoto, Spiller y Post, 2008; Power, Parker y Wootton, 1996).

- (c) **Tamaño del ecosistema:** Postulada entre otros por Cohen y Newman (1991) y Post, Pace y Hairston (2000), donde sugieren que el tamaño del ecosistema es el responsable de la longitud observada en las cadenas tróficas, relacionada con las ideas de curva especie-área, i.e mayor área implica mayor número de especies lo que potencialmente da lugar a una cadena trófica más larga (Holt, 2002; Holt y col., 1999), como también sugiriendo el hecho que una mayor área aminora las inestabilidades dinámicas que puede tener un sistema limitado espacialmente(Holt, 2002; McCann, Rasmussen y Umbanhowar, 2005) esta hipótesis ha sido validada empíricamente en distintos ambientes (Post, Pace y Hairston, 2000; Takimoto, Spiller y Post, 2008), sin embargo igual que en los dos casos anteriores existen reportes donde este factor no es un buen predictor de la máxima LCT (Young y col., 2013)
- (d) **Dinámica adaptativa:** Un trabajo reciente de Kondoh y Ninomiya (2009) rejuvenecen la idea de Hastings y Conrad (1979) proponiendo que la dinámica adaptativa del depredador al momento de elegir a su presa es un factor clave en la limitación de la longitud de las cadenas tróficas.

A pesar de la gran cantidad de trabajos realizados en este tema, no hay aún una conclusión definitiva, debido a lo cual Takimoto y Post(2012) sugieren que, con la teoría actual aún no se pueden entender algunos patrones observados en la naturaleza.

## 5. OBJETIVOS GENERALES Y ESPECÍFICOS

### 5.1. Objetivo General

Explorar la relación existente entre los mecanismos de variación de la longitud de las cadenas tróficas y la distribución de masas presente en la comunidad.

### 5.2. Objetivos Específicos

- Derivar condiciones necesarias y suficientes para la expresión de los mecanismos responsables de la variación en la longitud de las cadenas tróficas (e.g. inserción, adición y grado de omnivorismo); en función de la razón de masas depredador-presa presentes en la comunidad, bajo el estudio de los mecanismos de coexistencia y ensamblaje del módulo de *depredación intra-gremial*.
- Evaluar la influencia de factores como la dimensión del ecosistema, la estrategia de forrajeo de los depredadores presentes y el nivel de productividad basal del ecosistema, sobre dichas condiciones.

## 6. HIPOTESIS

$H_{o1}$  : La longitud de las cadenas tróficas es invariante respecto a cambios en los valores de la razón de masas presa-depredador presentes en la comunidad.

$H_{11}$  : La longitud de las cadenas tróficas es dependiente de los valores de la razón de masas presa-depredador presentes, debido a las limitaciones que estos imponen sobre los mecanismos de inserción, adición y omnivorismo.

$H_{o2}$  : Las limitaciones impuestas sobre la longitud de las cadenas tróficas por los valores de la razón de masas presa-depredador presentes en la comunidad es independiente de la dimensión del ecosistema, la estrategia de forrajeo de los depredadores presentes y el nivel de productividad basal del ambiente.

$H_{12}$  : La dimensión del ecosistema, la estrategia de forrajeo de los depredadores presentes y el nivel de productividad basal del ambiente influyen las limitaciones que impone sobre la longitud de las cadenas tróficas los valores de la razón de

masas presa-depredador presentes en la comunidad, debido a que modulan sus relaciones con los mecanismos de inserción, adición y omnivorismo.

## 7. METODOLOGIA

### 7.1. Modelación matemática

Tomando como base el módulo de tres especies *depredación intragremial*-(descrito en Polis, Myers y Holt 1989; Polis y Holt 1992), usamos un modelo matemático (Holt y Polis, 1997) 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 mecanismos que provocan variación en la longitud de las cadenas tróficas : Inserción, Adición y Omnivorismo (Post y Takimoto, 2007).

#### 7.1.1. Forma general

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

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

$$\begin{aligned}\dot{R} &= F(R) - G(R, C) - H_R(R, C, P) \\ \dot{C} &= \epsilon_1 G(R, C) - H_C(R, C, P) - q_2 C \\ \dot{P} &= \epsilon_2 H_R(R, C, P) + \epsilon_3 H_C(R, C, P) - q_1 P\end{aligned}\tag{7.1}$$

**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  $C$ .

$\epsilon_1$  : Eficiencia de conversión de biomasa del recurso  $R$  en biomasa del consumidor intermedio  $C$ .

$\epsilon_2$  : Eficiencia de conversión de biomasa del recurso  $R$  en biomasa del depredador tope  $P$ .

$\epsilon_3$  : 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  $P$ .

### 7.1.2. 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 (Gotelli, 2001), la cual es una modificación del modelo Lotka-Volterra (Gotelli, 2001).

Definimos:

$$\begin{aligned}
 r &:= r(m_R, T_R, \vartheta_R) \\
 K &:= K(m_R, T_R, \vartheta_R) \\
 \alpha_1 &:= \alpha_1(m_R, m_C, T_R, T_C, D_R, f_1, \vartheta_R, \vartheta_C) \\
 \alpha_2 &:= \alpha_2(m_R, m_P, T_R, T_P, D_R, f_2, \vartheta_R, \vartheta_P) \\
 \alpha_3 &:= \alpha_3(m_C, m_P, T_C, T_P, D_C, f_3, \vartheta_C, \vartheta_P) \\
 q_1 &:= q_1(m_C, T_C, \vartheta_C) \\
 q_2 &:= q_2(m_P, T_P, \vartheta_P) \\
 F(R) &:= rR(1 - R/K) \\
 G(R, C) &:= \alpha_1 RC \\
 H_R(R, C, P) &:= \alpha_2 PR \\
 H_C(R, C, P) &:= \alpha_3 PC
 \end{aligned} \tag{7.2}$$

Reemplazando (7.2) en (7.1) tenemos:

$$\begin{aligned}
\dot{R} &= R \left[ r \left( 1 - \frac{R}{K} \right) - \alpha_1 C - \alpha_2 P \right] \\
\dot{C} &= C [\epsilon_1 \alpha_1 R - \alpha_3 P - q_1] \\
\dot{P} &= P [\epsilon_2 \alpha_2 R + \epsilon_3 \alpha_3 C - q_2]
\end{aligned} \tag{7.3}$$

**Donde:**

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

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

$\alpha_1$  : Tasa por unidad de masa de búsqueda y captura de biomasa del depredador intermedio  $C$  sobre el recurso basal  $R$ .

$\alpha_2$  : Tasa por unidad de masa de búsqueda y captura de biomasa del depredador tope  $P$  sobre el recurso basal  $R$ .

$\alpha_3$  : 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:  $P, C, R$

$\vartheta_J$  : 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.

### 7.1.3. Parametrización

Usamos relaciones alométricas derivadas previamente en la literatura basadas en relaciones biomecánicas y bioenergéticas (Savage y col., 2004b; Brown y col., 2004; West, Brown y Enquist, 1997; Savage y col., 2004a; Pawar, Dell y Savage, 2012; McGill y Mittel-

bach, 2006; Peters, 1986; Kiltie, 2000; Yodzis e Innes, 1992) 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 Brown y col. 2004; Savage y col. 2004a) nos centraremos únicamente en la masa corporal y dejaremos los efectos de la temperatura para un futuro trabajo.

#### 7.1.4. Parámetros intra-poblacionales

Usando las relaciones definidas en Savage y col., 2004a tenemos:

$$\begin{aligned} r &= r_0 m_R^{\beta_R - 1} \\ q_1 &= q_{0,1} m_C^{\beta_C - 1} \\ q_2 &= q_{0,2} m_P^{\beta_P - 1} \\ K &= \kappa_0 m_R^{1 - \beta_R} \end{aligned} \tag{7.4}$$

$\beta_J$  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  $2/3$  y  $1$  siendo  $3/4$  el asociado a una tasa metabólica basal y valores superiores a tasas metabólicas en actividad (Pawar, Dell y Savage, 2012; West, Brown y Enquist, 1997; Savage y col., 2004b).  $r_0, q_{0,1}, q_{0,2}$  y  $\kappa_0$  son constantes que dependen de la temperatura y la clase metabólica de las especies (e.g., endotermos o ectotermos),  $\kappa_0$  a su vez depende de la productividad del ecosistema (Pawar, Dell y Savage, 2012).

#### 7.1.5. Parámetros inter-poblacionales

Usando las relaciones definidas en (Pawar, Dell y Savage, 2012; Kiltie, 2000; McGill y Mittelbach, 2006; Bejan y Marden, 2006) 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  $\mathbb{N}$ :

$$\begin{aligned}
m_j \alpha &= S_A * \aleph \\
S_A &= A_D * v_r \\
A_D &= \begin{cases} 2d & \text{si } D_i = 2 \\ \pi d^2 & \text{si } D_i = 3 \end{cases} \\
v_r &= \sqrt{v_i^2 + v_j^2} \\
\aleph &= \Pi(k_{ij})
\end{aligned} \tag{7.5}$$

A continuación detallamos cada componente de (7.5):

$A_D$  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 (Pawar, Dell y Savage, 2012). 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 (Pawar, Dell y Savage, 2012, supinfo.) , la forma dada en (7.5) asume un movimiento aleatorio por parte de ambas especies, el cual ha sido descrito previamente (Okubo y Levin, 2001).

En Pawar, Dell y Savage, 2012 describen la variación de la velocidad para una especie  $v$  respecto a cambios en su masa corporal de la siguiente manera:

$$\begin{aligned}
v &\propto \frac{B_0 m^\beta}{Fuerza} \\
Fuerza &\propto m^{\beta_F} \\
v &= v_0 m^{\beta - \beta_F}
\end{aligned} \tag{7.6}$$

$v_0$  es una constante que depende del taxa y el modo de locomoción y la constante metabólica  $B_0$ . La fuerza es proporcional al área de la sección transversal del cuerpo y los músculos de los apéndices, la cual escala con el tamaño corporal con el exponente  $\beta_F$ .

$k_{ij} = m_i/m_j$  es el razón de la masa del recurso con respecto al depredador , y  $\Pi \in [0, 1]$  y puede tomar distintas formas (Weitz y Levin, 2006), en este trabajo se usó la siguiente (figura 4):

$$\Pi(k_{ij}) = \frac{a}{1 + k_{ij}^\phi} \tag{7.7}$$

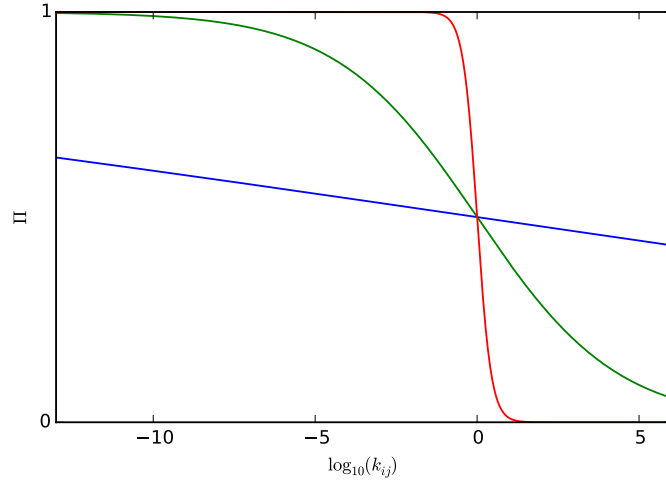


Figura 4: Formas para  $\Pi$  en escala logarítmica para distintos valores de  $\phi$ , (—) = 0.02, (—) = 0.2 y (—) = 2. Donde se observa que si  $\phi_1 > \phi_2$  entonces  $\Pi_{\phi_1}(k_{ij}) > \Pi_{\phi_2}(k_{ij})$  para  $k_{ij} < 1$  y lo contrario en caso  $k_{ij} > 1$

$a \in [0, 1]$  es una constante que determina la máxima eficiencia en la captura y  $\phi > 0$  determina la forma del decaimiento de  $\Pi$  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:

Sea  $\eta$  la agudeza visual del depredador  $j$  y  $\theta$  el ángulo de resolución:

$$\begin{aligned} \tan \theta/2 &= \frac{L_j}{d} \\ \theta &= \frac{1}{\eta} \\ \eta &= c_a L_i^{b_a} \\ M &= c_{lm} L^{b_{lm}} \end{aligned} \tag{7.8}$$

**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 (Peters, 1986; McGill y Mittelbach, 2006).

$b_a \approx 1$  y  $c_a$  varia dependiendo del grupo taxonómico y el ambiente (Kiltie, 2000).



Pawar, Dell y Savage, 2012 derivan  $d$  de la siguiente relación:

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

La cual es una aproximación plausible derivada de (7.8) 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 (7.5) se llega a obtener la siguiente forma para la respectiva tasa de ataque  $\alpha$  (Pawar, Dell y Savage, 2012).

$$\begin{aligned} m_C \alpha_1 &= \alpha_{0,1} m_C^{p_v + 2p_d(D_R - 1)} f_1(k_{RC}) \\ m_P \alpha_2 &= \alpha_{0,2} m_P^{p_v + 2p_d(D_R - 1)} f_2(k_{RP}) \\ m_P \alpha_3 &= \alpha_{0,3} m_P^{p_v + 2p_d(D_C - 1)} f_3(k_{CP}) \end{aligned} \quad (7.9)$$

**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 (Pawar, Dell y Savage, 2012).

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 (Pawar, Dell y Savage, 2012).

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

$$f(k_{ij}) = \begin{cases} \sqrt{1 + k_{ij}^{2p_v}} k_{ij}^{(D_j - 1)p_d} \Pi(k_{ij}) & Fm = Ac \\ k_{ij}^{p_v + (D_j - 1)p_d} \Pi(k_{ij}) & Fm = Sw \\ k_{ij}^{(D_j - 1)p_d} \Pi(k_{ij}) & Fm = Gr \end{cases} \quad (7.10)$$

Un análisis del comportamiento de estas funciones se detalla en anexos 11.1.

## 7.2. 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 II, las combinaciones usadas se especifican en Anexo 11.7 .

Definiendo:

$$k_{RC} = \frac{m_R}{m_C} \wedge k_{CP} = \frac{m_C}{m_P} \quad (7.11)$$

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.

### 7.2.1. 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 condición 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 condición es necesaria para la invasión.

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 11.4

#### 7.2.1.1. $\mathbf{P} \rightarrow \mathbf{C-R}$

$$\mathbf{I}_{P \rightarrow C-R} := \dot{P} > 0 \iff \epsilon_2 \alpha_2 \hat{R}_2 + \epsilon_3 \alpha_3 \hat{C}_2 > q_2 m_P \quad (7.12)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \hat{R}_2 &= \frac{q_1 m_C}{\epsilon_1 \alpha_1} \\ \hat{C}_2 &= r\left(\frac{m_C}{\alpha_1}\right) \left[1 - \frac{q_1 m_C}{\epsilon_1 \alpha_1 K}\right] \end{aligned} \quad (7.13)$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{P \rightarrow C-R}) := \{v \in \mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow R}) / \dot{P}(v) > 0\} \quad (7.14)$$

### 7.2.2. 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 (7.1). El conjunto de los puntos de equilibrio es denotado por  $E$ .

$$E := \{(R, C, P) \in \mathbf{R}_+^3 / N((R, C, P)) = 0\} \quad (7.15)$$

En nuestro caso las expresiones para el equilibrio son (el cálculo se detalla en 11.5):

$$R^* = \frac{K(\epsilon_3(\alpha_2 q_1 + \alpha_3 r) - \alpha_1 q_2)}{A} \quad (7.16)$$

$$C^* = \frac{K\alpha_1\alpha_2\epsilon_1 q_2 - K\alpha_2\epsilon_2(\alpha_2 q_1 + \alpha_3 r) + \alpha_3 q_2 r}{\alpha_3 A} \quad (7.17)$$

$$P^* = \frac{K\alpha_1(\alpha_2\epsilon_2 q_1 + \alpha_3\epsilon_1\epsilon_3 r) - (K\alpha_1^2\epsilon_1 q_2 + \alpha_3\epsilon_3 q_1 r)}{\alpha_3 A} \quad (7.18)$$

Donde:

$$A = K\alpha_1\alpha_2(\epsilon_1\epsilon_3 - \epsilon_2) + \alpha_3\epsilon_3 r \quad (7.19)$$

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 7.2.1.

Denotamos :

$$\begin{aligned} E_1 &= \{n \in E / A > 0\} \\ E_2 &= \{n \in E / A < 0\} \end{aligned} \quad (7.20)$$

#### 7.2.2.1. Habilidad Competitiva

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

$$\frac{q_2}{\epsilon_2 \alpha_2} > \frac{q_1}{\epsilon_1 \alpha_1} \quad (7.21)$$

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* (Tilman, 1990).

Con la parametrización usada para una masa de depredador tope  $m_P$  dada esta condi-

ción se reduce a

$$\frac{q_{0,2}}{\varepsilon_2 \alpha_{0,2} f_2(k_{RP})} > \frac{q_{0,1} k_{CP}^{\beta-h}}{\varepsilon_1 \alpha_{0,1} f_1(k_{RC})} \quad (7.22)$$

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

### 7.2.3. 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 11.6.

### 7.2.4. 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:

$$MTP = \frac{2\varepsilon_2 \alpha_2 R^* + 3\varepsilon_3 \alpha_3 C^*}{\varepsilon_2 \alpha_2 R^* + \varepsilon_3 \alpha_3 C^*} = 2 + \frac{\varepsilon_3 \alpha_3 C^*}{q_2} \quad (7.23)$$

## 7.3. Análisis da datos

En base a la red trófica de Benguela (Yodzis, 1998) y los datos de masas coporarles publicados en Brose y col. (2005). Extraemos de la red todos los triples de especies que conformen un módulo IGP y para una gradiente de valores de  $\kappa_0$  calculamos la proporción de módulos cumpliendo alguno de los criterios de invasibilidad o coexistencia respectivamente.

## 8. RESULTADOS

La tabla 3 contiene todos los criterios encontrados, las siguientes secciones detallan cada uno de ellos.

### 8.1. Invasibilidad

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

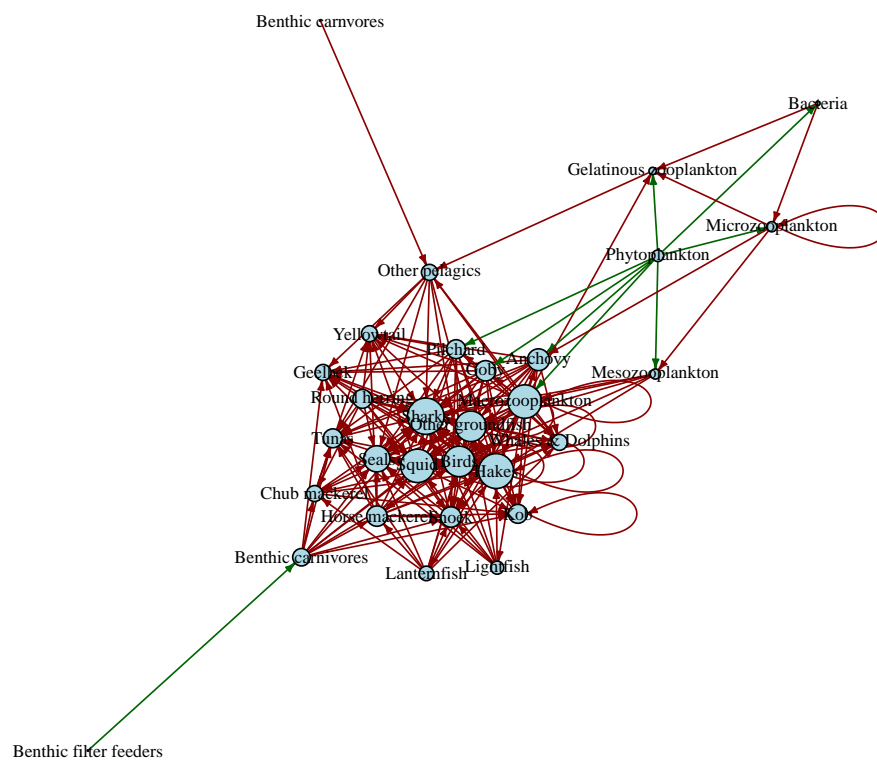


Figura 5: Red trófica de Benguela (Yodzis, 1998)

Tabla 3: Condiciones encontradas para los distintos escenarios explorados, en base a relaciones entre  $m_P, k_{RC}$  y  $k_{CP}$ . Detalles de cada uno de ellos se dan en las secciones siguientes.

| Escenario              | Condición  |
|------------------------|--|
| $C \rightarrow R$      | $\mu_1 := (m_P^w > \zeta_1(k_{CP}, k_{RC}) = k_{CP}^{-w} \frac{q_{0,1}}{\chi_1})$  |
| $P \rightarrow R$      | $\mu_2 := (m_P^{h_R+1-2\beta} > \zeta_2(k_{RC}, k_{CP}) = \frac{q_{0,2}}{\chi_2})$   |
| $P \rightarrow C - R$  | $\mu_3 := (\gamma_1 = \chi_3 + \chi_4 - q_{0,2} > 0 \wedge m_P^{h+1-2\beta} > \zeta_3(k_{RC}, k_{CP}) = \frac{\chi_4}{\chi_3 + \chi_4 - q_{0,2}} \zeta_1)$   |
| $C \rightarrow P - R$  | $\mu_4 := (\gamma_2 = \chi_3 + c_\varepsilon \chi_4 - q_{0,2} < 0 \vee m_P^{h+1-2\beta} < \zeta_4(k_{RC}, k_{CP}) = \frac{c_\varepsilon \chi_4}{\chi_3 + c_\varepsilon \chi_4 - q_{0,2}} \zeta_2)$ |
| $A > 0$                | $\mu_1 \wedge \mu_3$<br>$c_\varepsilon < 1 \vee m_P^{h+1-2\beta} < \frac{c_\varepsilon \chi_4}{(c_\varepsilon - 1)\chi_2}$   |
| Coexistencia Estable   | $A > 0 \wedge \mu_3 \wedge \mu_4$  |
| Coexistencia Inestable | $A < 0 \wedge \neg \mu_3 \wedge \neg \mu_4$  |
| $R_C^* < R_P^*$        | $q_{0,2} > \chi_3$   |

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

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

### 8.1.1. $C \rightarrow R$

$$\frac{dC}{dt} > 0 \iff \mu_1 := (m_P^w > \zeta_1(k_{CP}, k_{RC}) = k_{CP}^{-w} \frac{q_{0,1}}{\chi_1}) \quad (8.1)$$

Donde:

$$\begin{aligned} h_R &= p_v + 2(D_R - 1)p_d \\ w &= h_R + 1 - 2\beta \\ \chi_1 &= \varepsilon_1 \kappa_0 \alpha_{0,1} g(k_{RC}) \\ g(k_{RC}) &= f_1(k_{RC}) k_{RC}^{1-\beta} \end{aligned} \quad (8.2)$$

Entonces:

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow R}) := \{(k_{RC}, k_{CP}, m_P) \in \mathbb{R}_+^3 / m_P^{h_R+1-2\beta} > \zeta_1(k_{RC}, k_{CP})\} \quad (8.3)$$

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

$$w \log m_C > \log q_{0,1} - \log \chi_1 = \log q_{0,1} - \log(\varepsilon_1 \kappa_0 \alpha_{0,1}) - \log g(k_{RC}) \quad (8.4)$$

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  $\beta, p_d, p_v$ ):

Tenemos que aumentos en productividad basal  $\kappa_0$ , eficiencia de conversión  $\varepsilon_1$  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  $\phi$  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 (8.4) tenemos:

$$w \log m_C > \log t_0 - h'_R \log k_{RC} + \log(1 + k_{RC}^\phi) \quad (8.5)$$

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  $\phi$ , la parte derecha de la ecuación sera creciente respecto a incrementos en  $k_{RC}$  siempre que

$$k_{RC}^\phi(\phi - h'_R) > h'_R \quad (8.6)$$

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 6 muestra que el comportamiento es similar para las otras estrategias de forrajeo. Un tratamiento más riguroso sobre esta similitud se detalla en 11.1. De la figura también se observa que el comportamiento es similar tanto para ambientes de búsqueda 3D y 2D, y salvo para  $\phi$  elevados las diferencias cuantitativas no son notorias. Una



descripción general se detalla en 11.3

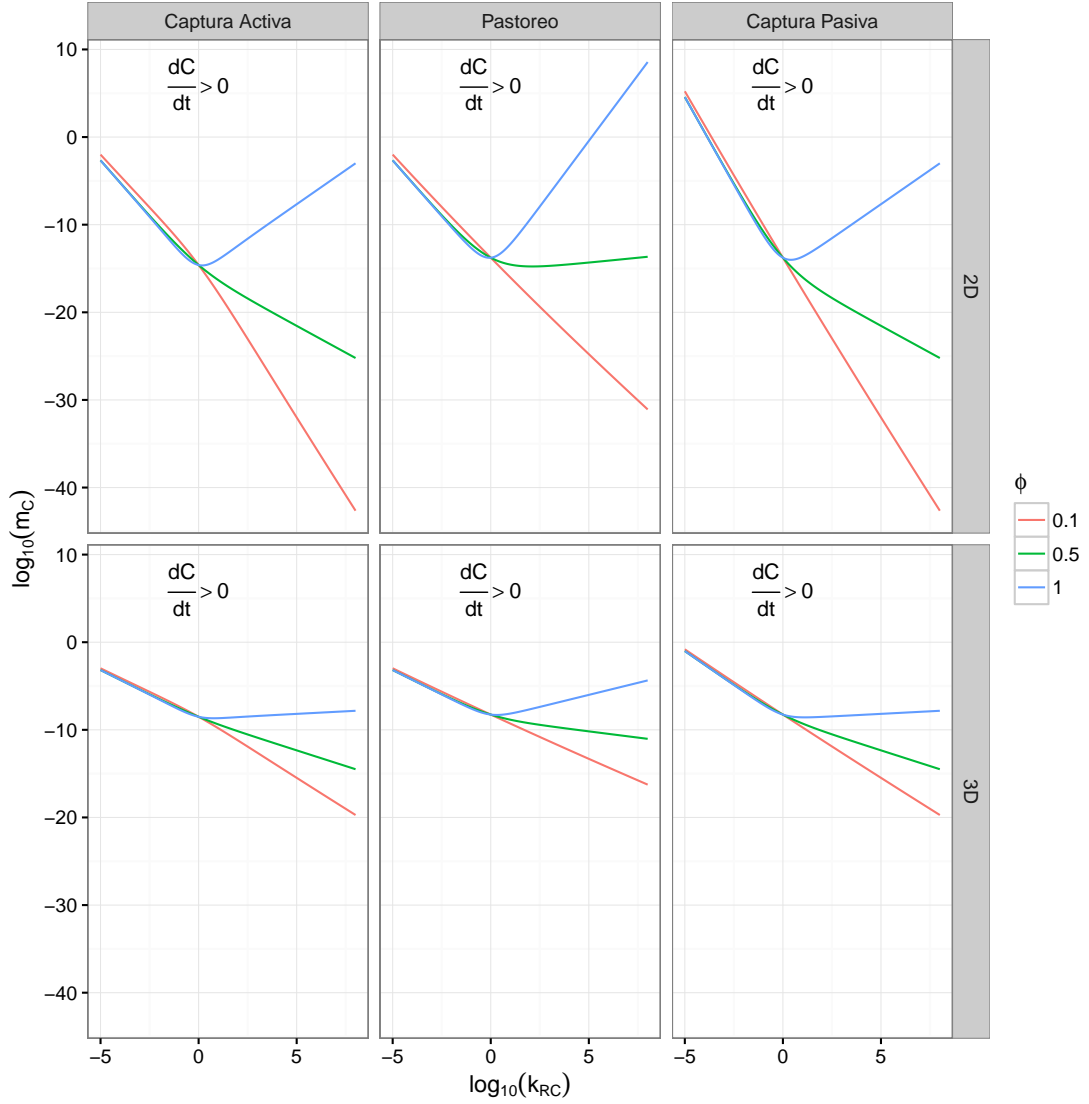


Figura 6: *Envolturas de Invasibilidad* para el caso de el depredador intermedio  $C$  como invasor frente a una comunidad receptora formada por  $R$ . La fila superior es para espacios de búsqueda bidimensionales y la inferior tridimensionales, las columnas de izquierda a derecha cambian la estrategia 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 11.7

### 8.1.2. $P \rightarrow R$

$$\frac{dP}{dt} > 0 \iff \mu_2 := (m_P^{h_R+1-2\beta} > \zeta_2(k_{RC}, k_{CP}) = \frac{q_{0,2}}{\chi_2}) \quad (8.7)$$

Donde:

$$\chi_2 = \varepsilon_2 \kappa_0 \alpha_{0,2} f_2(k_{RP}) k_{RP}^{1-\beta} \quad (8.8)$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{P \rightarrow R}) := \{(k_{RC}, k_{CP}, m_P) \in \mathbb{R}_+^3 / m_P^{h_R+1-2\beta} > \zeta_2(k_{RC}, k_{CP})\} \quad (8.9)$$

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 invasión se grafican en la figura 7.

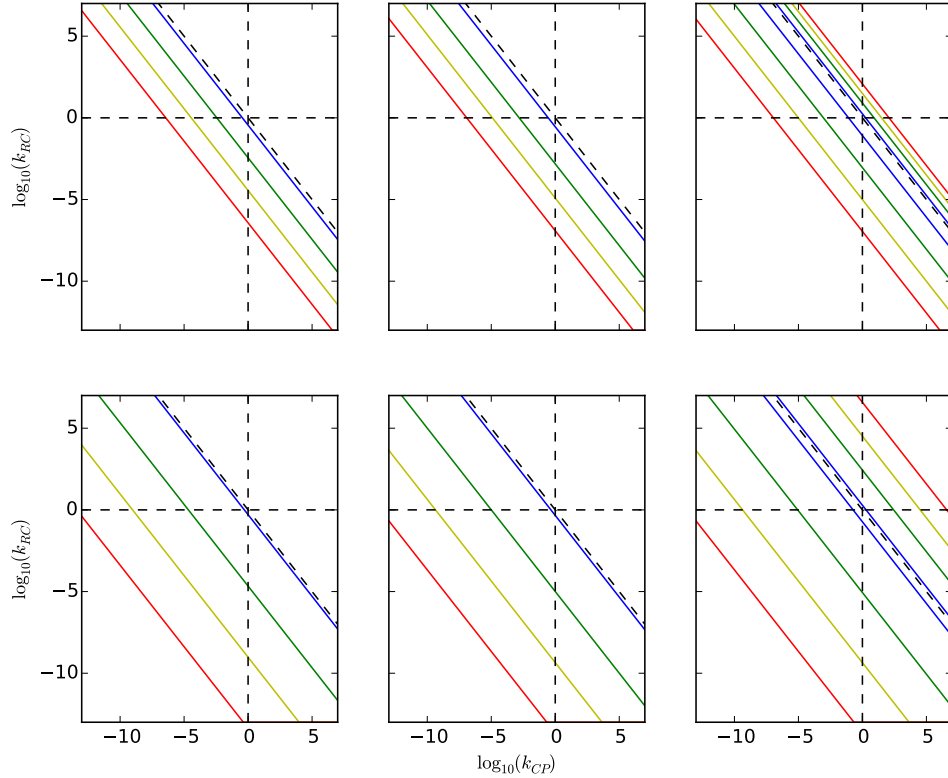


Figura 7: *Envolturas de Invasibilidad* para el caso de el depredador intermedio  $P$  como invasor frente a una comunidad receptora formada por  $R$ . La fila superior es para espacios de búsqueda bidimensionales y la inferior tridimensionales, las columnas de izquierda a derecha aumentan el valor de  $\phi$ , siendo 0,02, 0,2 y 2 respectivamente. Las diferentes líneas implican distintas masas de depredador  $m_P$  : (—)  $10^5 kg$ , (—)  $1 kg$ , (—)  $10^{-5} kg$  y (—) para  $10^{-10} kg$ . (---) separa las zonas donde  $K_{RC}, K_{CP}, k_{RP}$  son mayores o menores que 1 respectivamente.  $\kappa_0 = 0,1$  y  $\kappa_0 = 30$  para el caso  $2D$  y  $3D$  respectivamente, los valores de los otros parámetros son los descritos en el anexo 11.7

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:

$$h = p_v + 2(D - 1)p_d \quad (8.10)$$

### 8.1.3. $P \rightarrow C-R$

Dados nuestros supuestos respecto al sistema receptor tenemos que una condición necesaria para que este escenario sea posible es  $\mu_1$ , además tenemos

$$\frac{dP}{dt} > 0 \equiv \mu_3 := (\gamma_1 = \chi_3 + \chi_4 - q_{0,2} > 0 \wedge m_P^{h+1-2\beta} > \zeta_3(k_{RC}, k_{CP}) = \frac{\chi_4}{\chi_3 + \chi_4 - q_{0,2}} \zeta_1) \quad (8.11)$$

Donde:

$$\begin{aligned} \chi_3 &= \chi_2 \zeta_1 \\ \chi_4 &= \frac{\varepsilon_3 \alpha_{0,3} r_0 f_3(k_{CP}) k_{CP}^{\beta-h}}{\alpha_{0,1} f_1(k_{RC}) k_{RC}^{1-\beta}} \end{aligned} \quad (8.12)$$

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

$$\mu_1 \wedge \mu_3 \quad (8.13)$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{P \rightarrow C-R}) := \{(k_{RC}, k_{CP}, m_P) \in \mathbb{R}_+^3 / \mu_1 \wedge \mu_3\} \quad (8.14)$$

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:

$$\chi_3 + \chi_4 > q_{0,2} \quad (8.15)$$

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

$$\varepsilon_2 \alpha_2 R_2^* + \varepsilon_3 \alpha_3 \frac{r}{\alpha_1} > q_2 \quad (8.16)$$

Donde  $R_2^*$  es el valor de equilibrio del recurso basal en el subsistema  $C - R$ , y para cualquier equilibrio  $C_2^*$  de dicho sistema tenemos que  $C_2^* < \frac{r}{\alpha_1}$ . 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

Tabla 5: Comportamiento de  $\chi_3$  y  $\chi_4$ , 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          |
| $\lim_{k_{RC} \rightarrow 0} \chi_4$      | $+\infty$ | $+\infty$  |

$P$ .

En general tenemos, reemplazando en (8.12).

$$\begin{aligned}\chi_3 &= a_0 \frac{f_2(k_{RP})}{f_1(k_{RC})} k_{CP}^{\beta-h} \\ \chi_4 &= a_1 \frac{f_3(k_{CP})}{f_1(k_{RC})} \frac{k_{CP}^{\beta-h}}{k_{RC}^{1-\beta}}\end{aligned}\tag{8.17}$$

Donde :

$$\begin{aligned}a_0 &= \frac{\varepsilon_2 \alpha_{0,2} q_{0,1}}{\varepsilon_1 \alpha_{0,1}} \\ a_1 &= \frac{\varepsilon_3 \alpha_{0,3} r_0}{\alpha_{0,1}}\end{aligned}\tag{8.18}$$

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  $\phi$  *suficientemente pequeño* tenemos que las tres funciones son monótonas y para  $\phi$  *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:

$$\lim_{k_{RC} \rightarrow \infty} \chi_3 = a_0 k_{CP}^{\beta-h-\phi} \lim_{k_{RC} \rightarrow \infty} \frac{h_2(k_{RP})}{h_1(k_{RP})}\tag{8.19}$$

Donde  $h_i = \frac{f_i}{\prod_i}$  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  $\phi$  ( $\phi \in ]0,09, 0,28[$ ) 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 8, donde se observa que el comportamiento asintótico en cierta manera se manifiesta a este nivel, teniendo para valores pequeños de  $\phi$  y  $k_{RC}$  fijo un valor de  $k_{CP}$  a partir del cual la condición se cumple, y caso contrario a valores altos de  $\phi$ , a su vez para  $k_{CP}$  fijo tenemos un valor de  $k_{RC}$  debajo del cual la condición se cumple. Para  $\phi$  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  $\mu_1$  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  $\kappa_0$  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 el caso anterior la combinación de estrategias de forrajeo  $Gr - Gr - Ac$  tenemos que

$$\lim_{k_{RC} \rightarrow 0} \chi_3 = a_0 k_{CP}^{\beta-h+(D-1)p_d} \wedge \lim_{k_{RC} \rightarrow +\infty} \chi_3 = a_0 k_{CP}^{\beta-h+(D-1)p_d-\phi} \quad (8.20)$$

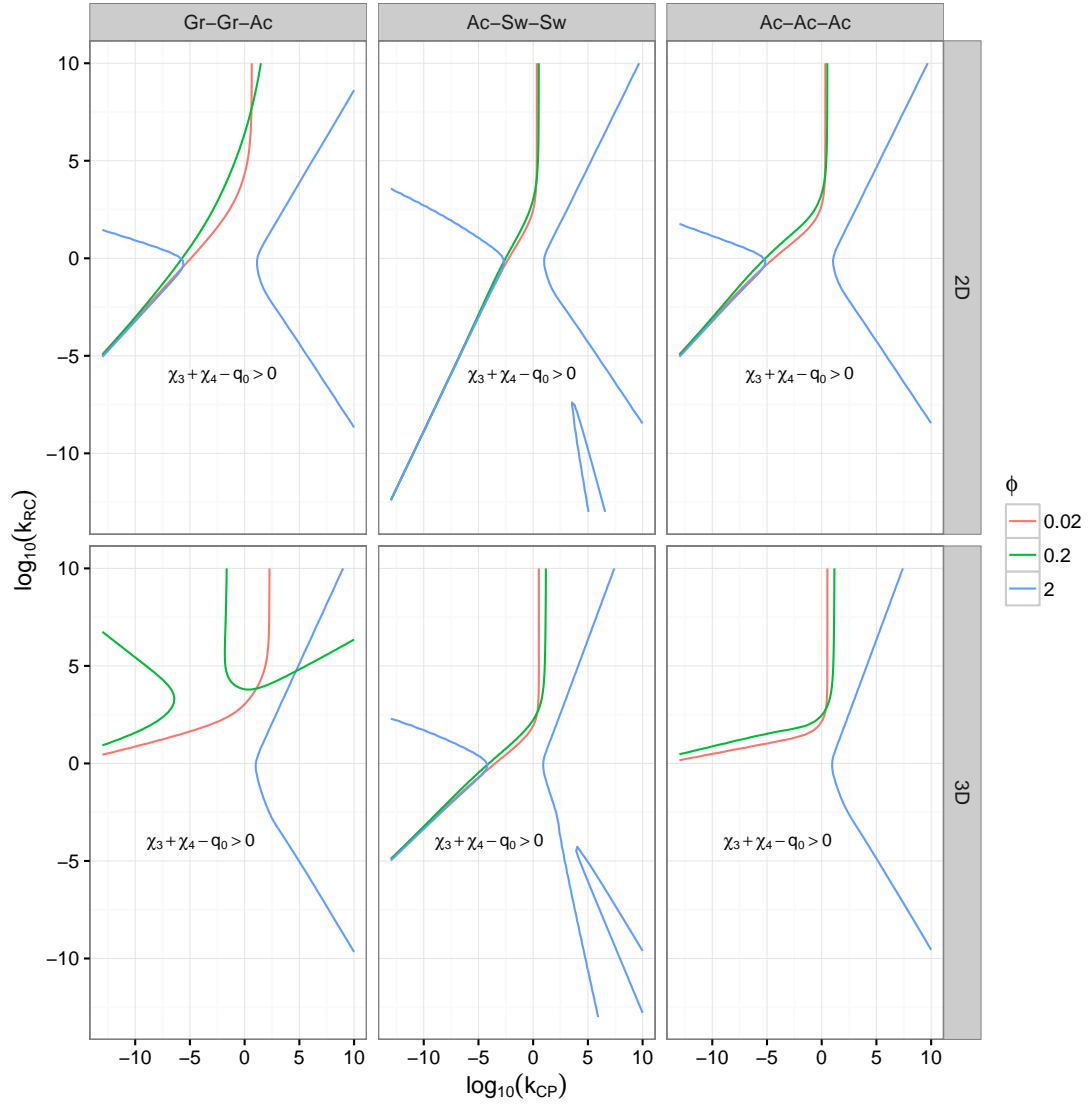


Figura 8: Condiciones necesarias para la invincibilidad del depredador tope  $P$  sobre el subsistema  $C-R$ . La fila superior se refiere a ambientes  $2D$  y la inferior a  $3D$ . De derecha a izquierda tenemos cambios en las combinaciones de estrategia de forrageo: Gr-Gr-Ac, Ac-Sw-Sw y Ac-Ac-Ac. Distintos colores de líneas indican distinto valor de  $\phi \cdot \kappa_0 = 0, 1, 30$  en ambientes  $2D$  y  $3D$  respectivamente.

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  $\phi$  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  $\phi$  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 9, 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  $\kappa_0$ ).

#### 8.1.4. $C \rightarrow P-R$

Análogamente al caso anterior tenemos que una condición necesaria es  $\mu_2$ , además definiendo

$$c_\varepsilon = \frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1 \varepsilon_3} \quad (8.21)$$

$$\frac{dC}{dt} > 0 \equiv \mu_4 := (\gamma_2 = \chi_3 + c_\varepsilon \chi_4 - q_{0,2} < 0 \vee m_P^{h+1-2\beta} < \zeta_4(k_{RC}, k_{CP}) = \frac{c_\varepsilon \chi_4}{\chi_3 + c_\varepsilon \chi_4 - q_{0,2}} \zeta_2) \quad (8.22)$$

Por lo tanto:

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow P-R}) := \{(k_{RC}, k_{CP}, m_P) \in \mathbb{R}_+^3 / \mu_4 \wedge \mu_3\} \quad (8.23)$$

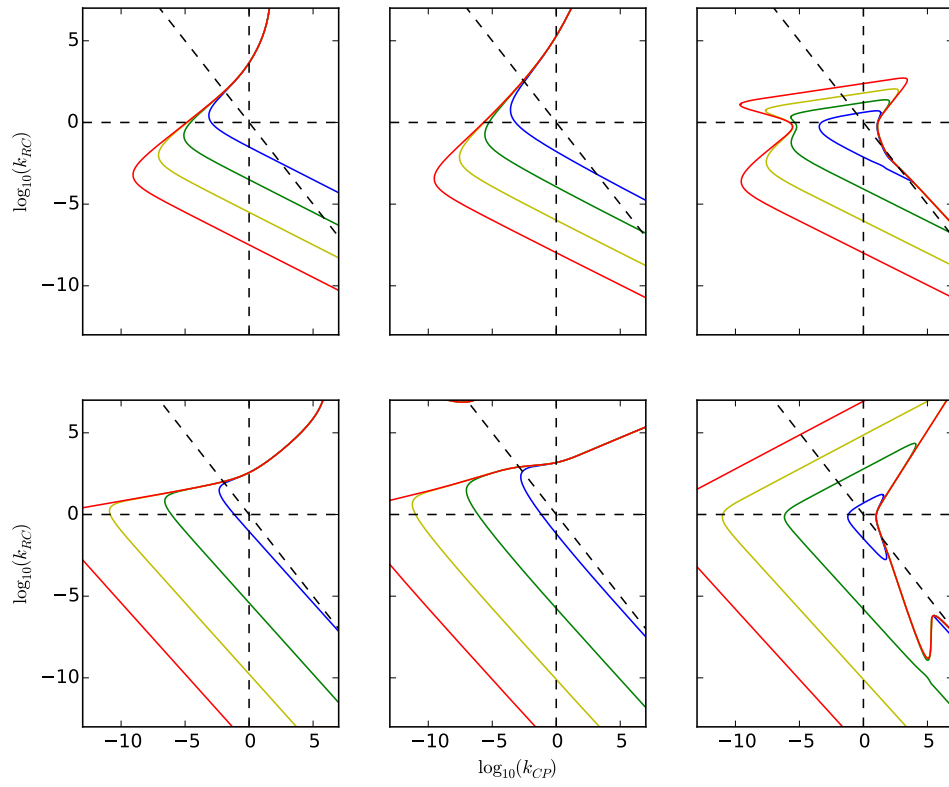


Figura 9: *Envolturas de Invasibilidad* para el caso de el depredador tope  $P$  como invasor frente a una comunidad receptora formada por  $C - R$ . Las demás especificaciones se comparten con la figura 7



La primera de las condiciones es :

$$\chi_3 + c\chi_4 < q_{0,2} \quad (8.24)$$

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  $\mu_2$  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:

$$q_{0,2} > \chi_3 \quad (8.25)$$

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  $\phi$  bajos  $k_{CP}$  elevados (es decir individuos de  $C$  con una gran masa) conllevan al fracaso en la invasión debido a que implican una mayor tasa de ataque del depredador  $P$ , sin embargo esto no ocurre para  $\phi$  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 10 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 condición en cierta manera independiza el éxito de la invasión de  $C$  de la mortalidad causada por  $P$  (sólo depende del éxito de invasión de  $P$  a  $R$ ), esto debido a que en estos casos o bien tenemos que el valor al equilibrio de  $R$  es alto y  $P$  bajo o la eficiencia de captura de  $P$  sobre  $C$  es baja. En la figura 11

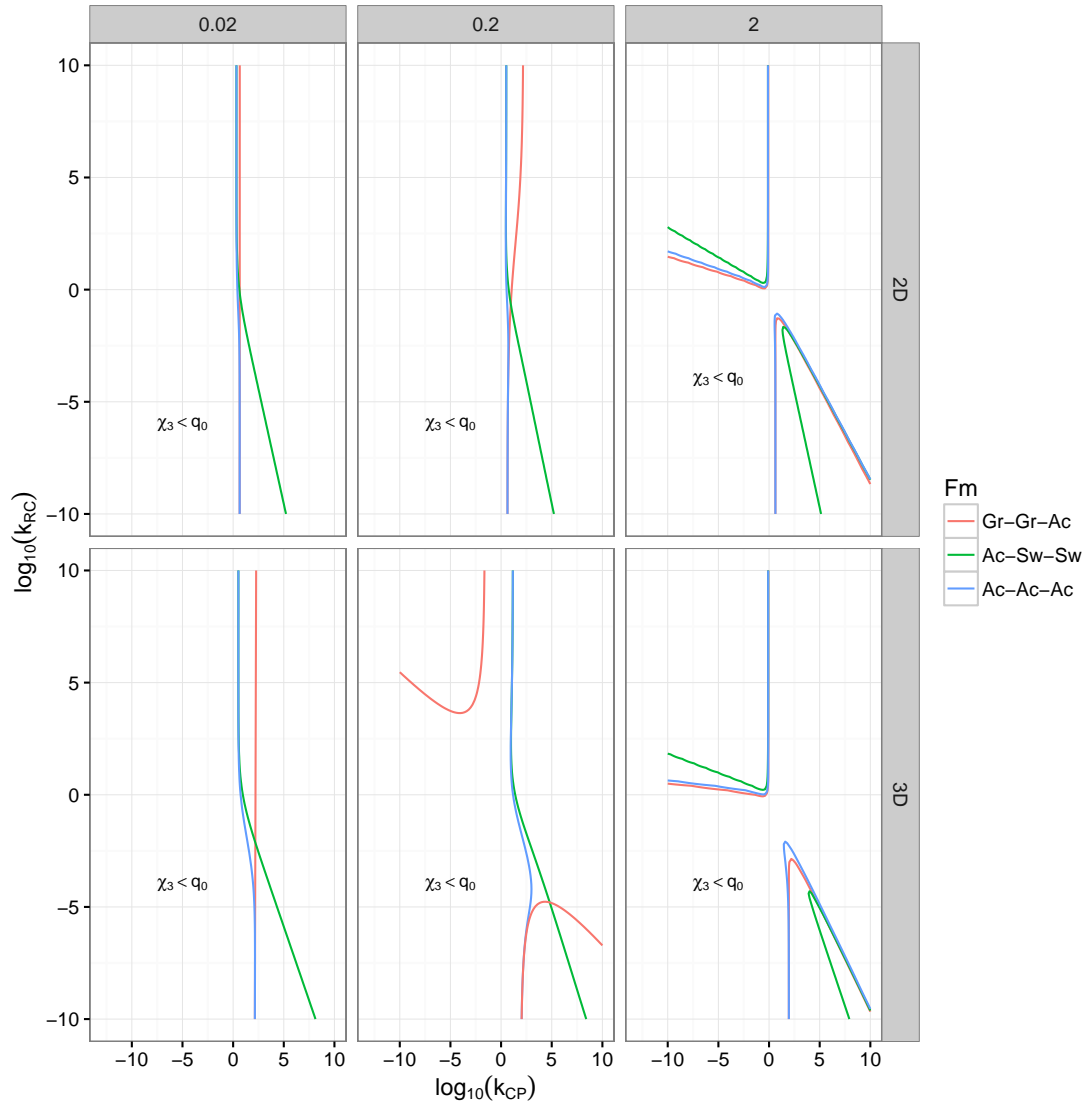


Figura 10: Condiciones necesarias para la invasiabilidad del depredador intermedio  $C$  sobre el subsistema  $P - R$ . La fila superior se refiere a ambientes  $2D$  y la inferior a  $3D$ . De derecha a izquierda tenemos cambios en el valor de  $\phi$ . Distintos colores indican distintas combinaciones de estrategia de forrajeo. Los valores de  $\kappa_0$  se comparten con 8.

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  $\kappa_0$ ), 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  $q_{0,2} - \chi_3 \approx 0$ .

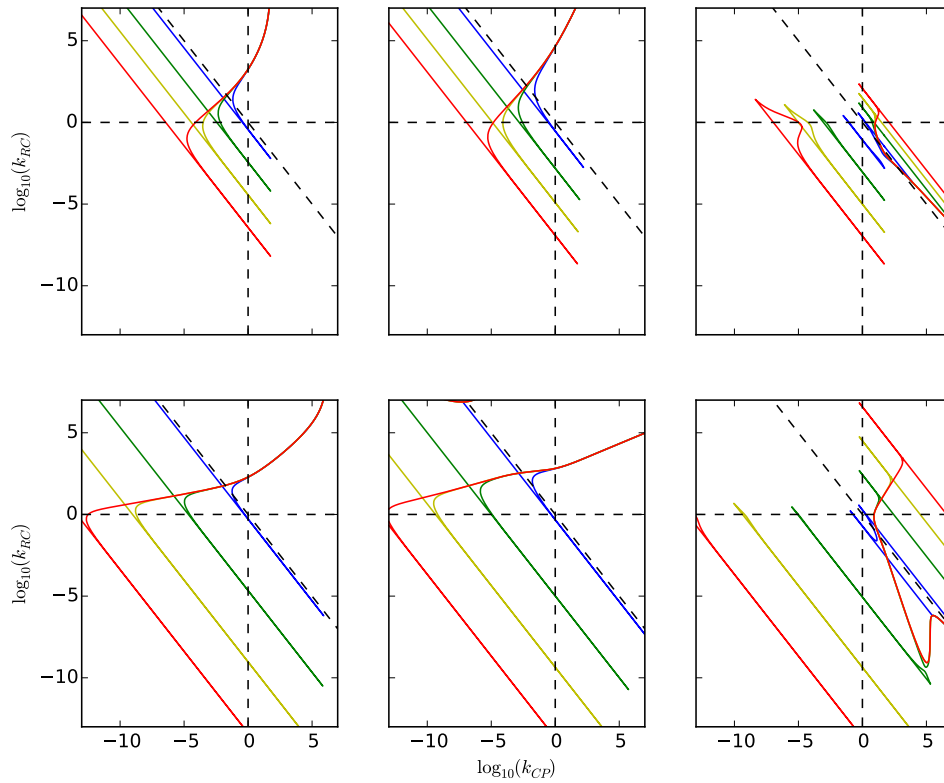


Figura 11: *Envolturas de Invasibilidad* para el caso de el depredador intermedio  $C$  como invasor frente a una comunidad receptora formada por  $P - R$ . Las demás especificaciones se comparten con la figura 7.

### 8.1.5. 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:

$$\mathbf{Z}_{\text{IM}} := \{(k_{RC}, k_{CP}, m_P) \in \mathbb{R}_+^3 / \mu_1 \wedge \mu_2 \wedge \mu_3 \wedge \mu_4\} \quad (8.26)$$

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  $c > 1$  están 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 12).

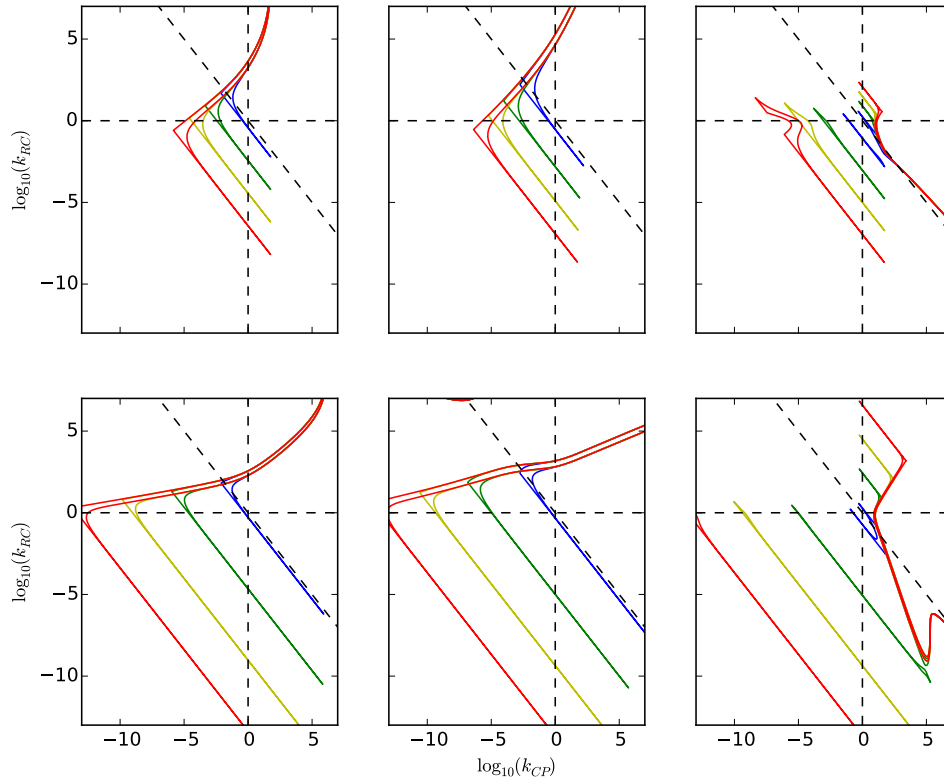


Figura 12: *Envolturas de Invasibilidad Mutua* donde ambas secuencias de invasión  $S_1$  y  $S_2$  dan lugar al módulo completo. Las demás especificaciones se comparten con la figura 7.

## 8.2. Coexistencia

Siguiendo lo descrito en Holt y Polis, 1997 tenemos las siguientes condiciones para la existencia de un equilibrio positivo:

$A > 0$  :

$$\mu_3 \wedge \mu_4 \quad (8.27)$$

$A < 0$  :

$$\neg \mu_3 \wedge \neg \mu_4 \quad (8.28)$$

Donde :

$$A = K\alpha_1\alpha_2\varepsilon_1\varepsilon_3(1 - c_\varepsilon) + \alpha_3\varepsilon_3r \quad (8.29)$$

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  $R$  (Holt y Polis, 1997; Tilman, 1990). Esto es:

$$(R_C^* < R_P^*) \equiv (q_{0,2} > \chi_3) \quad (8.30)$$

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 7.2.1, y a su vez el equilibrio es inestable (criterio de *Ruth-Hurwitz* (Holt y Polis, 1997)), por lo que el valor de  $A$  influencia en gran medida las propiedades de la zona de coexistencia.

$$A > 0 \iff c_\varepsilon < 1 \vee m_P^{h+1-2\beta} < \frac{c_\varepsilon \chi_4}{(c_\varepsilon - 1)\chi_2} \quad (8.31)$$

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

$\kappa_0$  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  $\mu_0/\mu_1$  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:

$$\lim_{k_{CP} \rightarrow 0} \frac{\chi_4}{\chi_2} \begin{cases} 0 & \beta > h \\ \infty & \beta + p_v < h \end{cases} \quad (8.32)$$

$$\lim_{k_{CP} \rightarrow \infty} \frac{\chi_4}{\chi_2} \begin{cases} \infty & \beta > h \\ 0 & \beta + p_v < h \end{cases} \quad (8.33)$$

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 13 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  $\phi$  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  $k_{CP} > 1$ .

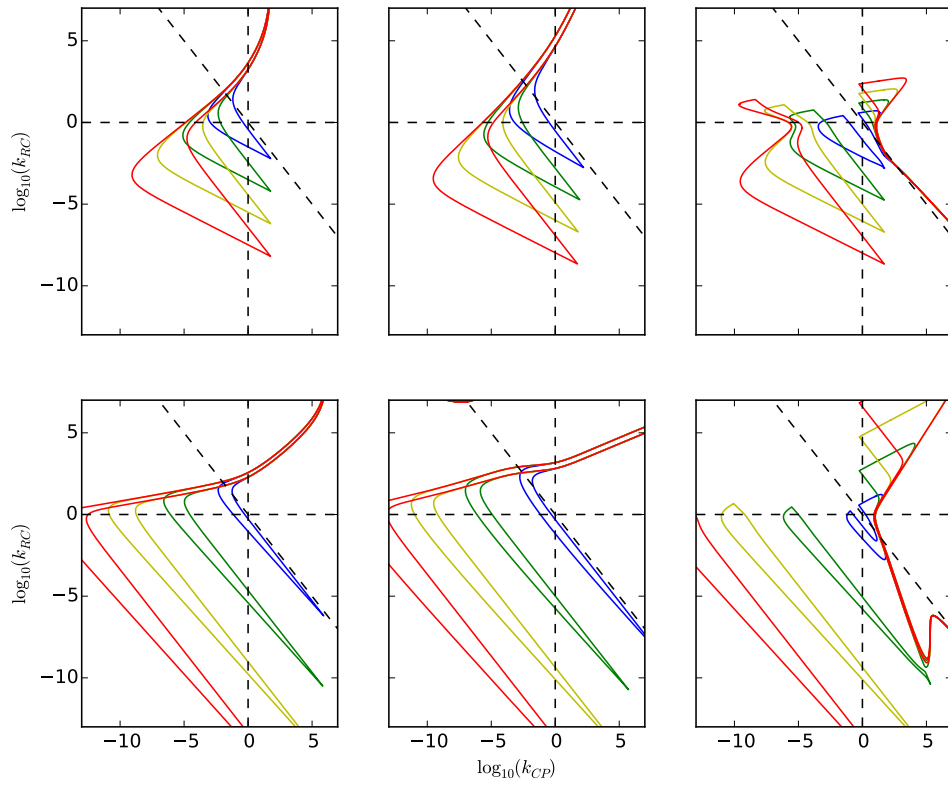


Figura 13: *Coexistencia* donde existe un equilibrio  $(R, C, P)$  positivo y este puede ser formado *potencialmente* mediante una secuencia de ensamblaje( $S_1$  o  $S_2$ ). Las demás especificaciones se comparten con la figura 7.

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

$$a_1 a_2 > a_3 \quad (8.34)$$

Donde:

$$\begin{aligned} a_1 &= \frac{r}{K} R^* \\ a_2 &= \alpha_2^2 \varepsilon_2 R^* P^* + \alpha_1^2 \varepsilon_1 R^* N^* + \alpha_3^2 \varepsilon_3 N^* P^* \\ a_3 &= \frac{\alpha R^* N^* P^* A}{K} \end{aligned} \quad (8.35)$$

Como se dijo anteriormente si  $c_\varepsilon > 1$ , esta condición siempre se cumple. Caso contrario: Con la parametrización usada y manipulando algebraicamente esta expresión tenemos:

$$B_0 \left[ \frac{\alpha_2}{\alpha_1} (m_P^{h-2\beta+1} B_3 - B_4) + \frac{\alpha_1}{\alpha_2} (B_2 - B_1 m_P^{h-2\beta+1}) \right] + \frac{K}{r} (m_P^{h-2\beta+1} B_3 - B_4) (m_P^{2\beta-1-h} B_2 - B_1) > 0 \quad (8.36)$$

Donde:

$$\begin{aligned} B_0 &= \alpha_{0,1} f_1(k_{RC}) k_{CP}^{h-1} \left( \frac{\chi_3}{c_\varepsilon} + \chi_4 - q_{0,2} \right) \\ B_1 &= \frac{\varepsilon_1 \alpha_1 \alpha_{0,2} f_2(k_{RP})}{\alpha_3} (\chi_3 + c_\varepsilon \chi_4 - q_{0,2}) \\ B_2 &= \frac{r_0 q_{0,2} k_{RP}^{2(\beta-1)}}{\kappa_0} \\ B_3 &= \frac{\alpha_1}{\alpha_3} \varepsilon_1 \alpha_{0,1} f_1(k_{RC}) k_{CP}^{h-1} (\chi_3 + \chi_4 - q_{0,2}) \\ B_4 &= \frac{\varepsilon_3 q_{0,1} r_0 k_{RP}^{2(\beta-1)} k_{CP}^{\beta-1}}{\kappa_0} \end{aligned} \quad (8.37)$$

Observe que:

$$\begin{aligned} \frac{B_4}{B_3} &= \zeta_3(k_{RC}, k_{CP}) \\ \frac{B_2}{B_1} &= \zeta_4(k_{RC}, k_{CP}) \end{aligned} \quad (8.38)$$

Por lo tanto bajo la parametrización usada, si existe equilibrio positivo con  $c_\varepsilon < 1$  (i.e.,  $\mu_3$  y  $\mu_4$  se cumplen) el equilibrio es localmente estable.



### 8.3. Longitud de Cadena trófica

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

$$MTP = 2 + \frac{\varepsilon_3 \alpha_3 C^*}{q_2} \quad (8.39)$$

Donde:

$$\frac{\varepsilon_3 \alpha_3 C^*}{q_2} = \frac{K \alpha_1 \alpha_2 \varepsilon_3 \varepsilon_1 - K \alpha_2 \varepsilon_2 (\varepsilon_3 / q_2) (\alpha_2 q_1 + \alpha_3 r) + \varepsilon_3 \alpha_3 r}{K \alpha_1 \alpha_2 \varepsilon_1 \varepsilon_3 - K \alpha_1 \alpha_2 \varepsilon_2 + \varepsilon_3 \alpha_3 r} \quad (8.40)$$

Por lo que desvíos del valor 3 (el cual se obtiene en una cadena lineal) se da debido a la diferencia entre  $(\varepsilon_3)(\alpha_2 q_1 + \alpha_3 r) > q_2 \alpha_1$ . Reescribiendo en nuestra parametrización tenemos:

$$\frac{1}{c_\varepsilon} \chi_3 + \chi_4 > q_{0,2} \quad (8.41)$$

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 (8.41) es necesario para que  $R^* > 0$ ).

En la figura 14 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”.

### 8.4. 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  $\kappa_0$  de la proporción de módulos cumpliendo alguna de nuestras condiciones, más aún esta relación no se ve afectada cualitativamente por cambios en  $\phi$ . Esto se representa en la figura 15.

Tenemos que para  $\mu_1, \mu_2, \mu_3$  la proporción crece con aumentos en  $\kappa_0$  y para  $\mu_4$  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

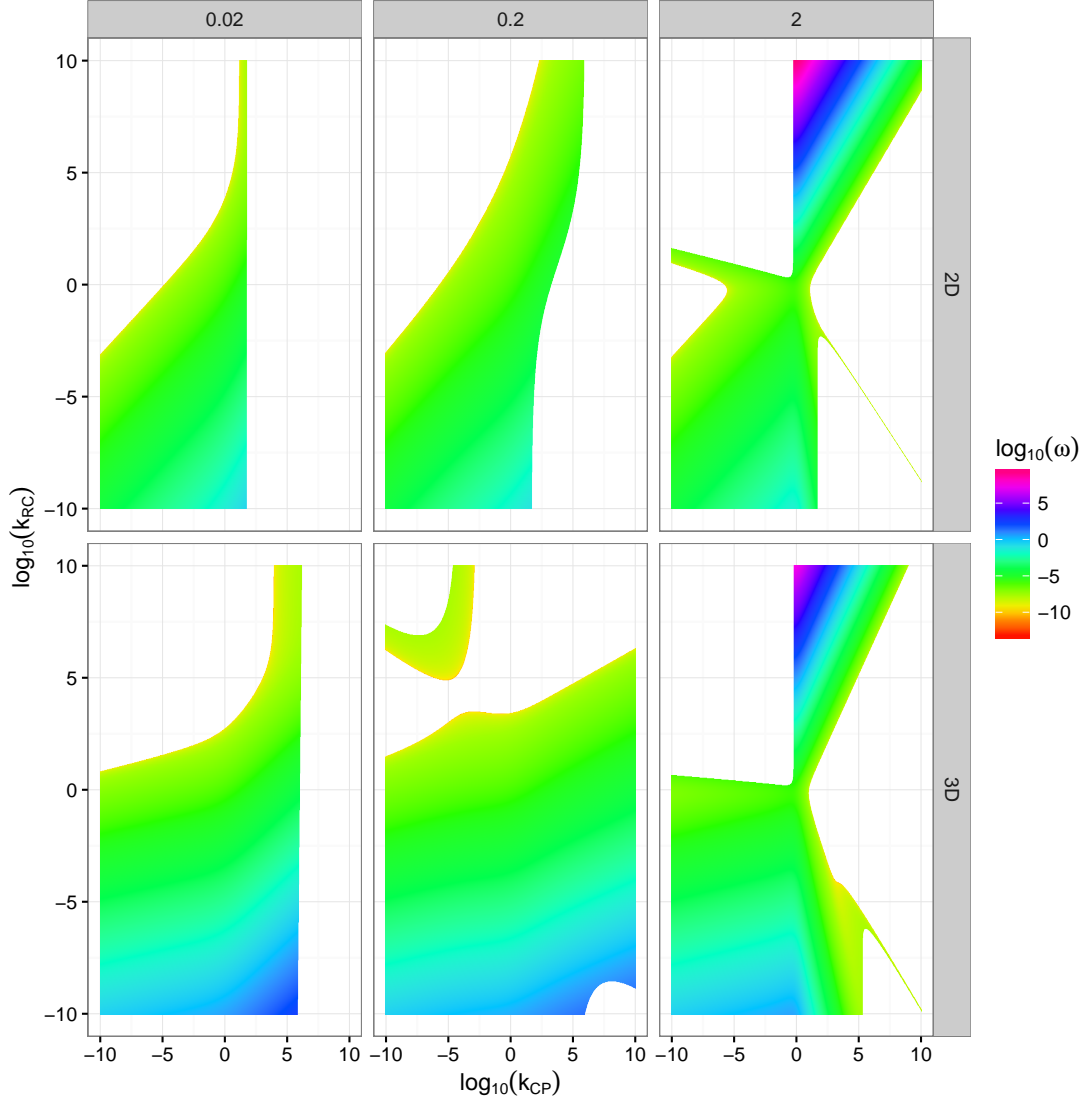


Figura 14: Influencia de la razón de masas sobre la MTP en el punto de equilibrio dentro de la zona de coexistencia,  $\omega = \frac{1}{c_\epsilon} \chi_3 + \chi_4 - q_{0,2}$ . Se observa que en los límites de la potencial zona de coexistencia el módulo se volvería lineal y para  $k_{RC}$  elevados con  $k_{CP}$  intermedio y  $\phi = 2$ , el módulo se “ensancharía”

con mucha menor magnitud. La proporción para coexistencia e invasibilidad mutua tiene un pico a valores intermedios de  $\kappa_0$ . La existencia de una baja cantidad de módulos cumpliendo la condición de coexistencia a niveles de  $\kappa_0$  “elevados” puede tener muchas interpretaciones:

- 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 coexistencia dentro de un parche de hábitat, al considerar un conjunto de parches como una metacomunidad, las tres especies podrían coexistir a nivel de *todo* el conjunto de parches de hábitat.
- El modelo no considera posibles presas adicionales para alguno de los depredadores(Holt y Huxel, 2007).
- 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, siempre que el depredador tope puede invadir lo que causa es la extinción del consumidor intermedio. Sin embargo se necesita explorar más este punto.

## 9. DISCUSION

Nuestros resultados muestran que dependiendo de la combinación de masas presente en el módulo IGP el curso del ensamblaje del módulo puede tomar distintos caminos, en particular se observa que ciertas combinaciones restringen la *adición* de depredadores(tope o intermedio) o la *inserción* del depredador intermedio restringiendo de esta manera posibles cambios en la LCT observada en la comunidad(Post y Takimoto, 2007). Estas observaciones complementan el trabajo realizado por Holt (2002) en el cual surgió el hecho que procesos espaciales como *colonización* o *extinción* serían limitantes de LCT, para ser más precisos estos procesos estarían modulando la estructura de la *red trófica* presente en la comunidad, y a su vez la estructura en un instante determinado limita colonizaciones o extinciones futuras (Pawar, 2009; Holt, 2002). Los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que este *feed-back* entre la estructura de la red y el

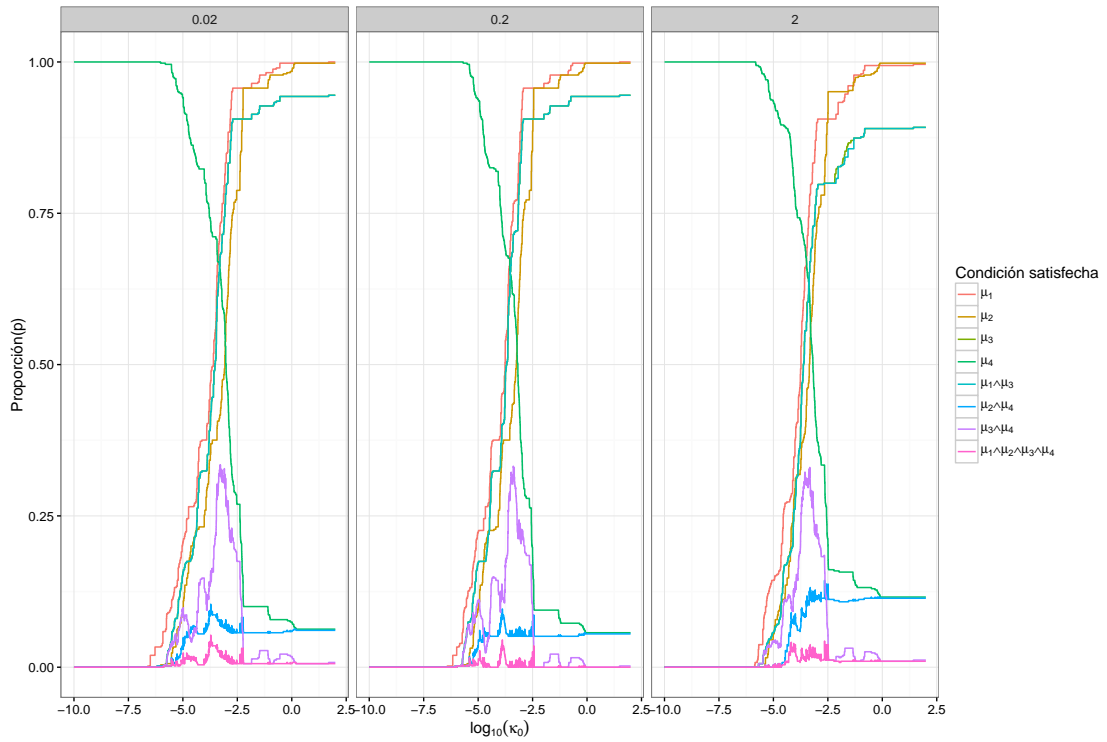


Figura 15: Proporción de módulos IGP extraídos de la Red trófica de Benguela para los cuales las distintas condiciones se cumplen, se observa un patrón unimodal sobre la Invasibilidad mutua y coexistencia.

proceso de ensamblaje estaría a su vez influenciado por la distribución de masas presentes tanto en la comunidad receptora como en el pool de colonizadores.

Esta influencia se da principalmente por la forma como las relaciones entre masas afectan la energía total disponible al instante de la invasión y la tasa de pérdida de energía del invasor (Pawar, Dell y Savage, 2012), la cual se refleja en la forma de los criterios encontrados. A su vez es de resaltar la relativamente baja medida de la zona de invasi-bilidad mutua, lo cual sugiere una relación entre la masa de las especies y la historia de ensamblaje en la determinación del estado final del módulo (Fukami, 2004).

Las relaciones entre masas también afectan a la LCT debido a su influencia sobre la zona de coexistencia(i.e., equilibrio positivo); dado que una condición necesaria para tener una *MTP* mayor a 2 es que las tres especies coexistan. Dentro de la zona de coexistencia, desviaciones del valor lineal de 3 para la *MTP* están influenciados por una relación puramente entre  $k_{RC}$  y  $k_{CP}$  y dentro de gran parte de la zona de coexistencia se observa que los valores serían intermedios. Esto resalta la influencia del para de razón de masas sobre el mecanismo de omnivorismo Post y Takimoto (2007).

Para el caso donde es posible encontrar caminos de ensamblaje (denominada  $E_1$  y determinada para  $A > 0$ ) hacia el estado de coexistencia, tenemos que existen combinaciones de  $k_{RC}, k_{CP}$  para las cuales sin importar la masa de las especies no es posible la coexistencia, esto se da debido a la insuficiente energía disponible para el depredador tope independientemente del valor de productividad basal del ambiente (citar productivity hypothesis). Fuera de estos casos, combinaciones de masas que satisfagan los criterios nos garantizan además que el equilibrio sea localmente estable; teniendo en cuenta que esta relación no existe para valores arbitrarios de parámetros (Holt y Polis, 1997), determinar el valor de los parámetros en base a la relación de la masa de las especies sobre la tasa de metabolismo y movimiento aumenta la “estabilidad” del módulo (Brose, Williams y Martinez, 2006; Tang, Pawar y Allesina, 2014).

Estas relaciones nos sugieren que cambios en la masa de las especies interactuantes, por ejemplo por factores evolutivos, afectarían las propiedades tanto de ensamblaje como la feasibility del equilibrio pudiendo en ciertos casos (dependiendo de la magnitud) provocar el cambio de estado en el módulo (e.g., pasar de un estado de coexistencia estable a otro donde la coexistencia en equilibrio no es posible) con subsecuente(s) extinciones.

La forma de las relaciones  $\mu_i$  depende del supuesto  $h + 1 - 2\beta > 0$ , que se cumple con el valor *típico* reportado para estos parámetros (Pawar, Dell y Savage, 2012; Brown y col., 2004). Esta forma es independiente de la productividad basal, estrategia de forrajeo y dimensión del espacio de búsqueda ( $h + 1 - 2\beta > 0$  tanto en 2D como 3D); sin embargo éstas afectan el valor de  $\zeta_i$  y  $\gamma_i$ ; y su respuesta frente a cambios en  $(k_{RC}, k_{CP})$ .

En particular podemos discutir la influencia del nivel de productividad basal  $\kappa_0$ , tanto sobre los criterios de invasibilidad como sobre la region de coexistencia  $E_1$ . Para todos los criterios aumentos en  $\kappa_0$  disminuyen el valor de la respectiva cota, esto se interpreta positivamente en los tres primeros casos, mas negativamente en el último es decir, en ambientes con una productividad elevada la invasión de  $C$  a  $P - R$  está más restringida. Esto repercute a su vez en la zona de coexistencia donde para una combinación de  $m_P$  y razón de masas dentro de  $E_1$  existirá un valor de  $\kappa_0$  por encima del cual la coexistencia

no sería posible, esto recobra resultados encontrados previamente (Holt y Polis, 1997), sin embargo nos dice que el rango de productividad basal sobre el cual puede coexistir el módulo es dependiente de la combinación de masas presente, la razón de masas determina la cota superior mientras que  $m_P$  determina la distancia a dicha cota.  $m_P$  cercanos a la cota inferior soportarán un mayor incremento en  $\kappa_0$ , sin embargo serán susceptibles a disminuciones en  $\kappa_0$ . Teniendo por lo tanto que una comunidad con  $m_P$  situada en el punto medio entre ambas cotas sería la más resistente a cambios (positivos o negativos) en la productividad basal  $\kappa_0$ . Esto nos dice que estudios que deseen evaluar la influencia de la productividad basal sobre la dinámica de este tipo de comunidades (Diehl y Feissel, 2001; Takimoto, Miki y Kagami, 2007; Post y Takimoto, 2007) deben tomar en cuenta en el diseño la masa de las especies con las que van a trabajar.

En nuestros resultados también observamos que hay una mayor influencia por parte de la dimensión del espacio de búsqueda que por las distintas combinaciones de estrategias de forrajeo (Pawar, Dell y Savage, 2012). Si bien en ambos casos hay cambios a nivel cuantitativo debido a su influencia sobre las tasas de ataque de los depredadores, la dimensión del espacio de búsqueda tiende a afectar de forma *cualitativa* ciertas relaciones (e.g. comportamiento de la condición para  $A > 0$ ) entre las razones de masas y las condiciones necesarias para la invasión o coexistencia de las especies independientemente del valor de  $\phi$ , esto debido a que los cambios en los exponentes con los que escalan las tasas de ataque respecto a la masa y la razón de masas tienen una mayor diferencia entre espacios de búsqueda de distinta dimensión que entre distintas estrategias de forrajeo (si a su vez consideramos cambios en niveles de productividad la diferencia es aún mayor).

En conjunto las estrategias de forrajeo y la dimensión del espacio de búsqueda influyen el valor de  $\phi$  para el cual las funciones asociadas a los criterios (e.g. tasa de consumo al equilibrio) cambian de una forma monótona a una forma *unimodal*, esto afecta la forma de adquisición y pérdida de energía (excepto para el depredador tope) de las especies y por ende influencia las zonas de invasión y coexistencia. En este sentido es de remarcar que para funciones *unimodales* y un valor de  $m_P$  fijo tenemos dos zonas diferenciadas de combinaciones de  $k_{RC}$  y  $k_{CP}$  dentro de la región de coexistencia, esto sugiere la existencia de dos *tipos* de comunidades diferenciadas principalmente por el valor de  $k_{CP}$  (mayor o menor que 1).

Los datos empíricos muestran que el modelo no explica con precisión la coexistencia de especies para valores de productividad altos. Como se detalla en resultados las explicaciones a esto son diversas, siendo las más atrayente la extensión a metacomunidades (Takimoto y col., 2012) y la incorporación de presas adicionales para los consumidores del módulo (Holt y Huxel, 2007). Es de recordar que hemos trabajado con datos de dimensión de búsqueda  $3D$  y se ha reportado previamente que ambientes de búsqueda  $3D$  serían más inestables (Pawar, Dell y Savage, 2012) y por lo tanto esto imposibilitaría la existencia de equilibrio positivo en estos casos. Pese a esto la relación existente de los diversos criterios con la productividad basal es la esperada Holt y Polis (1997) y Diehl y Feiße (2000).

Dada la influencia de la masa corporal de las especies sobre la tasa de metabolismo, y su subsecuente influencia sobre parámetros tanto *intra* e *inter-poblacionales* (Savage y col., 2004b; Brown y col., 2004; West, Brown y Enquist, 1997; Savage y col., 2004a; Pawar, Dell y Savage, 2012; McGill y Mittelbach, 2006; Peters, 1986; Kiltie, 2000; Yodzis e Innes, 1992) es plausible pensar que la distribución de masas tendría un efecto sobre los mecanismos de invasibilidad y las zonas de coexistencia del módulo IGP y por ende sobre la longitud de la cadena trófica, sin importar las particularidades del modelo usado (e.g respuesta funcional Tipo I). A su vez se observa que este factor intrínseco condiciona el accionar de factores ambientales sobre las propiedades del módulo (e.g influencia de la productividad basal sobre la zona de coexistencia) y por ende es un factor a tomar en cuenta en la discusión sobre los determinantes de propiedades estructurales del sistema como la longitud de la cadena trófica (Takimoto y Post, 2013; Post, 2002).

## 10. Conclusiones

La distribución de masas presente en una comunidad modula la longitud de la cadena trófica, debido a su influencia sobre los mecanismos de ensamblaje y coexistencia de las especies, las relaciones existentes se basan en la forma en que las masas afectan la tasa de pérdida y adquisición de energía de las especies involucradas.

La forma de las relaciones ( $\mu_i$ ) es independiente de la productividad del ambiente, la dimensión del espacio de búsqueda y la combinación de estrategias de forrajeo; sin embargo estas afectan el valor de  $\zeta_i$  y  $\gamma_i$ . La acción de los dos últimos a su vez puede

cambiar la forma de la respuesta de  $\zeta_i$  y  $\gamma_i$  respecto a cambios en  $(k_{RC}, k_{CP})$  y se observa un mayor efecto por parte de la dimensión del espacio de búsqueda.

La influencia de la distribución de masas sobre el curso del ensamblaje de la comunidad (y la red trófica asociada) presenta un área de investigación muy prometedora y que aún no recibe la adecuada atención, esto a su vez podría acoplarse a la influencia que dicha distribución presenta sobre el funcionamiento del ecosistema a lo largo del proceso de ensamblaje. Resultados asociados a estos estudios serían de gran importancia no sólo desde el punto de vista teórico sino aplicado (e.g. restauración de ecosistemas).

## Referencias

- Allesina, Stefano y Mercedes Pascual (2008). «Network structure, predator-prey modules, and stability in large food webs». En: *Theoretical Ecology* 1.1, págs. 55-64.
- Arim, Matias y Pablo A Marquet (2004). «Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology». En: *Ecology Letters* 7.7, págs. 557-564.
- Bejan, Adrian y James H Marden (2006). «Unifying constructal theory for scale effects in running, swimming and flying». En: *Journal of Experimental Biology* 209.2, págs. 238-248.
- Borrelli, Jonathan J y Lev R Ginzburg (2014). «Why there are so few trophic levels: Selection against instability explains the pattern». En: *Food Webs* 1.1, págs. 10-17.
- Brose, Ulrich (2010). «Body-mass constraints on foraging behaviour determine population and food-web dynamics». En: *Functional Ecology* 24.1, págs. 28-34.
- Brose, Ulrich, Richard J Williams y Neo D Martinez (2006). «Allometric scaling enhances stability in complex food webs». En: *Ecology letters* 9.11, págs. 1228-1236.
- Brose, Ulrich y col. (2005). «BODY SIZES OF CONSUMERS AND THEIR RESOURCES». En: *Ecology* 86.9, págs. 2545-2545. ISSN: 1939-9170. DOI: 10.1890/05-0379. URL: <http://dx.doi.org/10.1890/05-0379>.
- Brown, James H., Richard M. Sibly y Astrid Kodric-Brown (2012). «Introduction: Metabolism as the Basis for a Theoretical Unification of Ecology». En: *Metabolic Ecology*. John Wiley Sons, Ltd, págs. 1-6. ISBN: 9781119968535. DOI: 10.1002/9781119968535.ch. URL: <http://dx.doi.org/10.1002/9781119968535.ch>.
- Brown, James H y col. (2004). «Toward a metabolic theory of ecology». En: *Ecology* 85.7, págs. 1771-1789.
- Cohen, Joel E y Charles M Newman (1991). «Community area and food-chain length: theoretical predictions». En: *American Naturalist*, págs. 1542-1554.



- DeAngelis, D. L. (1992). *Dynamics of Nutrient Cycling and Food Webs*. Springer. ISBN: 978-0-412-29840-0.
- Diehl, Sebastian y Margit Feißel (2000). «Effects of enrichment on three-level food chains with omnivory». En: *The American Naturalist* 155.2, págs. 200-218.
- Diehl, Sebastian y Margit Feißel (2001). «Intraguild prey suffer from enrichment of their resources: a microcosm experiment with ciliates». En: *Ecology* 82.11, págs. 2977-2983.
- Elton, Charles S (1927). *Animal ecology*. University of Chicago Press.
- Fukami, Tadashi (2004). «ASSEMBLY HISTORY INTERACTS WITH ECOSYSTEM SIZE TO INFLUENCE SPECIES DIVERSITY». En: *Ecology* 85.12, págs. 3234-3242. ISSN: 1939-9170. DOI: 10.1890/04-0340. URL: <http://dx.doi.org/10.1890/04-0340>.
- Gotelli, Nicholas J (2001). *A primer of ecology. Sunderland, Massachusetts*. Sinauer Associates, Inc.
- Hastings, Harold M y Michael Conrad (1979). «Length and evolutionary stability of food chains». En: *Nature*.
- Holt, RD (1997). «Community modules». En: *Multitrophic interactions in terrestrial ecosystems, 36th Symposium of the British Ecological Society*. Blackwell Science Oxford, págs. 333-349.
- Holt, Robert D (2002). «Food webs in space: on the interplay of dynamic instability and spatial processes». En: *Ecological Research* 17.2, págs. 261-273.
- Holt, Robert D y Gary R Huxel (2007). «Alternative prey and the dynamics of intraguild predation: theoretical perspectives». En: *Ecology* 88.11, págs. 2706-2712.
- Holt, Robert D y Gary A Polis (1997). «A theoretical framework for intraguild predation». En: *American Naturalist*, págs. 745-764.
- Holt, Robert D y col. (1999). «Trophic rank and the species-area relationship». En: *Ecology* 80.5, págs. 1495-1504.
- Hutchinson, G Evelyn (1959). «Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?» En: *American naturalist*, págs. 145-159.
- Kaunzinger, Christina MK y Peter J Morin (1998). «Productivity controls food-chain properties in microbial communities». En: *Nature* 395.6701, págs. 495-497.
- Kiltie, RA (2000). «Scaling of visual acuity with body size in mammals and birds». En: *Functional Ecology* 14.2, págs. 226-234.
- Kleiber, Max (1975). *The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetics*. English. Revised edition. Huntington, N.Y: Krieger Pub Co. ISBN: 978-0-88275-161-0.

- Kondoh, Michio y Kunihiro Ninomiya (2009). «Food-chain length and adaptive foraging». En: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, rspb20090482.
- Lindeman, Raymond L (1942). «The trophic-dynamic aspect of ecology». En: *Ecology* 23.4, págs. 399-417.
- McCann, Kevin S. (2011). *Food Webs*. English. Princeton, N.J: Princeton University Press. ISBN: 978-0-691-13418-5.
- McCann, KS, JB Rasmussen y J Umbanhowar (2005). «The dynamics of spatially coupled food webs». En: *Ecology Letters* 8.5, págs. 513-523.
- McGill, Brian J y Gary G Mittelbach (2006). «An allometric vision and motion model to predict prey encounter rates». En: *Evolutionary Ecology Research* 8.4, págs. 691-701.
- Okubo, Akira y Smon A Levin (2001). *Diffusion and ecological problems: modern perspectives*. Vol. 14. Springer.
- Pawar, Samraat (2009). «Community assembly, stability and signatures of dynamical constraints on food web structure». En: *Journal of theoretical biology* 259.3, págs. 601-612.
- Pawar, Samraat, Anthony I Dell y Van M Savage (2012). «Dimensionality of consumer search space drives trophic interaction strengths». En: *Nature*.
- Peters, Robert Henry (1986). *The ecological implications of body size*. Vol. 2. Cambridge University Press.
- Pimm, SL y JH Lawton (1978). «On feeding on more than one trophic level». En: *Nature*.
- Polis, Gary A y Robert D Holt (1992). «Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions». En: *Trends in Ecology & Evolution* 7.5, págs. 151-154.
- Polis, Gary A, Christopher A Myers y Robert D Holt (1989). «The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other». En: *Annual review of ecology and systematics*, págs. 297-330.
- Post, David y Gaku Takimoto (2007). «Proximate structural mechanisms for variation in food-chain length». En: *Oikos* 116.5, págs. 775-782.
- Post, David M (2002). «The long and short of food-chain length». En: *Trends in Ecology & Evolution* 17.6, págs. 269-277.
- Post, David M, Michael L Pace y Nelson G Hairston (2000). «Ecosystem size determines food-chain length in lakes». En: *Nature* 405.6790, págs. 1047-1049.
- Power, Mary E, Michael S Parker y J Timothy Wootton (1996). «Disturbance and food chain length in rivers». En: *Food Webs*. Springer, págs. 286-297.
- Savage, Van M y col. (2004a). «Effects of body size and temperature on population growth». En: *The American Naturalist* 163.3, págs. 429-441.

- Savage, Van M y col. (2004b). «The predominance of quarter-power scaling in biology». En: *Functional Ecology* 18.2, págs. 257-282.
- Schoener, Thomas W (1989). «Food webs from the small to the large: the Robert H. MacArthur Award Lecture». En: *Ecology* 70.6, págs. 1559-1589.
- Sterner, Robert W, Anita Bajpai y Thomas Adams (1997). «The enigma of food chain length: absence of theoretical evidence for dynamic constraints». En: *Ecology* 78.7, págs. 2258-2262.
- Takimoto, Gaku, Takeshi Miki y Maiko Kagami (2007). «Intraguild predation promotes complex alternative states along a productivity gradient». En: *Theoretical population biology* 72.2, págs. 264-273.
- Takimoto, Gaku y David M Post (2013). «Environmental determinants of food-chain length: a meta-analysis». En: *Ecological research* 28.5, págs. 675-681.
- Takimoto, Gaku, David A Spiller y David M Post (2008). «Ecosystem size, but not disturbance, determines food-chain length on islands of the Bahamas». En: *Ecology* 89.11, págs. 3001-3007.
- Takimoto, Gaku y col. (2012). «Effects of productivity, disturbance, and ecosystem size on food-chain length: insights from a metacommunity model of intraguild predation». En: *Ecological Research* 27.3, págs. 481-493. ISSN: 1440-1703. DOI: 10.1007/s11284-012-0929-5. URL: <http://dx.doi.org/10.1007/s11284-012-0929-5>.
- Tang, Si, Samraat Pawar y Stefano Allesina (2014). «Correlation between interaction strengths drives stability in large ecological networks». En: *Ecology Letters* 17.9, págs. 1094-1100. ISSN: 1461023X. DOI: 10.1111/ele.12312. URL: <http://dx.doi.org/10.1111/ele.12312>.
- Terborgh, John y James A Estes (2013). *Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature*. Island Press. ISBN: 978-1597264877.
- Thompson, Ross M y col. (2007). «Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs». En: *Ecology* 88.3, págs. 612-617.
- Tilman, D. (1990). «Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition». En: *Perspectives on plant competition*. Academic Press, San Diego, Calif, págs. 117-141. ISBN: 9781930665859.
- Ulanowicz, Robert E, Robert D Holt y Michael Barfield (2014). «Limits on ecosystem trophic complexity: insights from ecological network analysis». En: *Ecology letters* 17.2, págs. 127-136.

- Weitz, Joshua S y Simon A Levin (2006). «Size and scaling of predator–prey dynamics». En: *Ecology letters* 9.5, págs. 548-557.
- West, Geoffrey B, James H Brown y Brian J Enquist (1997). «A general model for the origin of allometric scaling laws in biology». En: *Science* 276.5309, págs. 122-126.
- Williams, Richard J y Neo D Martinez (2004). «Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: theory and data». En: *The American Naturalist* 163.3, págs. 458-468.
- Wootton, J Timothy y Mary E Power (1993). «Productivity, consumers, and the structure of a river food chain.» En: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90.4, págs. 1384-1387.
- Yodzis, P (1981). «The structure of assembled communities». En: *Journal of Theoretical Biology* 92.2, págs. 103-117.
- Yodzis, Peter (1989). *Introduction to theoretical ecology*. Harper & Row New York.
- (1998). «Local trophodynamics and the interaction of marine mammals and fisheries in the Benguela ecosystem». En: *Journal of Animal Ecology* 67.4, págs. 635-658.
- Yodzis, Peter y S Innes (1992). «Body size and consumer-resource dynamics». En: *American Naturalist*, págs. 1151-1175.
- Young, Hillary S y col. (2013). «The roles of productivity and ecosystem size in determining food chain length in tropical terrestrial ecosystems». En: *Ecology* 94.3, págs. 692-701.

## 11. ANEXOS

### 11.1. Influencia de $k_{ij}$ sobre $f$

Sin importar la estrategia de forrajeo tenemos que :

(a)

$$\lim_{k_{ij} \rightarrow 0} f(k_{ij}) = \lim_{k_{ij} \rightarrow 0} \frac{g(k_{ij})a}{1 + k_{ij}^\phi} = 0 \quad (11.1)$$

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

#### 11.1.1. Pastoreo

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

*Demostración.*

Sea  $h = (D_i - 1)p_d$

Dado que  $f$  es diferenciable y:

$$\begin{aligned} f'(k_{ij}) &= a \frac{hk_{ij}^{h-1}(1 + k_{ij}^\phi) - \phi k_{ij}^{\phi-1+h}}{(1 + k_{ij}^\phi)^2} \\ &= a \frac{(h - \phi)k_{ij}^{h-1+\phi} + hk_{ij}^{h-1}}{(1 + k_{ij}^\phi)^2} \\ &= a \frac{(h - \phi)k_{ij}^\phi + h}{(1 + k_{ij}^\phi)^2} \end{aligned} \quad (11.2)$$

Luego tenemos que  $f'$  posee un *cero* en  $\mathbb{R}^+$  si y solo si  $h < \phi$  y en caso afirmativo tenemos que  $k^*$  tal que  $f(k^*) = 0$  es  $(\frac{h}{\phi-h})^{\frac{1}{\phi}}$  además:

$$f'(x) : \begin{cases} < 0 & ; k_{ij} > k^* \\ > 0 & ; k_{ij} < k^* \end{cases} \quad (11.3)$$

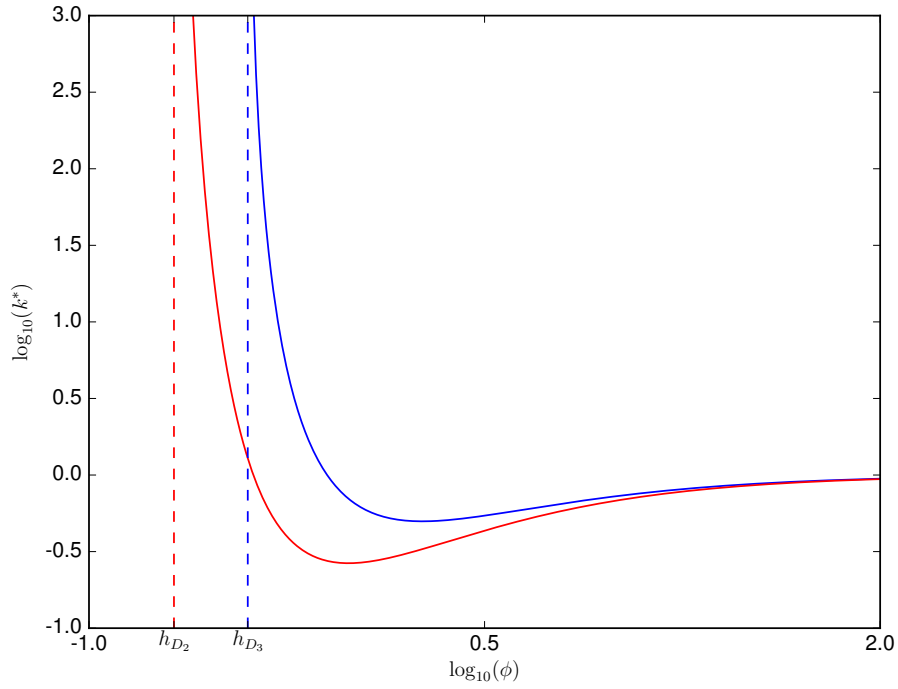


Figura 16:  $k^*$  en función a  $\phi$  donde se observa la divergencia para valores cercanos a  $h$  y la convergencia a 1 para valores elevados de  $\phi$ , (—) es para el caso de ambientes de búsqueda 3D y (—) 2D,  $h_{3D}$  y  $h_{2D}$  denotan los límites inferiores para  $\phi$  que permiten la existencia de  $k^*$

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

De la proposición anterior también vemos la dependencia de  $k^*$  en  $\phi$ , teniendo  $h$  fijo en nuestro caso se observa que si  $\phi$  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 16.

En el caso que  $\phi < h$  tenemos que  $f$  es monótona creciente. Ambos casos se grafican en la figura 17.

### 11.1.2. 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

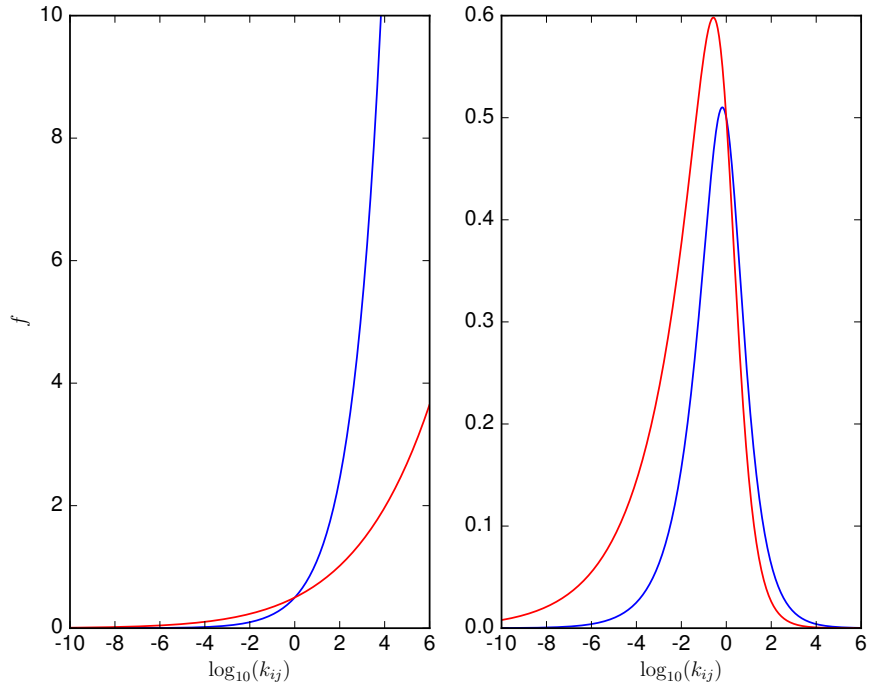


Figura 17:  $f$  en función a  $k_{ij}$ , con  $a = 1$ , en el panel de la izquierda tenemos  $\phi = 0,1$  y en el de la derecha  $\phi = 1$ . , (—) es para el caso de ambientes de búsqueda 3D y (—) 2D

máximo para  $f_{grazing}$ .

La figura 18 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  $k_{Sit}^* > k_{grazing}^*$ .

### 11.1.3. 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:

$$(k^*)^\phi ((k^*)^{2p_v} (p_v + h - \phi) + (h - \phi) + (k^*)^{2p_v - \phi} (p_v + h)) + h = 0 \quad (11.4)$$

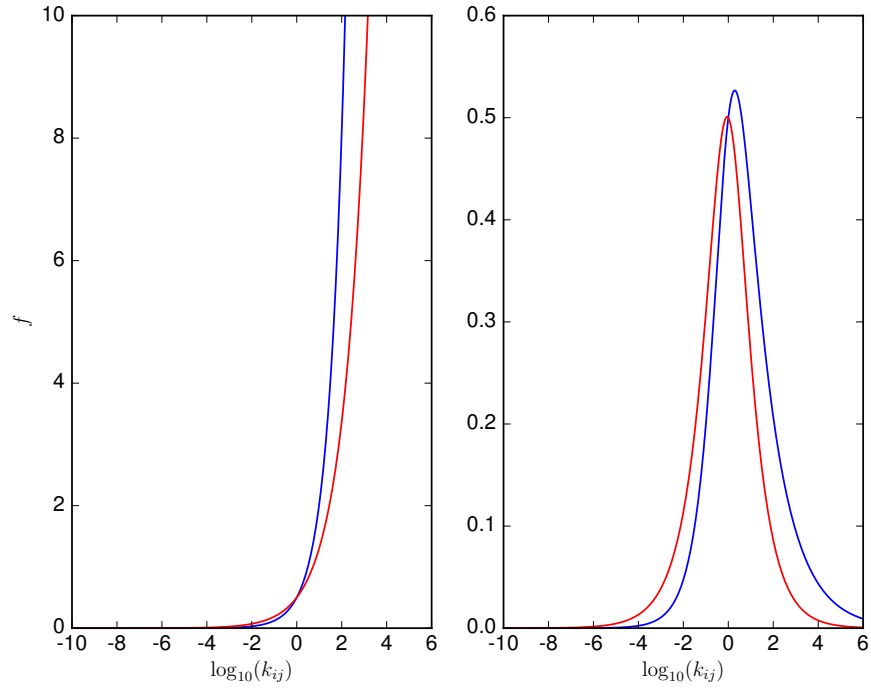


Figura 18:  $f$  en función a  $k_{ij}$ , con  $a = 1$ , para el caso de una estrategia de forrajeo *Sit-and-Wait*, las demás especificaciones se comparten con la figura 17

Con  $h$  igual que en el caso *grazing*.

De esta relación podemos obtener que :

$$k_{Active}^* \in ]k_{Grazing}^*, k_{Sit}^* [ \quad (11.5)$$

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

## 11.2. Influencia de las masas sobre estados de equilibrio de las comunidades receptoras

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



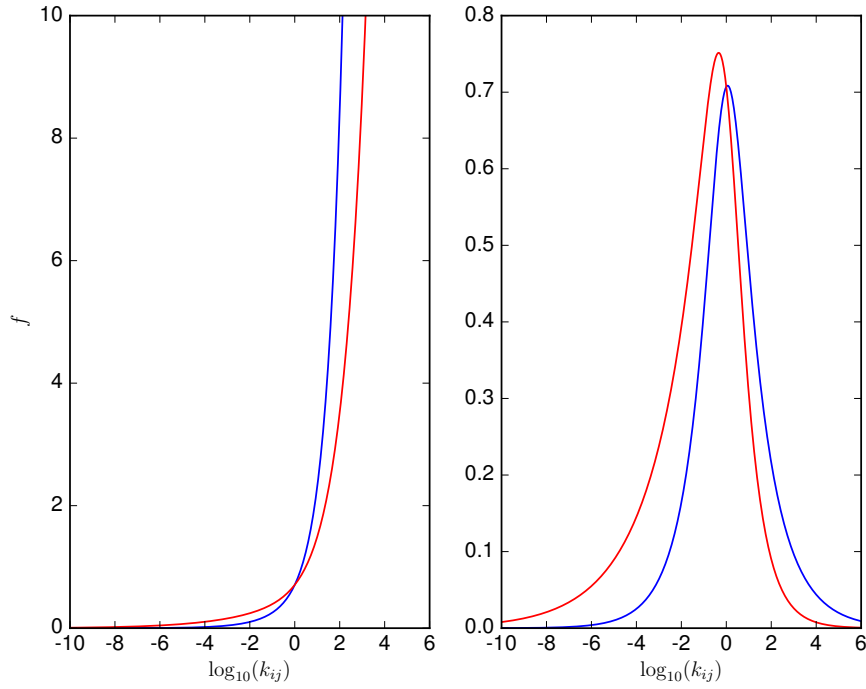


Figura 19:  $f$  en función a  $k_{ij}$ , con  $a = 1$ , para el caso de una estrategia de forrajeo *activa*, las demás especificaciones se comparten con la figura 17

### 11.2.1. R-C

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

$$\begin{aligned} R_{eq} &= \frac{q_{0,1} m_C^{\beta-h}}{\varepsilon_1 \alpha_{0,1} f_1(k_{RC})} \\ C_{eq} &= \frac{r_0 m_C^{\beta-h}}{\alpha_{0,2} k_{RC}^{1-\beta} f_1(k_{RC})} \left( 1 - \frac{R_{eq}}{\kappa_0 (k_{RC} m_C)^{1-\beta}} \right) \end{aligned} \quad (11.6)$$

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 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:

$$\frac{\partial C_{eq}}{\partial m_C} = d_0((b-h) + (1+2h-3\beta) \frac{\chi_1}{\chi_0} m_C^{2\beta-h-1}) \quad (11.7)$$

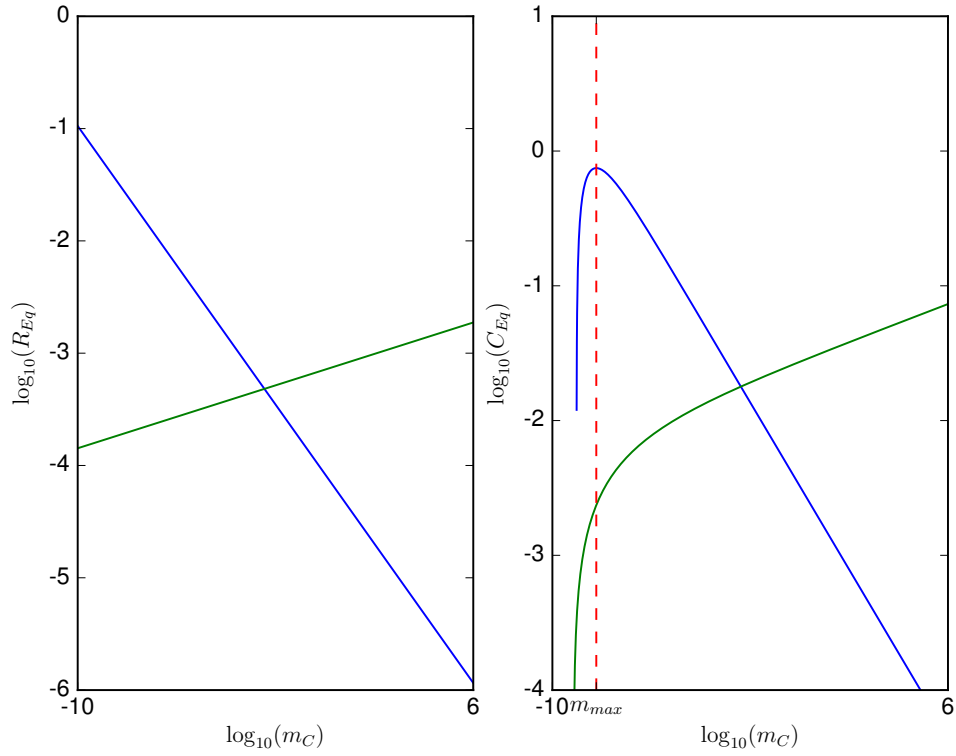


Figura 20: Equilibrios para el subsistema  $R - C$  en función a  $m_C$  para  $k_{RC} = 10^{-2}$ , donde se observa las diferencias existentes entre espacios de búsqueda  $2D$  (—) y  $3D$  (—), en el panel de la derecha se representa a su vez el valor de  $m_C$  para el cual  $C_{eq}$  es máximo.  $b = 0,1, \kappa_0 = 0,1, 30$  en espacios  $2D$  y  $3D$  respectivamente.

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

$$\begin{cases} \text{Crecimiento} & m_C^{1+h-2\beta} < \frac{q_{0,1}(1+2h-3\beta)}{\chi_0(h-\beta)} \\ \text{Decrecimiento} & m_C^{1+h-2\beta} > \frac{q_{0,1}(1+2h-3\beta)}{\chi_0(h-\beta)} \end{cases} \quad (11.8)$$

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:

$$\frac{\partial C_{eq}}{\partial k_{RC}} = \frac{e_0 g'(k_{RC})}{g(k_{RC})^2} \left( -1 + \frac{2e_1}{g(k_{RC})} \right) \quad (11.9)$$

Donde:

$$\begin{aligned} e_0 &= \frac{r_0 m_C^{\beta-h}}{\alpha_{0,2}} \\ e_1 &= \frac{q_{0,1} m_C^{2\beta-h-1}}{\varepsilon_1 \alpha_{0,1} \kappa_0} \end{aligned} \quad (11.10)$$

Por tanto:

$$\begin{cases} \text{Crecimiento} & g'(k_{RC}) \left( \frac{2e_1}{g(k_{RC})} - 1 \right) > 0 \\ \text{Decrecimiento} & g'(k_{RC}) \left( \frac{2e_1}{g(k_{RC})} - 1 \right) < 0 \end{cases} \quad (11.11)$$

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  $\phi$  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  $\kappa_0$  y  $m_C$  favorecerían la existencia de estos puntos debido a su influencia negativa sobre  $e_1$ .

### 11.2.2. 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.

$$\begin{aligned} R_{eq} &= \frac{q_{0,2} m_P^{\beta-h}}{\varepsilon_2 \alpha_{0,2} f_2(k_{RP})} \\ P_{eq} &= \frac{r_0 m_P^{\beta-h}}{\alpha_{0,2} k_{RP}^{1-\beta} f_2(k_{RP})} \left( 1 - \frac{R_{eq}}{\kappa_0 (k_{RP} m_P)^{1-\beta}} \right) \end{aligned} \quad (11.12)$$

### 11.3. Invasibilidad C-R

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  $\kappa_0$ , 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 comporta-

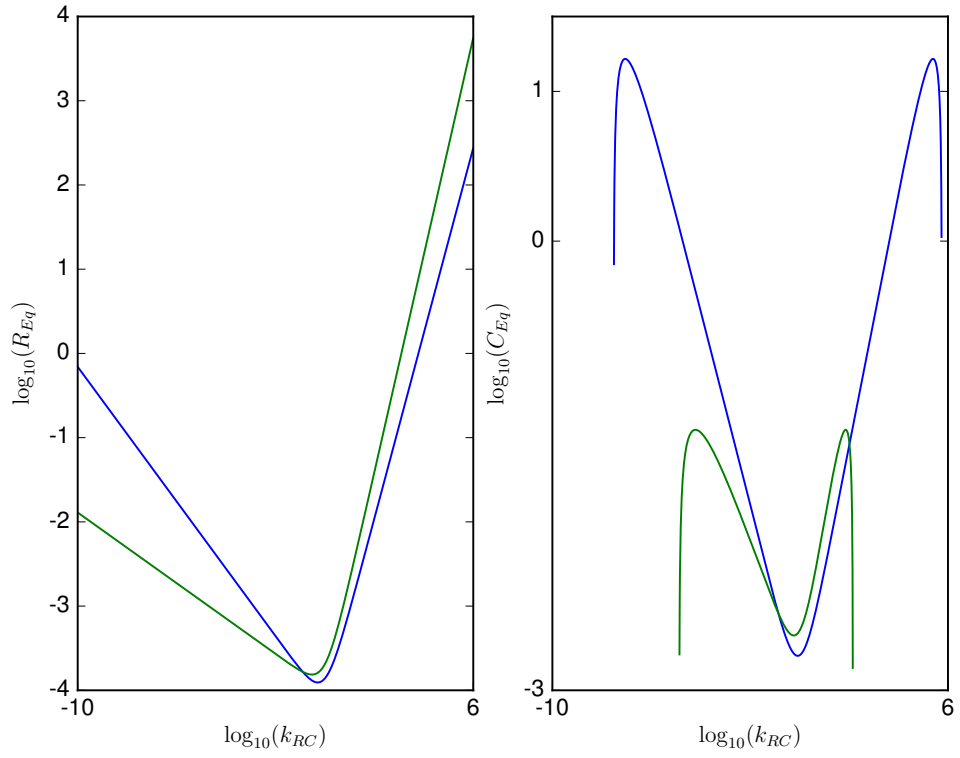


Figura 21: Equilibrios para el subsistema  $R - C$  en función a  $k_{RC}$  para  $m_C = 10^{-3}$ ,  $b = 1, 0, \kappa_0 = 0, 1, 30$  en espacios  $2D$  (—) y  $3D$  (—) respectivamente. En el panel de la derecha se observan las tres transiciones entre zonas de crecimiento y decrecimiento, y en ambos casos la presencia de puntos máximos cercanos a los límites de coexistencia.

miento análogo se observa para  $k_{CP}$  pequeños), dicho esto al aumentar  $k_{CP}$ ,  $\kappa_0$  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  $k_{CP}$ ,  $\kappa_0$ ,  $m_P$ , el valor máximo de  $k_{RC}$  en  $\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow R})$  dependerá del valor de  $\phi$  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 11.1). Dada la similitud entre  $g$  y  $f_1$  por un tratamiento similar al descrito en anexos 11.1 podemos observar que para  $\phi$  *suficientemente pequeño*  $\chi_1$  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  $\phi$  *suficientemente grandes* tenemos que  $\chi_1$  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  $m_P$  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  $\phi$ ,  $m_R$  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  $\phi$  *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  $\kappa_0$ ,  $k_{CP}$  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  $\chi_1$  (si asociamos cambios en  $\kappa_0$ , y con  $k_{RC} > 10^{-30}$ ), sin embargo debido a que también influencia positivamente a  $h_R$  su impacto total sobre la invasiabilidad puede ser negativo para valores elevados de  $k_{RC}$  (i.e., cuando el mínimo  $k_{RC}$  necesario para la invasión es

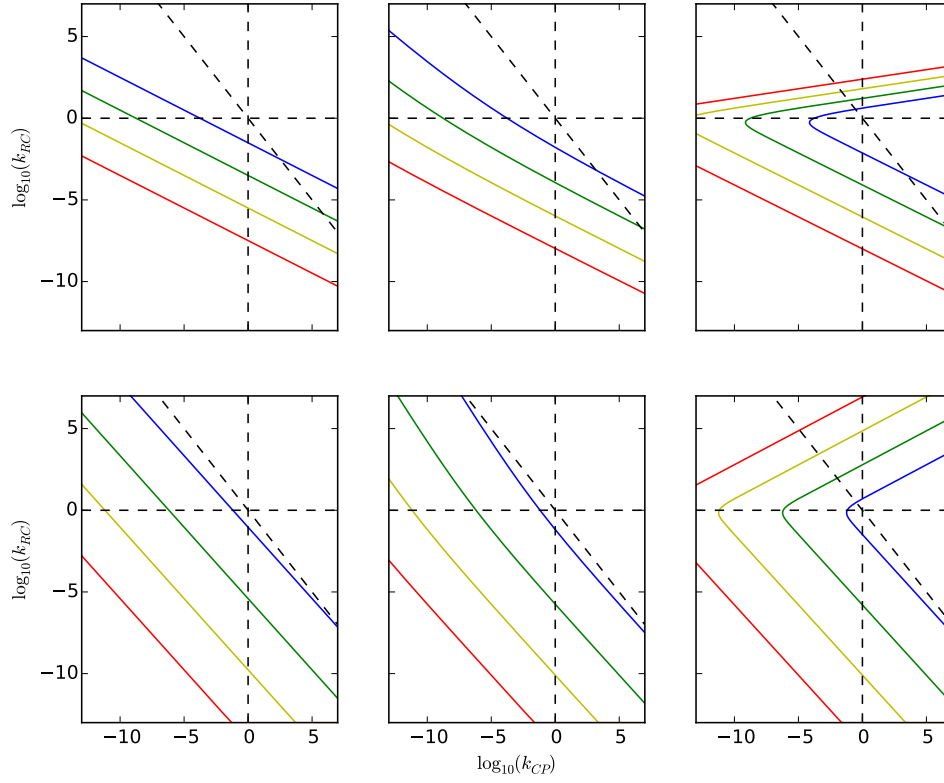


Figura 22: *Envolturas de Invasibilidad* para el caso de el depredador intermedio  $C$  como invasor frente a una comunidad receptora formada por  $R$ . La fila superior es para espacios de búsqueda bidimensionales y la inferior tridimensionales, las columnas de izquierda a derecha aumentan el valor de  $\phi$ , 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 11.7

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  $\left(\frac{q_{0,1}}{\chi_1}\right)_{3D}^{\frac{1+h_{2D}-2\beta}{1+h_{3D}-2\beta}} > \left(\frac{q_{0,1}}{\chi_1}\right)_{2D}$ .

La figura 22 muestra las distintas zonas de invasibilidad que se forman, para las distintas combinaciones de parámetros explorados.

## 11.4. Derivación de Criterios y Zonas de Invasibilidad

### 11.4.1. R

El sistema se reduce a:

$$\dot{R} = rR(1 - R/K) \quad (11.13)$$

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

$$\mathbf{IC}_R := \dot{R} > 0 \iff r > 0 \quad (11.14)$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_R) := \{v \in \mathbb{R}_+^3 / \dot{R}(v) > 0\} \quad (11.15)$$

#### 11.4.2. $\mathbf{C} \rightarrow \mathbf{R}$

El sistema se reduce a :

$$\begin{aligned} \dot{R} &= R[r(1 - R/K) - (\alpha_1)C] \\ \dot{C} &= C[\epsilon_1(\alpha_1)R - q_1] \end{aligned} \quad (11.16)$$

$$\mathbf{IC}_{C \rightarrow R} := \dot{C} > 0 \iff \epsilon_1(\alpha_1)\hat{R}_1 > q_1 \quad (11.17)$$

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

$$\mathbf{IC}_{C \rightarrow R} := \epsilon_1(\alpha_1)K > q_1 \quad (11.18)$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow R}) := \{v \in Z(I_R) / \dot{C}(v) > 0\} \quad (11.19)$$

#### 11.4.3. $\mathbf{P} \rightarrow \mathbf{R}$

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

$$\mathbf{IC}_{P \rightarrow R} := \dot{P} > 0 \iff \epsilon_2(\alpha_2)K > q_2 \quad (11.20)$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{P \rightarrow R}) := \{v \in Z(I_R) / \dot{P}(v) > 0\} \quad (11.21)$$

#### 11.4.4. $\mathbf{P} \rightarrow \mathbf{C-R}$

$$\mathbf{IC}_{P \rightarrow C-R} := \dot{P} > 0 \iff \epsilon_2\alpha_2\hat{R}_2 + \epsilon_3\alpha_3\hat{C}_2 > q_2 \quad (11.22)$$

Donde:

$$\begin{aligned}\hat{R}_2 &= \frac{q_1}{\epsilon_1 \alpha_1} \\ \hat{C}_2 &= \left(\frac{r}{\alpha_1}\right) \left[1 - \frac{q_1}{\epsilon_1 \alpha_1 K}\right]\end{aligned}\tag{11.23}$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{P \rightarrow C-R}) := \{v \in Z(I_{C \rightarrow R}) / \dot{P}(v) > 0\}\tag{11.24}$$

#### 11.4.5. $\mathbf{C} \rightarrow \mathbf{P-R}$

$$\mathbf{I}_{C \rightarrow P-R} := \dot{C} > 0 \iff \epsilon_1(\alpha_1)\hat{R} - (\alpha_3)\hat{P} > q_1\tag{11.25}$$

Donde:

$$\begin{aligned}\hat{R} &= \frac{q_2}{\epsilon_2 \alpha_2} \\ \hat{P} &= \frac{r}{\alpha_2} \left[1 - \frac{q_2}{\epsilon_2 \alpha_2 K}\right]\end{aligned}\tag{11.26}$$

$$\mathbf{Z}(\mathbf{I}_{C \rightarrow P-R}) := \{v \in Z(I_{P \rightarrow R}) / \dot{C}(v) > 0\}\tag{11.27}$$

### 11.5. Cálculo de Equilibrio para un modelo Lotka-Volterra

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

$$\begin{pmatrix} r/K & \alpha_1 & \alpha_2 \\ (\alpha_1 \epsilon_1 & 0 & -\alpha_3 \\ \alpha_2 \epsilon_2 & \alpha_3 \epsilon_3 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} R^* \\ C^* \\ P^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r \\ q_1 \\ q_2 \end{pmatrix}\tag{11.28}$$

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

### 11.6. Estabilidad Dinámica

En general, podemos determinar la estabilidad local de un punto de equilibrio analizando el valor de los autovalores de la versión linealizada del sistema (7.1). (Yodzis, 1989)

Usemos la siguiente notación :  $\frac{\partial F_i}{\partial J} = F_{ij}$



$$A = \begin{pmatrix} F_{1R}|_{x=\mathbf{X}} & F_{1C}|_{x=\mathbf{X}} & F_{1P}|_{x=\mathbf{X}} \\ F_{2R}|_{x=\mathbf{X}} & F_{2C}|_{x=\mathbf{X}} & F_{2P}|_{x=\mathbf{X}} \\ F_{3R}|_{x=\mathbf{X}} & F_{3C}|_{x=\mathbf{X}} & F_{3P}|_{x=\mathbf{X}} \end{pmatrix} \quad (11.29)$$

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

$$\begin{aligned} \text{Sea } F_{1J}^* &= F_{1J}|_{x=\mathbf{X}} \\ P(t) &= \det(A - tI) = -t^3 + a_1 t^2 + a_2 t + a_3 \\ a_1 &= \text{tr}(A) = F_{1R}^* + F_{2C}^* + F_{3P}^* \\ a_2 &= -(F_{1R}^*(F_{2C}^* + F_{3P}^*) + F_{2C}^* F_{3P}^* - F_{3C}^* F_{2P}^* - F_{1P}^* F_{3R}^* + F_{1C}^* F_{2R}^*) \\ a_3 &= \det(A) \end{aligned} \quad (11.30)$$

El sistema se considera localmente estable (Yodzis, 1989) si :

$$\Re(\lambda) < 0, \forall \lambda \quad (11.31)$$

## 11.7. Parámetros usados

Tabla 6: Parámetros explorados en el análisis del modelo

| Parámetros              | Valores usados                                     |
|-------------------------|--|
| $a$                     | 1  |
| $\phi$                  | 0.02 , 0.2 , 2                                     |
| $\kappa_0$              | 3D : 3 , 30,300<br>2D : 0.01,0.1,1                 |
| $\beta$                 | 0.75   |
| $p_V$<br>$p_d$          | 0.26<br>0.21 (2D)<br>0.20 (3D)                     |
| $\alpha_0$              | $10^{-3,08}$ (2D)<br>$10^{-1,77}$ (3D)             |
| $r_0$                   | $1,71 \times 10^{-6}$                              |
| $q_0$                   | $4,15 \times 10^{-8}$                              |
| Estrategias de forrajeo | $Ac - Ac - Ac$<br>$Gr - Gr - Ac$<br>$Ac - Sw - Sw$ |