

*Universidad Michoacana de San Nicolás de  
Hidalgo*

*Instituto de Física y Matemáticas*

**Competencia de Especies en Hábitats  
Estructurados**

*Héctor Alejandro Del Faro Odi  
Asesor: Dr. José Leonel Torres Hernández*

DICIEMBRE 2005



# Índice general

<b>1. Introducción</b>	<b>9</b>
<b>2. Resultados de Skellam</b>	<b>13</b>
2.1. Una Ley de Crecimiento Poblacional . . . . .	13
2.2. Dos Especies en Competencia . . . . .	17
2.3. Dos Especies y Dos Hábitats . . . . .	19
<b>3. Generalización de Resultados</b>	<b>23</b>
3.1. Segregación y Coexistencia . . . . .	24
3.2. Coexistencia de Tres Especies . . . . .	28
3.3. Adaptabilidad y Coexistencia . . . . .	31
3.4. Segregación de Especies . . . . .	36
3.5. Cinco Especies en Cinco Hábitats Distintos . . . . .	41
<b>4. Extensión de Resultados</b>	<b>49</b>
4.1. Superioridad Parcial de Una Especie Sobre Otra . . . . .	49
<b>5. Discusión</b>	<b>53</b>
5.1. Teoría de la Biogeografía de Islas . . . . .	53
5.2. Teoría de Metapoblaciones . . . . .	54
5.2.1. Modelo de Levins . . . . .	56
5.3. Competencia entre especies . . . . .	60
5.3.1. Modelo de Lotka-Volterra . . . . .	60
5.3.2. Modelo de Tilman . . . . .	63
5.4. Nichos . . . . .	64
<b>6. Conclusiones</b>	<b>67</b>

- A. Cálculo de  $\Gamma_2/\Gamma_1$  cuando  $\chi_2 \rightarrow 0$  69
- B. Cálculo para la condición de persistencia en el caso de superioridad no absoluta entre la interacción de dos especies 71

# Índice de figuras

2.1. Curvas de crecimiento . . . . .	15
2.2. Gráfica de la condición de persistencia debida a la relación entre el hábitat ( $H$ ) y la especie ( $\Gamma$ ) . . . . .	16
2.3. Representación de dos especies en dos hábitats . . . . .	19
2.4. Dos especies en dos hábitats; comportamiento de la especie débil ( $S_2$ ) . . . . .	21
2.5. Dos especies en dos hábitats; distribución del hábitat rico ( $H_1$ )	21
2.6. Dos especies en dos hábitats; distribución del hábitat pobre ( $H_2$ ) . . . . .	22
3.1. Dos especies en tres hábitats; comportamiento de la especie débil ( $S_2$ ) . . . . .	25
3.2. Dos especies en tres hábitats; distribución del hábitat rico ( $H_1$ )	26
3.3. Dos especies en tres hábitats; distribución del hábitat medio ( $H_2$ ) para las dos especies . . . . .	27
3.4. Dos especies en tres hábitats; distribución del hábitat pobre ( $H_3$ ) . . . . .	27
3.5. Tres especies en un hábitat; distribución del hábitat ( $H$ ) para las tres especies . . . . .	30
3.6. Tres especies en dos hábitats; comportamiento de la especie débil ( $S_3$ ) . . . . .	33
3.7. Tres especies en dos hábitats; distribución del hábitat rico ( $H_1$ )	34
3.8. Tres especies en dos hábitats; distribución del hábitat pobre ( $H_2$ ) . . . . .	35
3.9. Tres especies en tres hábitats; comportamiento de la especie media ( $S_2$ ) y la especie débil ( $S_3$ ) . . . . .	38
3.10. Tres especies en tres hábitats; distribución del hábitat rico ( $H_1$ )	39

---

3.11. Tres especies en tres hábitats; distribución del hábitat medio ( $H_2$ ) . . . . .	39
3.12. Tres especies en tres hábitats; distribución del hábitat pobre ( $H_3$ ) . . . . .	40
3.13. Cinco especies en cinco hábitats; segregación de la especie débil ( $S_5$ ), la especie semidébil ( $S_4$ ), la especie media ( $S_3$ ) y la especie semirica ( $S_2$ ) en el hábitat rico ( $H_1$ ) . . . . .	44
3.14. Cinco especies en cinco hábitats; distribución del hábitat rico ( $H_1$ ) . . . . .	45
3.15. Cinco especies en cinco hábitats; distribución del hábitat semirico ( $H_2$ ) . . . . .	45
3.16. Cinco especies en cinco hábitats; distribución del hábitat medio ( $H_3$ ) . . . . .	46
3.17. Cinco especies en cinco hábitats; distribución del hábitat semipobre ( $H_4$ ) . . . . .	46
3.18. Cinco especies en cinco hábitats; distribución del hábitat pobre ( $H_5$ ) . . . . .	47
4.1. Distribución de dos especies sin superioridad parcial . . . . .	52
4.2. Distribución de dos especies con superioridad parcial . . . . .	52

# Índice de cuadros

2.1. Primera condición de persistencia para dos especies en dos hábitats . . . . .	20
3.1. Primera condición de persistencia para dos especies en tres hábitats . . . . .	24
3.2. Primera condición de persistencia para tres especies en un hábitat . . . . .	28
3.3. Primera condición de persistencia para tres especies en dos hábitats . . . . .	32
3.4. Primera condición de persistencia para tres especies en tres hábitats . . . . .	36
3.5. Primera condición de persistencia para cinco especies en cinco hábitats . . . . .	42
4.1. Primera condición de persistencia para dos especies en un hábitat (superioridad parcial) . . . . .	51



# Capítulo 1

## Introducción

Teóricamente, el crecimiento de una población puede ser asombroso. Sin embargo, en condiciones naturales, existen múltiples factores que limitan su crecimiento y esto causa que las poblaciones se mantengan estables, sobre todo si se consideran largos periodos de tiempo y si se trata de poblaciones cerradas, es decir, aquellas que carecen de individuos entrantes (inmigrantes) y salientes (emigrantes).

A medida que crece una población, aumenta la competencia entre los individuos que la integran por la sencilla razón de que los alimentos y nutrientes son limitados. Además de los factores físico-químicos el medio que rodea a una especie u organismo está formado por otras especies u organismos que, según el caso, establecen alguna de las siguientes relaciones:

1. Modalidad de ayuda o protección.
2. Relaciones entre depredador-presa o entre parásito-huésped.
3. Relaciones de competencia entre dos poblaciones distintas o entre individuos de una población.

Hace aproximadamente medio siglo, J. G. Skellam [1] escribió un artículo donde introdujo ciertos conceptos y métodos sobre la propagación y crecimiento poblacional de plantas y animales en ecosistemas. En dicho artículo considera principalmente un marco continuo (difusión) el problema de la competencia de especies en hábitats estructurados, y en menor grado la aproximación discreta, tanto en espacio como en tiempo.

Para una aproximación continua, se basa en un esquema del aumento de la población debido a nacimientos y a su disminución debido a difusión o propagación más allá de las fronteras del hábitat. La descripción matemática toma la forma general:

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = A \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + f(\vec{x})$$

donde  $\phi$  denota la densidad de población,  $A$  es un coeficiente de difusión,  $\frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} = \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \phi}{\partial y^2}$  en dos dimensiones y  $f(\vec{x})$  es una fuente.

Se consideran dos tipos de fuentes:

- $f(\vec{x}) = c\phi$ , llamada fuente malthusiana
- $f(\vec{x}) = \gamma\phi(1 - \phi)$ , una fuente logística

Debido a condiciones de frontera, agrega además una población sumidero. A las poblaciones que son productoras netas de individuos se les llama *poblaciones fuente*, mientras que aquellas que son deficientes, *poblaciones sumidero*.

Skellam considera el caso unidimensional y bidimensional, demostrando que para cada uno, existe un tamaño mínimo del hábitat necesario para la persistencia de la especie, debajo del cual su abundancia sería cero con el tiempo.

Como estamos más interesados en las contribuciones para el caso discreto, no consideraremos con más detalle los resultados posteriores para el caso continuo.

Referente al caso discreto, su argumento consiste en primer lugar, en calcular la población estacionaria de una especie cualquiera en un hábitat homogéneo, cuyos miembros tienen mortalidad finita. Continúa con el caso de dos especies muy parecidas, con la diferencia de que una está mejor adaptada al mismo hábitat, concluyendo que pueden coexistir bajo ciertas condiciones si pueden sobrevivir por sí solas en dicho hábitat, como en el caso de que la especie débil ocupe los lugares que la especie fuerte deja cuando

muere. Para terminar, considera el caso de dos especies compitiendo en un hábitat, al igual que el caso anterior, pero ahora compuesto por dos sectores, uno rico y otro pobre, encontrando un balance entre el grado de adaptación y la capacidad para engendrar descendientes, permitiendo que los individuos más débiles persistan en el sector más pobre, cuando son éstos más prolíficos.

En base a lo anterior y ocupándose de la persistencia a largo plazo, divide el hábitat en celdas capaces de proporcionar los recursos necesarios para que germine una semilla y la planta alcance la madurez; por otra parte considera por simplicidad matemática generaciones sincrónicas, o sea, que los individuos nacen y mueren al mismo tiempo, para finalizar calculando el tamaño de la población después de muchas generaciones.

Dada la repercusión del trabajo de Skellam en el área de difusión biológica, se desea mostrar, además de una generalización para cualquier número de especies y sectores, una extensión para el caso discreto del modelo, que intente acercarnos a una idea más real de la competencia entre especies.

Para mostrar lo anterior, el trabajo se divide en tres partes:

- Una descripción de los resultados principales de Skellam con respecto al método discreto.
- La generalización de dichos resultados, considerando un número arbitrario de especies con diferentes condiciones de adaptabilidad, compitiendo en un hábitat con varios sectores.
- Por último la extensión al caso de una superioridad no absoluta por parte de una de las especies, debido a la complejidad de las interacciones ecológicas en contraste con la superioridad absoluta, en el sentido originalmente considerado por Skellam.



# Capítulo 2

## Resultados de Skellam

### 2.1. Una Ley de Crecimiento Poblacional

Estrictamente, un crecimiento logístico es aplicable solamente a poblaciones continuas en el tiempo. Mostraremos que, cuando la competencia es muy marcada entre semillas distribuidas aleatoriamente (por pertenecer a una misma especie o a especies cercanas entre sí), se establece un patrón análogo, como un caso límite, a una ley logística

Definimos las siguientes variables:

**H** es un coeficiente que denota la **capacidad global del hábitat**; determina las condiciones para el desarrollo de la especie,  $H = \frac{W^{sp}}{\Xi}$ , donde:

**W** es el **número de sitios territoriales**, apropiados por su naturaleza y tamaño para mantener y llevar a una planta de la especie considerada hasta la madurez. Tales sitios los llamaremos celdas. Las celdas pueden ser aisladas o adyacentes, en grupos de dos o más. En el presente tratamiento, todas las celdas son tomadas con la misma área superficial, que definiremos como una unidad.

**Ξ** es un **área arbitraria** construida de tal manera que incluya a todas las celdas. Suponemos que esta área está aislada en el sentido que no recibe semillas del exterior.

$p$  denota la **proporción o fracción de semillas** que caen dentro de  $\Xi$ . Se considera que la distribución de probabilidad de las semillas es uniforme en todo  $\Xi$ .

$s$  es la **probabilidad** de que en una celda con una semilla, ésta crezca y alcance la madurez.

$\Gamma$  denota la **capacidad reproductiva**; es el promedio del número de semillas fértiles producidas por planta.

$\chi$  denota la **densidad relativa**, definida como  $\chi = \frac{N}{W_s}$ , donde  $N$  es el número de plantas que alcanzan la madurez y  $W_s$  representa el máximo número de plantas que el hábitat puede sostener.

Se podría pensar en introducir más factores ecológicos que los considerados en la lista, pero al hacerlo se encontraría que la forma matemática de los resultados finales no cambia, particularmente cuando las modificaciones son incorporadas apropiadamente en las definiciones.

Se considera que todas las celdas son igualmente accesibles para las semillas y se toma a las generaciones como sincrónicas, es decir, todas las plantas en una generación nacen simultáneamente, las que sobreviven arrojan sus semillas y mueren también, simultáneamente. Bajo estas aproximaciones, la distribución de probabilidad del número de semillas por celda será poissoniana con parámetro  $\frac{N\Gamma p}{\Xi} = \frac{N\Gamma H}{W_s} = \Gamma H\chi$ . La proporción de celdas con al menos una semilla es entonces  $1 - e^{-\Gamma H\chi}$ . Por razones de la definición de  $\chi$  esta expresión es la densidad relativa de la población resultante. Usando sufijos para distinguir entre los valores de  $\chi$  en generaciones sucesivas, tenemos la relación:

$$\chi_{n+1} = 1 - e^{-\Gamma H\chi_n} \quad (2.1)$$

La condición estacionaria,  $\chi_{n+1} = \chi_n$ , es alcanzada en el límite cuando  $n \rightarrow \infty$ ; llamando  $\chi = \chi_\infty$ , uno obtiene:

$$\Gamma H\chi + \log(1 - \chi) = 0 \quad (2.2)$$

Las curvas típicas de crecimiento están ilustradas en la figura 2.1. Por otro lado, de la ecuación (2.2) vemos que cuando  $\chi \rightarrow 1$  por la izquierda  $\Gamma H \sim \log \frac{1}{1-\chi} \rightarrow \infty$  (ver figura 2.2). Entonces cuando  $\chi$  es grande se requiere



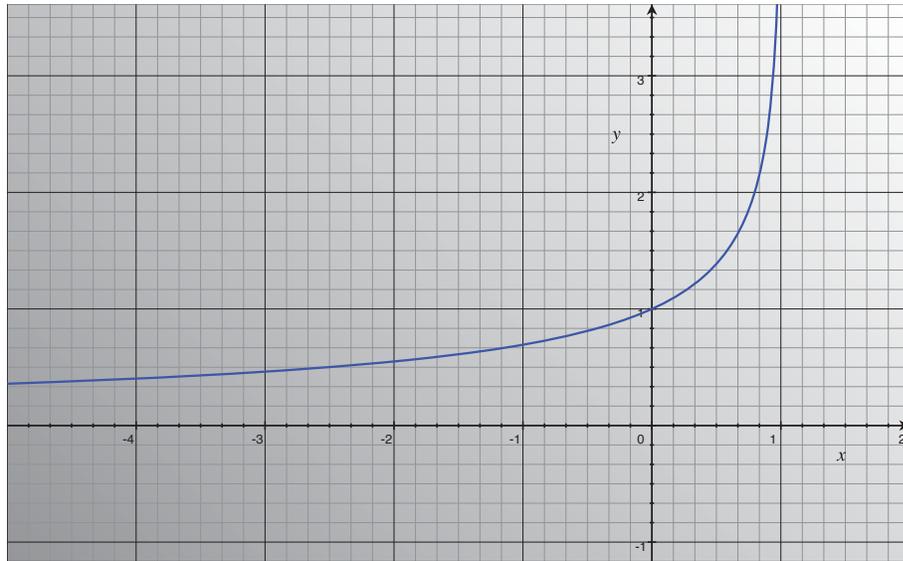


Figura 2.2: Siendo  $y = \Gamma H$  y  $x = \chi$ , graficamos  $y = -\frac{\log(1-x)}{x}$ , observando que, para  $\Gamma H < 1$ ,  $\chi$  se vuelve negativa.

y por lo tanto cuando  $\Gamma H$  sea menor que uno, la especie correspondiente a esta  $\Gamma$  en un hábitat que corresponde a dicha  $H$  no puede sobrevivir. También podemos ver de la figura 2.2 que para  $\Gamma H < 1$ ,  $\chi$  se vuelve negativa, lo que implica que siendo  $\chi$  la variable indicadora de la población, no puede tomar valores negativos ( $\chi > 0$ ), es decir,  $\Gamma H > 1$  es un requisito para la persistencia a largo plazo.

## 2.2. Dos Especies en Competencia

El caso clásico de dos especies muy similares compitiendo por la misma comida fue estudiado originalmente por Gause [2] y Volterra [3]. El caso que consideraremos aquí es para dos especies muy relacionadas (de forma que las mismas celdas sean apropiadas para ambas), que llamaremos  $S_1$  y  $S_2$ , compitiendo en el mismo hábitat. Para investigar el grado para el cual una desventaja en competencia directa puede ser compensada por una superioridad en capacidad reproductiva, supondremos la condición extrema de que los individuos de la especie  $S_2$  siempre fallan para establecerse en competencia inmediata con la especie  $S_1$  (por ejemplo, las semillas de la especie  $S_1$  pueden germinar más rápidamente). Todos los demás factores ecológicos serán considerados iguales para ambas poblaciones.

Bajo estas condiciones, la población de la especie  $S_1$  no es afectada por la presencia de la especie  $S_2$ , por lo tanto de la ecuación (2.2):

$$\Gamma_1 H \chi_1 + \log(1 - \chi_1) = 0 \quad (2.3)$$

El número de celdas desocupadas por la especie  $S_1$  en la etapa de semilla es entonces  $W(1 - \chi_1)$  y éstas son las celdas disponibles para ser ocupadas por la especie  $S_2$ .

Definiendo  $\chi_2 = \frac{N_2}{W_s}$ , expresamos la densidad relativa de la especie  $S_2$  en lugar de la ecuación (2.2) como:

$$\chi_2 = (1 - \chi_1) \left(1 - e^{-\Gamma_2 \chi_2 H}\right) \quad (2.4)$$

Despejando  $\Gamma_1$  de (2.3):

$$\Gamma_1 = -\frac{1}{H \chi_1} \log(1 - \chi_1) \quad (2.5)$$

Despejando  $\Gamma_2$  de (2.4):

$$1 - e^{-\Gamma_2 H \chi_2} = \frac{\chi_2}{1 - \chi_1}$$

$$e^{-\Gamma_2 H \chi_2} = 1 - \frac{\chi_2}{1 - \chi_1}$$

⇒

$$\begin{aligned}
 -\Gamma_2 H \chi_2 &= \log \left( 1 - \frac{\chi_2}{1 - \chi_1} \right) \\
 \Gamma_2 &= -\frac{1}{H \chi_2} \log \left( 1 - \frac{\chi_2}{1 - \chi_1} \right)
 \end{aligned} \tag{2.6}$$

y dividiendo la ecuación (2.6) entre la ecuación (2.5), resulta,

$$\frac{\Gamma_2}{\Gamma_1} = \frac{\chi_1 \log \left( 1 - \frac{\chi_2}{1 - \chi_1} \right)}{\chi_2 \log(1 - \chi_1)} \tag{2.7}$$

Si ahora tomamos  $\chi_2 \rightarrow 0$ , encontramos que  $\frac{\Gamma_2}{\Gamma_1} \rightarrow -\frac{\chi_1}{(1-\chi_1)\log(1-\chi_1)}$  (ver Apéndice A). Este último será llamado el valor crítico de  $\frac{\Gamma_2}{\Gamma_1}$ . A menos que dicha cantidad sea excedida, la especie  $S_2$  no podrá coexistir con la especie  $S_1$ , es decir,  $\frac{\Gamma_2}{\Gamma_1} > -\frac{\chi_1}{(1-\chi_1)\log(1-\chi_1)}$  es la condición para que la especie  $S_2$  persista en competencia directa con la especie  $S_1$ . Cuando la especie  $S_1$  no es densa, es posible para la especie  $S_2$  sobrevivir (balancear su inferioridad extrema en competencia directa), con una capacidad reproductiva levemente superior. Sin embargo, cuando la especie  $S_1$  es muy densa, es imposible para la especie  $S_2$  sobrevivir, a menos que su capacidad reproductiva sea mucho más grande que la de la especie  $S_1$ . En el caso de poblaciones muy pequeñas el “nivel de seguridad” de  $\frac{\Gamma_2}{\Gamma_1}$  será un poco más grande que el valor crítico, por el peligro de extinción aleatoria.

## 2.3. Dos Especies y Dos Hábitats

Como una ilustración simple de la aplicación de estas relaciones considérense dos hábitats con coeficientes,

$$\begin{aligned} H_1 &= 0.01 && \text{hábitat rico} \\ H_2 &= 0.001 && \text{hábitat pobre} \end{aligned}$$

compartidos por dos especies  $S_1$  y  $S_2$  (ver figura 2.3), con:

$$\begin{aligned} \Gamma_1 &= 400 && \text{especie fuerte} \\ \Gamma_2 &= 2000 && \text{especie débil} \end{aligned}$$

$H_1$	$H_2$
$S_1$	$S_1$
$S_2$	$S_2$

Figura 2.3: Dos especies en dos hábitats.

La idea es suponer que la especie débil ( $S_2$ ), teniendo menos reservas de comida, sea más prolífica y también que no se establecerá antes que la especie fuerte ( $S_1$ ) en competencia *inmediata* con ella.

Como vimos de la ecuación (2.7), la especie débil ( $S_2$ ) no puede coexistir con la especie fuerte ( $S_1$ ) si el valor crítico de  $\frac{\Gamma_2}{\Gamma_1}$  que es  $-\frac{\chi_1}{(1-\chi_1)\log(1-\chi_1)}$ , no es sobrepasado. En otras palabras, cuando  $-\frac{\chi_1}{(1-\chi_1)\log(1-\chi_1)} > \frac{\Gamma_2}{\Gamma_1}$ , la especie débil ( $S_2$ ) no podrá coexistir con la especie fuerte ( $S_1$ ).

Recordemos de la sección 2.1 que, cuando  $\Gamma H < 1$ , la especie correspondiente a ésta  $\Gamma$  en dicho hábitat  $H$ , no podrá sobrevivir. De esta condición construimos la Tabla 2.1.

	$H_1$	$H_2$
$\Gamma_1$	4.0	0.4
$\Gamma_2$	20.0	2.0

Cuadro 2.1: Condición de persistencia ( $\Gamma H$ ) para dos especies en dos hábitats.

Como  $\Gamma_1 H_2 = 0.4 < 1$ , la especie fuerte ( $S_1$ ) NO puede sobrevivir en el hábitat pobre ( $H_2$ ), pero sí en el hábitat rico ( $H_1$ ), con una  $\chi_{11}$  calculada de la ecuación (2.2):

$$\Gamma_1 H_1 \chi_{11} + \log(1 - \chi_{11}) = 0$$

Entonces:

$$\chi_{11} = 0.9803$$

Por otro lado, para la competencia directa entre la especie fuerte ( $S_1$ ) y la especie débil ( $S_2$ ) tenemos:

$$-\frac{\chi_{11}}{(1 - \chi_{11}) \log(1 - \chi_{11})} = 12.7 > \frac{\Gamma_2}{\Gamma_1} = 5$$

Por lo tanto la especie débil ( $S_2$ ) NO puede competir existosamente en el hábitat rico ( $H_1$ ) (ver figura 2.4), aunque en el hábitat pobre ( $H_2$ ) podrá establecerse con seguridad, con una  $\chi_{22}$  calculada de la ecuación (2.2):

$$\Gamma_1 H_1 \chi_{22} + \log(1 - \chi_{22}) = 0$$

Entonces:

$$\chi_{22} = 0.797$$

En términos ecológicos, podríamos decir que aunque los requerimientos de ambas especies son similares, la especie con mayor capacidad reproductiva

	$H_1$	$H_2$
$S_1$		
$S_2$		

Figura 2.4: Segregación de especies bajo las condiciones de adaptación y capacidad reproductiva del problema.

está mejor adaptada al hábitat más pobre, y la especie con mayor habilidad para establecerse en competencia en estado de semilla, está mejor adaptada para la vida en los lugares más ricos.

Las figuras 2.5 y 2.6, muestran una distribución arbitraria de las regiones para las diferentes  $\chi$  basada en su porcentaje y distribuida en mil cuadros, en secciones posteriores se tomará de la misma manera para este tipo de figuras.

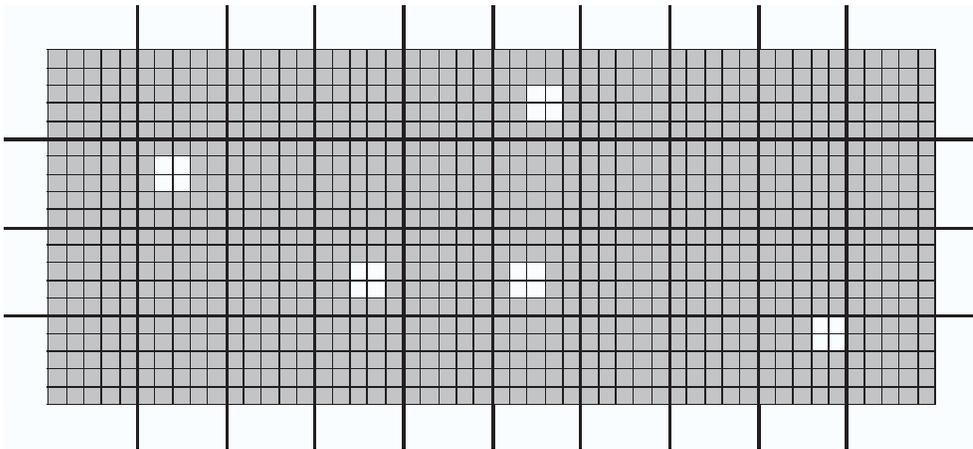


Figura 2.5: Hábitat rico ( $H_1$ ),  $\chi_{11} = 0.98$ , 98.03% (Región Gris);  $1 - \chi_{11} = 0.02$ , 1.97% (Región Blanca). La distribución dibujada es esquemática: no se calculó la distribución espacial, sólo la magnitud total.

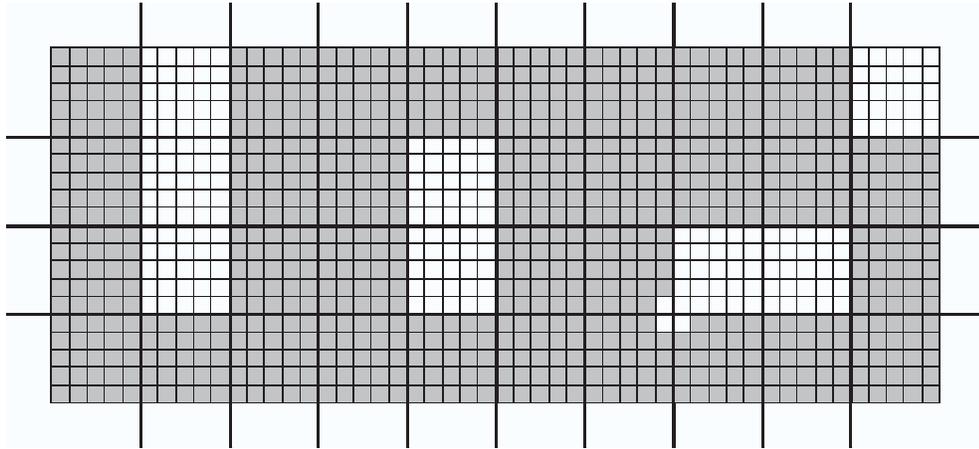


Figura 2.6: Hábitat pobre ( $H_2$ ),  $\chi_{22} = 0.797$ , 79.70 % (Región Gris);  $1 - \chi_{22} = 0.203$ , 20.30 % (Región Blanca).

# Capítulo 3

## Generalización de Resultados

Los resultados anteriores se pueden ampliar al caso general de  $n$  especies relacionadas entre sí, compitiendo en  $m$  hábitats o, equivalentemente considerando a un hábitat con  $m$  sectores; con  $n$  y  $m$  arbitrarios.

Supondremos que:

- Las especies se pueden clasificar con respecto a su capacidad competitiva.
- Los hábitats se pueden ordenar de acuerdo con su riqueza, es decir, con la capacidad que tiene cada hábitat o sector para mantener a la especie.

La condición de persistencia de una especie en un hábitat particular estará dada por  $\Gamma H > 1^1$ , mostrada en la sección 2.1. En caso de la sobrevivencia de dos o más especies en un solo hábitat o sección, aplicaremos la relación de competencia entre especies  $-\frac{\chi_i}{(1-\chi_i)\log(1-\chi_i)} > \frac{\Gamma_j}{\Gamma_i}$ , donde  $\Gamma_i$  se refiere a la especie fuerte (por ejemplo, la mejor adaptada al hábitat bajo consideración) y  $\Gamma_j$  a la débil. Por lo tanto, si esta condición se cumple, la especie correspondiente a  $\Gamma_j$  NO podrá competir contra la especie correspondiente a  $\Gamma_i$ <sup>2</sup> (ver sección 2.2).

---

<sup>1</sup>A la que llamaremos primera condición

<sup>2</sup>Segunda condición

### 3.1. Segregación y Coexistencia

Considérese como ejemplo el caso de tres hábitats, con coeficientes (escogidos por prueba y error),

$$\begin{aligned} H_1 &= 0.01 && \text{hábitat rico} \\ H_2 &= 0.0032 && \text{hábitat medio} \\ H_3 &= 0.001 && \text{hábitat pobre} \end{aligned}$$

compartidos por dos especies  $S_1$  y  $S_2$ , con:

$$\begin{aligned} \Gamma_1 &= 400 && \text{especie fuerte} \\ \Gamma_2 &= 2000 && \text{especie débil} \end{aligned}$$

respectivamente.

Con la primera condición construimos la Tabla 3.1.

	$H_1$	$H_2$	$H_3$
$\Gamma_1$	4.0	1.2649	0.4
$\Gamma_2$	20.0	6.3246	2.0

Cuadro 3.1: Condición de persistencia para dos especies en tres hábitats.

Como  $\Gamma_1 H_3 = 0.4 < 1$  la especie fuerte ( $S_1$ ) NO puede sobrevivir en el hábitat pobre ( $H_3$ ), pero sí en los demás, con una población  $\chi_{11}$  en el hábitat rico ( $H_1$ ), y  $\chi_{12}$  en el hábitat medio ( $H_2$ ), calculadas de la ecuación (2.2).

$$\Gamma_1 H_1 \chi_{11} + \log(1 - \chi_{11}) = 0 \quad \rightsquigarrow \quad \chi_{11} = 0.9802$$

$$\Gamma_1 H_2 \chi_{12} + \log(1 - \chi_{12}) = 0 \quad \mapsto \quad \chi_{12} = 0.3873$$

Para la competencia directa entre la especie fuerte ( $S_1$ ) y la especie débil ( $S_2$ ) en el hábitat rico ( $H_1$ ) tenemos:

$$-\frac{\chi_{11}}{(1 - \chi_{11}) \log(1 - \chi_{11})} = 12.6088 > \frac{\Gamma_2}{\Gamma_1} = 5$$

De la misma manera, para el hábitat medio ( $H_2$ ):

$$-\frac{\chi_{12}}{(1 - \chi_{12}) \log(1 - \chi_{12})} = 1.2904 < \frac{\Gamma_2}{\Gamma_1} = 5$$

De la primera ecuación y con la segunda condición, concluimos que la especie débil ( $S_2$ ) NO sobrevive en competencia directa en el hábitat rico ( $H_1$ ), pero si lo hará en el hábitat medio ( $H_2$ ), (ver figura 3.1), con una población  $\chi_{22}$ , que será calculada de la ecuación (2.4)

$$\chi_{22} = (1 - \chi_{12})(1 - e^{\Gamma_2 H_2 \chi_{22}}) \quad \mapsto \quad \chi_{22} = 0.5988$$

Por último, para calcular  $\chi_{23}$ , que corresponde a la población de la especie débil ( $S_2$ ) en el hábitat pobre ( $H_3$ ), al no tener competencia con otra especie utilizamos la ecuación (2.2):

$$\Gamma_2 H_3 \chi_{23} + \log(1 - \chi_{23}) = 0 \quad \mapsto \quad \chi_{23} = 0.7968$$

$H_1$	$H_2$	$H_3$
$S_1$	$S_1$ $S_2$	$S_2$

Figura 3.1: La especie débil ( $S_2$ ) no puede sobrevivir en el hábitat rico ( $H_1$ ).

En resumen:

- En el hábitat rico ( $H_1$ ).  
La especie fuerte ( $S_1$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{11} = 0.9802$  y la especie débil ( $S_2$ ) no sobrevive a causa de la competencia con la especie fuerte ( $S_1$ ), observándose un caso de segregación por parte de ésta (ver figura 3.2).

- En el hábitat medio ( $H_2$ ).  
La especie fuerte ( $S_1$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{12} = 0.3873$  y la especie débil ( $S_2$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{22} = 0.5988$ , observándose un caso de coexistencia por parte de las dos especies (ver figura 3.3).
- En el hábitat pobre ( $H_3$ ).  
La especie fuerte ( $S_1$ ) no sobrevive y la especie débil ( $S_2$ ) sobrevive con  $\chi_{23} = 0.7968$ , observándose un caso de adaptabilidad por parte de la especie débil ( $S_2$ ) (ver figura 3.4).

Dada la naturaleza de la densidad relativa de  $\chi$  (ver Sección 2.1) notamos que:  $\chi_{12} + \chi_{22} < 1$ .

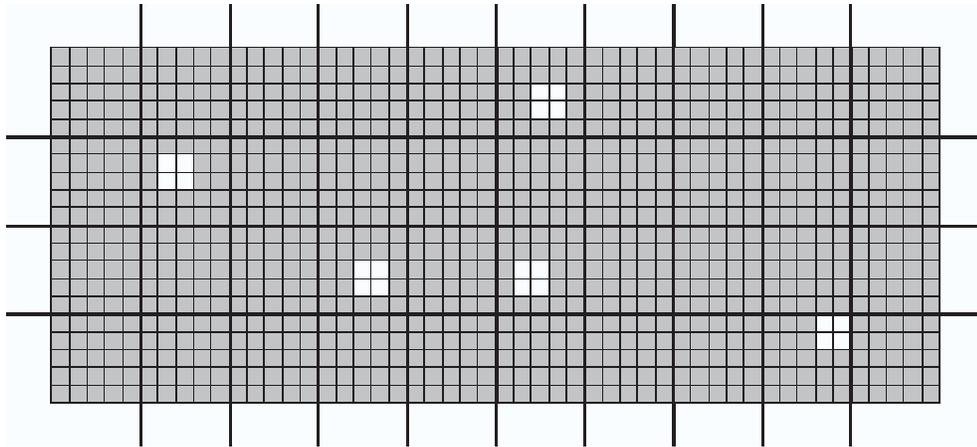


Figura 3.2: Hábitat rico ( $H_1$ ) (sólo una especie está presente),  $\chi_{11} = 0.98$ , 98.02% (Región Gris);  $1 - \chi_{11} = 0.02$ , 1.98% (Región Blanca).

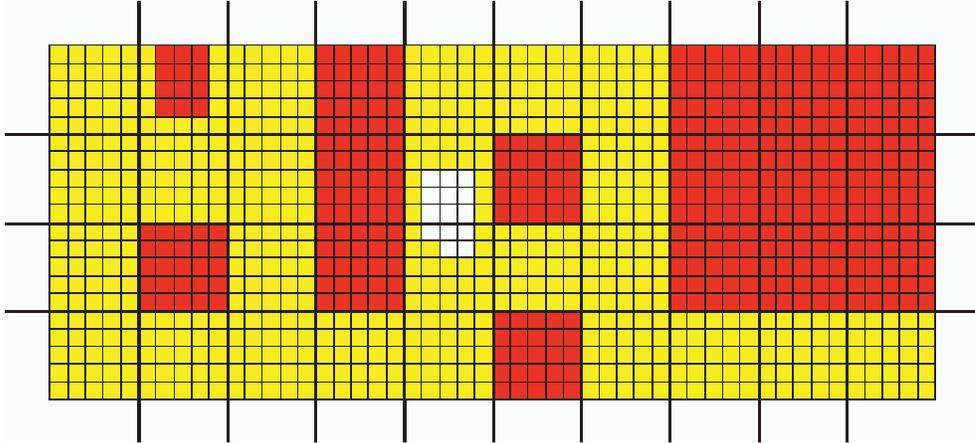


Figura 3.3: Hábitat medio ( $H_2$ ), con las dos especies,  $\chi_{12} = 0.387$ , 38.73 % (Región Roja);  $\chi_{22} = 0.599$ , 59.88 % (Región Amarilla);  $1 - \chi_{12} - \chi_{22} = 0.014$ , 1.39 % (Región Blanca).

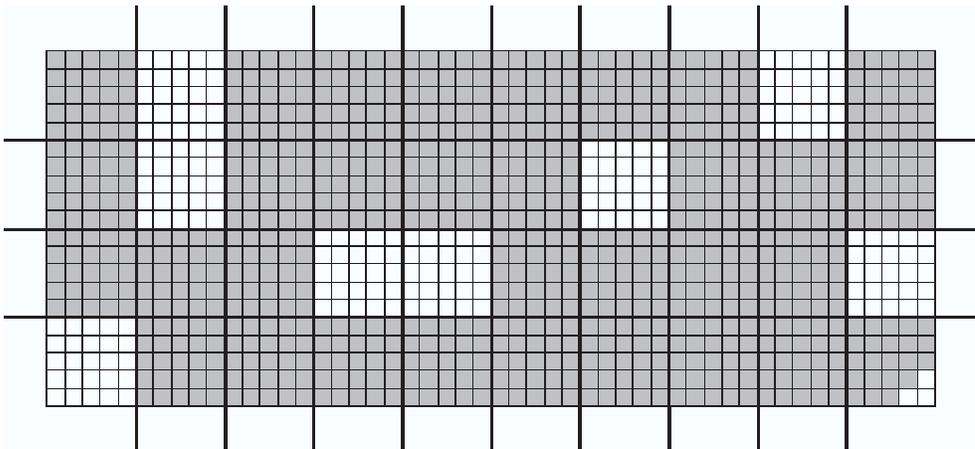


Figura 3.4: Hábitat pobre ( $H_3$ ),  $\chi_{23} = 0.797$ , 79.68 % (Región Gris);  $1 - \chi_{23} = 0.203$ , 20.32 % (Región Blanca).

### 3.2. Coexistencia de Tres Especies

Consideremos el caso de un hábitat, con coeficiente,

$$H = 0.01 \text{ hábitat}$$

compartido por tres especies  $S_1$ ,  $S_2$  y  $S_3$ , con:

$$\Gamma_1 = 140 \quad \text{especie fuerte}$$

$$\Gamma_2 = 400 \quad \text{especie media}$$

$$\Gamma_3 = 1140 \quad \text{especie débil}$$

respectivamente.

Con la primera condición construimos la Tabla 3.2.

	$H$
$\Gamma_1$	1.4
$\Gamma_2$	4.0
$\Gamma_3$	11.4

Cuadro 3.2: Condición de persistencia para tres especies en un hábitat

De la cual concluimos que las tres especies sobreviven en el hábitat  $H$ .

Para la competencia directa entre las especies:

Siendo la especie  $S_1$  más fuerte que las otras, se establece con una  $\chi_1$  dada por la ecuación (2.2)

$$\Gamma_1 H \chi_1 + \log(1 - \chi_1) = 0 \quad \mapsto \quad \chi_1 = 0.511011$$

Por otro lado, para la competencia directa entre la especie media ( $S_2$ ) y la especie fuerte ( $S_1$ ):

$$-\frac{\chi_1}{(1 - \chi_1) \log(1 - \chi_1)} = 1.46074 \not\geq 2.85714 = \frac{\Gamma_2}{\Gamma_1}$$

De aquí concluimos que la especie media ( $S_2$ ) sobrevive en competencia directa en el hábitat, con una  $\chi_2$  calculada de la ecuación (2.4):

$$\chi_2 = (1 - \chi_1)(1 - e^{\Gamma_2 H \chi_2}) \quad \mapsto \quad \chi_2 = 0.382549$$

Para la competencia directa entre la especie débil ( $S_3$ ) y la especie fuerte ( $S_1$ ):

$$-\frac{\chi_1}{(1 - \chi_1) \log(1 - \chi_1)} = 1.46074 \not\geq 8.14286 = \frac{\Gamma_3}{\Gamma_1}$$

y por último, para la competencia entre la especie débil ( $S_3$ ) y la especie media ( $S_2$ ):

$$-\frac{\chi_2}{(1 - \chi_2) \log(1 - \chi_2)} = 1.28611 \not\geq 2.85 = \frac{\Gamma_3}{\Gamma_2}$$

Por lo tanto, la especie débil ( $S_3$ ) compite directamente en el hábitat con las otras especies, con una  $\chi_3$  calculada de la ecuación (2.4), pero escrita en la forma:

$$\chi_3 = (1 - \chi_1 - \chi_2) \left(1 - e^{-\Gamma_3 H \chi_3}\right) \quad \mapsto \quad \chi_3 = 0.035106$$

En resumen:

Una vez cumplidas, tanto las condiciones de persistencia de las tres especies en el hábitat, como las de competencia entre ellas, concluimos que las tres especies sobreviven con una densidad poblacional de  $\chi_1 = 0.5110$  para la especie fuerte  $S_1$ ,  $\chi_2 = 0.3825$  para la especie media  $S_2$  y  $\chi_3 = 0.0351$  para la especie débil  $S_3$ ; observándose un caso de coexistencia de tres especies en un hábitat (ver figura 3.5).

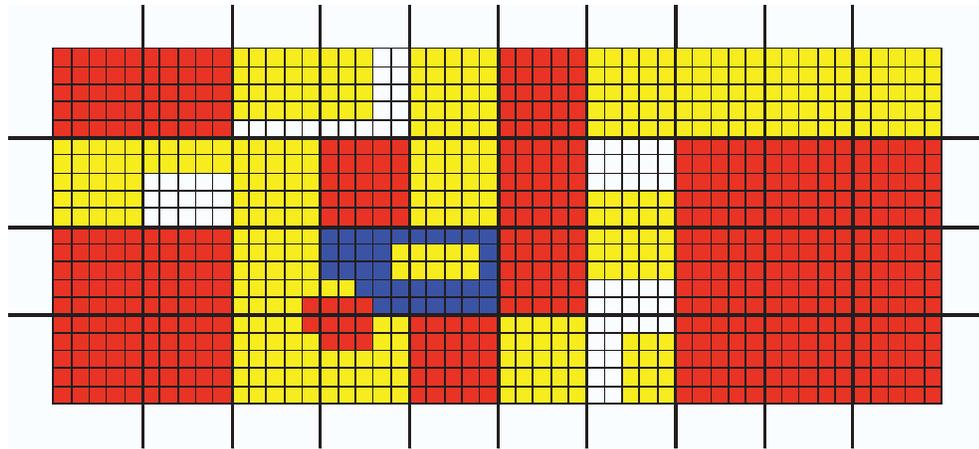


Figura 3.5: Hábitat ( $H$ ) con las tres especies;  $\chi_1 = 0.511$ , 51.10% (Región Roja);  $\chi_2 = 0.383$ , 38.26% (Región Amarilla);  $\chi_3 = 0.035$ , 3.51% (Región Azul);  $1 - \chi_1 - \chi_2 - \chi_3 = 0.071$ , 7.13% (Región Blanca, que corresponde a la fracción no ocupada del hábitat).

### 3.3. Adaptabilidad y Coexistencia

Como una ilustración, consideraremos el caso en el que una especie se adapta a las condiciones del hábitat y a su vez se establece con otras dos especies que no pueden coexistir.

Tomemos dos hábitats, con coeficientes:

$$\begin{aligned} H_1 &= 0.01 \text{ hábitat rico} \\ H_2 &= 0.001 \text{ hábitat pobre} \end{aligned}$$

compartidos por tres especies  $S_1$ ,  $S_2$  y  $S_3$ , con:

$$\begin{aligned} \Gamma_1 &= 200 \text{ especie fuerte} \\ \Gamma_2 &= 1200 \text{ especie media} \\ \Gamma_3 &= 2000 \text{ especie débil} \end{aligned}$$

respectivamente.

Con la primera condición construimos la Tabla 3.3.

Como  $\Gamma_1 H_2 = 0.2 < 1$ , la especie fuerte ( $S_1$ ) NO puede sobrevivir en el hábitat pobre ( $H_2$ ).

Para la competencia directa entre las especies:

En el hábitat rico ( $H_1$ ), siendo la especie  $S_1$  más fuerte que las otras especies, se establece con una  $\chi_{11}$  dada por la ecuación (2.2),

$$\Gamma_1 H_1 \chi_{11} + \log(1 - \chi_{11}) = 0 \quad \rightsquigarrow \quad \chi_{11} = 0.7968$$

Por otro lado, para la competencia directa entre la especie media ( $S_2$ ) y la especie fuerte ( $S_1$ ),

$$-\frac{\chi_{11}}{(1 - \chi_{11}) \log(1 - \chi_{11})} = 2.4607 \neq 6.0 = \frac{\Gamma_2}{\Gamma_1}$$

	$H_1$	$H_2$
$\Gamma_1$	2.0	0.2
$\Gamma_2$	12.0	1.2
$\Gamma_3$	20.0	2.0

Cuadro 3.3: Condición de persistencia para tres especies en dos hábitats

De aquí, la especie media ( $S_2$ ) sobrevive en competencia directa en el hábitat rico ( $H_1$ ), con una  $\chi_{21}$  calculada de la ecuación (2.4):

$$\chi_{21} = (1 - \chi_{11})(1 - e^{\Gamma_2 H_1 \chi_{21}}) \quad \rightsquigarrow \quad \chi_{21} = 0.1796$$

Para la competencia directa entre la especie débil ( $S_3$ ) y la especie fuerte ( $S_1$ ),

$$-\frac{\chi_{11}}{(1 - \chi_{11}) \log(1 - \chi_{11})} = 2.4607 \not> 10.0 = \frac{\Gamma_3}{\Gamma_1}$$

y para la competencia entre la especie débil ( $S_3$ ) y la especie media ( $S_2$ ),

$$-\frac{\chi_{21}}{(1 - \chi_{21}) \log(1 - \chi_{21})} = 4.9047 > 1.6667 = \frac{\Gamma_3}{\Gamma_2}$$

Por lo tanto, la especie pobre ( $S_3$ ) NO sobrevive en competencia directa con la especie fuerte ( $S_1$ ) en el hábitat rico ( $H_1$ ), (ver figura 3.6).

Para el hábitat pobre ( $H_2$ ), la especie fuerte ( $S_1$ ) no sobrevive como vimos anteriormente; siendo la especie media ( $S_2$ ) dominante en este hábitat, calculamos  $\chi_{22}$  de la ecuación (2.2),

$$\Gamma_2 H_2 \chi_{22} + \log(1 - \chi_{22}) = 0 \quad \rightsquigarrow \quad \chi_{22} = 0.3136$$

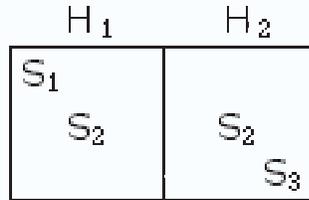


Figura 3.6: La especie débil ( $S_3$ ) no puede sobrevivir en el hábitat rico ( $H_1$ ).

para la competencia directa ente la especie débil ( $S_3$ ) y la especie media ( $S_2$ ) en el hábitat pobre ( $H_2$ ):

$$-\frac{\chi_{22}}{(1 - \chi_{22}) \log(1 - \chi_{22})} = 1.2142 \not\geq 1.6667 = \frac{\Gamma_3}{\Gamma_2}$$

Concluimos que la especie débil ( $S_3$ ) sobrevive en competencia directa en el hábitat pobre ( $H_2$ ), con una  $\chi_{32}$  calculada de la ecuación (2.4),

$$\chi_{32} = (1 - \chi_{22})(1 - e^{\Gamma_3 H_2 \chi_{32}}) \quad \mapsto \quad \chi_{32} = 0.3353$$

En resumen:

En el hábitat rico ( $H_1$ ).

- La especie fuerte ( $S_1$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{11} = 0.7968$ .
- La especie media ( $S_2$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{21} = 0.1796$ .
- La especie débil ( $S_3$ ) no sobrevive a causa de la competencia con la especie fuerte ( $S_1$ ), observándose un caso de segregación por parte de esta.

(ver figura 3.7).

En el hábitat pobre ( $H_3$ ).

- La especie fuerte ( $S_1$ ) no sobrevive.
- La especie media ( $S_2$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{22} = 0.3136$ .
- La especie débil ( $S_3$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{32} = 0.3353$ .

(ver figura 3.8).

Observándose una mejor adaptabilidad de la especie media  $S_2$  a cualquier tipo de hábitat.

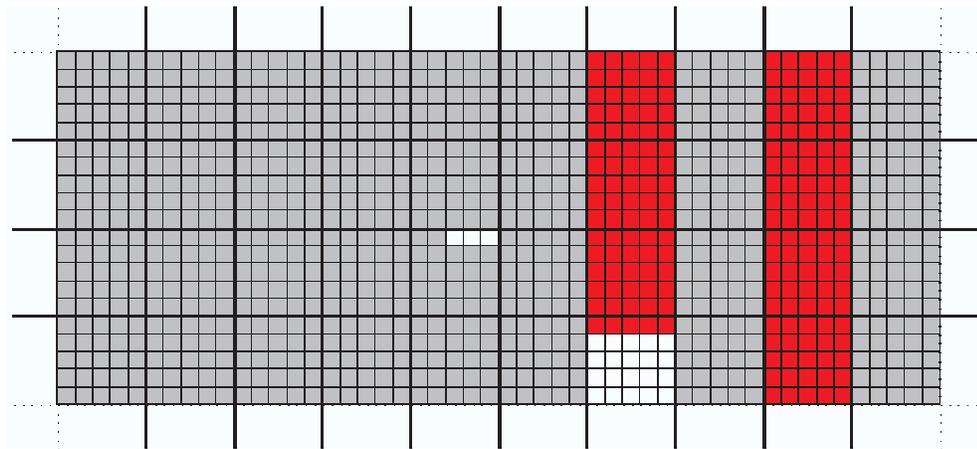


Figura 3.7: Hábitat rico ( $H_1$ );  $\chi_{11} = 0.797$ , 79.68 % (Región Gris);  $\chi_{21} = 0.18$ , 17.96 % (Región Negra);  $1 - \chi_{11} - \chi_{21} = 0.023$ , 2.36 % (Región Blanca).

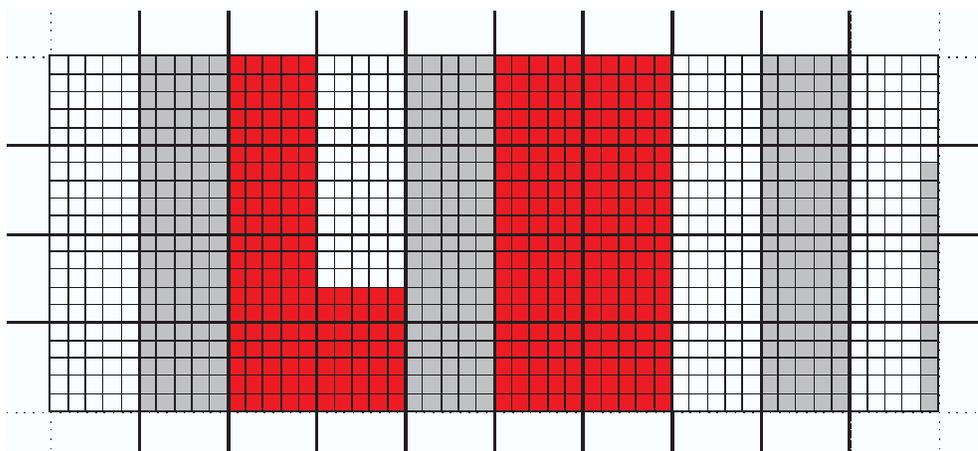


Figura 3.8: Hábitat pobre ( $H_2$ );  $\chi_{22} = 0.314$ , 31.36 % (Región Gris);  $\chi_{32} = 0.335$ , 33.53 % (Región Negra);  $1 - \chi_{22} - \chi_{32} = 0.351$ , 35.11 % (Región Blanca).

### 3.4. Segregación de Especies

Consideremos el caso de tres hábitats, con coeficientes:

$$\begin{aligned} H_1 &= 0.01 && \text{hábitat rico} \\ H_2 &= 0.001 && \text{hábitat medio} \\ H_3 &= 0.0004 && \text{hábitat pobre} \end{aligned}$$

compartidos por tres especies  $S_1$ ,  $S_2$  y  $S_3$ , con:

$$\begin{aligned} \Gamma_1 &= 400 && \text{especie fuerte} \\ \Gamma_2 &= 2000 && \text{especie media} \\ \Gamma_3 &= 3600 && \text{especie débil} \end{aligned}$$

respectivamente.

Con la primera condición construimos la Tabla 3.4.

	$H_1$	$H_2$	$H_3$
$\Gamma_1$	4.00	0.40	0.16
$\Gamma_2$	20.00	2.00	0.80
$\Gamma_3$	36.0	3.60	1.44

Cuadro 3.4: Condición de persistencia para tres especies en tres hábitats

Como  $\Gamma_1 H_2 = 0.4 < 1$  y  $\Gamma_1 H_3 = 0.16 < 1$  la especie fuerte ( $S_1$ ) NO puede sobrevivir en el hábitat medio ( $H_2$ ), ni en el hábitat pobre ( $H_3$ ).

También, como  $\Gamma_2 H_3 = 0.8 < 1$  la especie media ( $S_2$ ) NO puede sobrevivir en el hábitat pobre ( $H_3$ ).

Para la competencia directa entre las especies:

En el hábitat pobre ( $H_3$ ), la especie débil ( $S_3$ ) sobrevive con una  $\chi_{33}$  calculada de la ecuación (2.2).

$$\Gamma_3 H_3 \chi_{33} + \log(1 - \chi_{33}) = 0 \quad \mapsto \quad \chi_{33} = 0.541453$$

En el hábitat medio ( $H_2$ ), la especie media ( $S_2$ ) y la especie débil ( $S_3$ ) compiten, siendo la especie media ( $S_2$ ) más fuerte que la especie débil ( $S_3$ ), calculamos  $\chi_{22}$  de la ecuación (2.2).

$$\Gamma_2 H_2 \chi_{22} + \log(1 - \chi_{22}) = 0 \quad \mapsto \quad \chi_{22} = 0.796812$$

Por otro lado, para la competencia directa entre la especie media ( $S_2$ ) y la especie débil ( $S_3$ ):

$$-\frac{\chi_{22}}{(1 - \chi_{22}) \log(1 - \chi_{22})} = 2.46078 > \frac{\Gamma_3}{\Gamma_2} = 1.8$$

De aquí, la especie débil ( $S_3$ ) NO sobrevive en competencia directa en el hábitat medio ( $H_2$ ).

Por último, en el hábitat rico ( $H_1$ ) las tres especies sobreviven, de acuerdo a nuestra primera condición, siendo la especie  $S_1$  más fuerte que las otras dos, calculamos  $\chi_{11}$  de la ecuación (2.2).

$$\Gamma_1 H_1 \chi_{11} + \log(1 - \chi_{11}) = 0 \quad \mapsto \quad \chi_{11} = 0.980173$$

Por otro lado, para la competencia directa entre la especie media ( $S_2$ ) y la especie débil ( $S_3$ ) contra la especie fuerte ( $S_1$ ) tenemos:

$$-\frac{\chi_1}{(1 - \chi_1) \log(1 - \chi_1)} = 12.609 \begin{cases} > \frac{\Gamma_3}{\Gamma_1} = 9 \\ > \frac{\Gamma_2}{\Gamma_1} = 3 \end{cases}$$

De aquí, la especie media ( $S_2$ ) y la especie débil ( $S_3$ ) NO sobreviven en competencia directa con la especie fuerte ( $S_1$ ) en el hábitat rico ( $H_1$ ) (ver figura 3.9).

En resumen:

	$H_1$	$H_2$	$H_3$
$S_1$			
$S_2$			
$S_3$			

Figura 3.9: La especie media ( $S_2$ ) y la especie débil ( $S_3$ ) no pueden sobrevivir en el hábitat rico ( $H_1$ ).

- En el hábitat rico ( $H_1$ ). La especie fuerte ( $S_1$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{11} = 0.980173$ , la especie media ( $S_2$ ) y la especie débil ( $S_3$ ) no sobreviven (ver figura 3.10).
- En el hábitat medio ( $H_2$ ). La especie media ( $S_2$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{22} = 0.796812$ , la especie fuerte ( $S_1$ ) y la especie débil ( $S_3$ ) no sobreviven (ver figura 3.11).
- En el hábitat pobre ( $H_3$ ) La especie débil ( $S_3$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{33} = 0.541453$ , la especie fuerte ( $S_1$ ) y la especie media ( $S_2$ ) no sobreviven. (ver figura 3.12).

Observándose una segregación por parte de las tres especies.

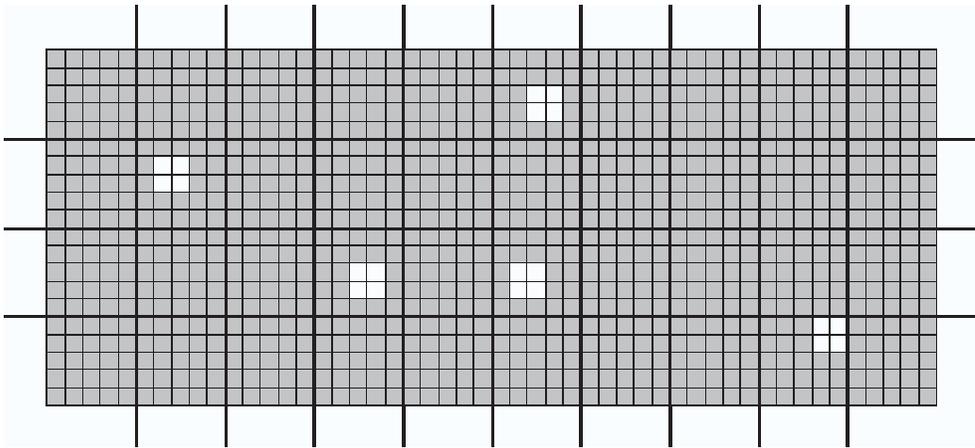


Figura 3.10: Hábitat rico ( $H_1$ );  $\chi_{11} = 0.98$ , 98.0173 % (Región Gris);  $1 - \chi_{11} = 0.02$ , 1.9827 % (Región Blanca).

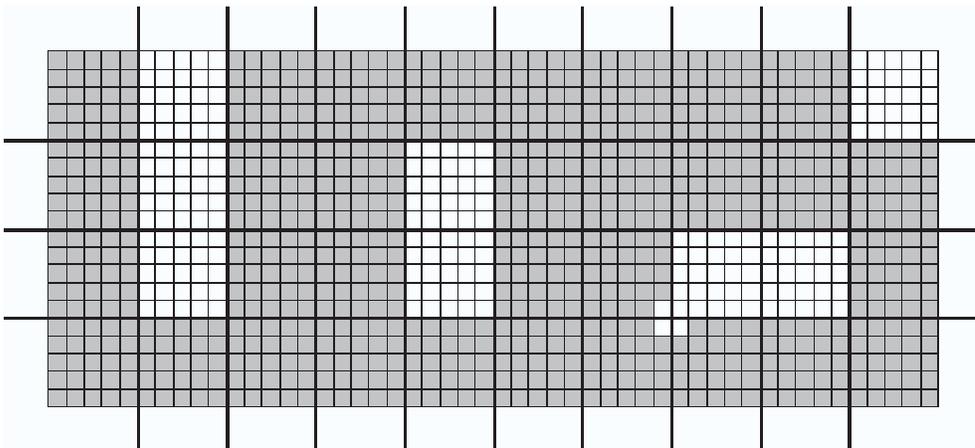


Figura 3.11: Hábitat medio ( $H_2$ );  $\chi_{22} = 0.797$ , 79.6812 % (Región Gris);  $1 - \chi_{22} = 0.203$ , 20.3188 % (Región Blanca).

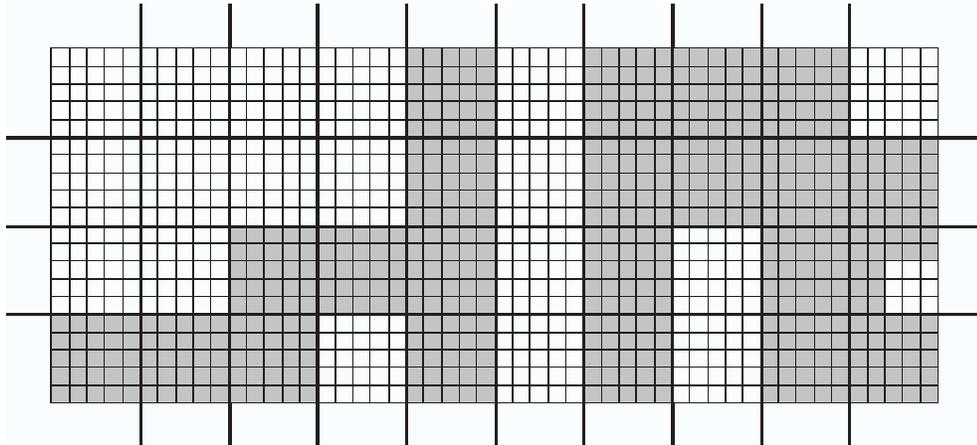


Figura 3.12: Hábitat pobre ( $H_3$ );  $\chi_{33} = 0.541$ , 54.1453 % (Región Gris);  $1 - \chi_{33} = 0.459$ , 45.8547 % (Región Blanca).

### 3.5. Cinco Especies en Cinco Hábitats Distintos

Consideremos el caso de cinco hábitats, con coeficientes:

$$\begin{aligned} H_1 &= 0.01 && \text{rico} \\ H_2 &= 0.0024 && \text{semirico} \\ H_3 &= 0.00083 && \text{medio} \\ H_4 &= 0.00049 && \text{semipobre} \\ H_5 &= 0.00035 && \text{pobre} \end{aligned}$$

los mismos para cinco especies  $S_1, S_2, S_3, S_4$  y  $S_5$  con:

$$\begin{aligned} \Gamma_1 &= 400 && \text{fuerte} \\ \Gamma_2 &= 1200 && \text{semifuerte} \\ \Gamma_3 &= 2000 && \text{media} \\ \Gamma_4 &= 2800 && \text{semidébil} \\ \Gamma_5 &= 3600 && \text{débil} \end{aligned}$$

respectivamente.

Con la primera condición construimos la Tabla 3.5.

Hábitat pobre ( $H_5$ ).

Solo la especie débil ( $S_5$ ) sobrevive, calculamos  $\chi_{55}$  de (2.2) con  $\Gamma_5 H_5 = 1.26$ ,

$$\chi_{55} = 0.382148$$

Hábitat semipobre ( $H_4$ ).

La especie pobre ( $S_5$ ) y la especie semipobre ( $S_4$ ) sobreviven como la especie  $S_4$  es mas fuerte que la especie  $S_5$  calculamos  $\chi_{44}$  de (2.2) con  $\Gamma_4 H_4 = 1.372$ ,

$$\chi_{44} = 0.488181$$

con  $\chi_{44}$  calculamos,

$$-\frac{\chi_{44}}{(1 - \chi_{44}) \log(1 - \chi_{44})} = 1.42406 > 1.28571 = \frac{\Gamma_5}{\Gamma_4}$$

	$H_1$	$H_2$	$H_3$	$H_4$	$H_5$
$\Gamma_1$	4.0	0.96	0.332	0.196	0.14
$\Gamma_2$	12.0	2.88	0.996	0.588	0.42
$\Gamma_3$	20.0	4.8	1.66	0.98	0.7
$\Gamma_4$	28.0	6.72	2.324	1.372	0.98
$\Gamma_5$	36.0	8.64	2.988	1.764	1.26

Cuadro 3.5: Condición de persistencia para cinco especies en cinco hábitats

Por lo que la especie que corresponde a  $\Gamma_5$  NO sobrevive.

Hábitat medio ( $H_3$ )

La especie pobre ( $S_5$ ), la especie semipobre ( $S_4$ ) y la especie media ( $S_3$ ) sobreviven como la especie  $S_3$  es mas fuerte que la especie  $S_5$  y la especie  $S_4$  calculamos  $\chi_{33}$  de (2.2) con  $\Gamma_3 H_3 = 1.66$ ,

$$\chi_{33} = 0.672559$$

con  $\chi_{33}$  calculamos,

$$-\frac{\chi_{33}}{(1 - \chi_{33}) \log(1 - \chi_{33})} = 1.83975 \begin{cases} > 1.8 = \frac{\Gamma_5}{\Gamma_3} \\ > 1.4 = \frac{\Gamma_4}{\Gamma_3} \end{cases}$$

Por lo que las especies que corresponden a  $\Gamma_5$  y  $\Gamma_4$  NO sobreviven.

Hábitat semirico ( $H_2$ )

La especie pobre ( $S_5$ ), la especie semipobre ( $S_4$ ), la especie media ( $S_3$ ) y la especie semirica ( $S_2$ ) sobreviven como la especie  $S_2$  es mas fuerte que la especie  $S_5$ , la especie  $S_4$  y la especie  $S_3$  calculamos  $\chi_{22}$  de (2.2) con  $\Gamma_2 H_2 = 2.88$ ,

$$\chi_{22} = 0.931653$$

con  $\chi_{22}$  calculamos,

$$-\frac{\chi_{22}}{(1 - \chi_{22}) \log(1 - \chi_{22})} = 5.0803 \begin{cases} > 3.0 = \frac{\Gamma_5}{\Gamma_2} \\ > 2.333333 = \frac{\Gamma_4}{\Gamma_2} \\ > 1.666667 = \frac{\Gamma_3}{\Gamma_2} \end{cases}$$

Por lo que las especies que corresponden a  $\Gamma_5$ ,  $\Gamma_4$  y  $\Gamma_3$  NO sobreviven.

Hábitat rico ( $H_1$ )

Todos las especies sobreviven como la especie  $S_1$  es mas fuerte que las demás calculamos  $\chi_{11}$  de (2.2) con  $\Gamma_1 H_1 = 4.0$ ,

$$\chi_{11} = 0.980173$$

con  $\chi_{11}$  calculamos,

$$-\frac{\chi_{11}}{(1 - \chi_{11}) \log(1 - \chi_{11})} = 12.6088 \left\{ \begin{array}{l} > 9.0 = \frac{\Gamma_5}{\Gamma_1} \\ > 7.0 = \frac{\Gamma_4}{\Gamma_1} \\ > 5.0 = \frac{\Gamma_3}{\Gamma_1} \\ > 3.0 = \frac{\Gamma_2}{\Gamma_1} \end{array} \right.$$

Por lo que las especies que corresponden a  $\Gamma_5$ ,  $\Gamma_4$ ,  $\Gamma_3$  y  $\Gamma_2$  NO sobreviven (ver figura 3.13).

$H_1$	$H_2$	$H_3$	$H_4$	$H_5$
$S_1$	$S_2$	$S_3$	$S_4$	$S_5$

Figura 3.13: Cada especie sobrevive en un hábitat diferente (no hay una coexistencia).

En resumen:

- En el hábitat rico ( $H_1$ ), solo la especie fuerte ( $S_1$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{11} = 0.9802$  (ver figura 3.14).
- En el hábitat semirico ( $H_2$ ), solo la especie semifuerte ( $S_2$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{22} = 0.9316$  (ver figura 3.15).
- En el hábitat medio ( $H_3$ ), solo la especie media ( $S_3$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{33} = 0.6725$  (ver figura 3.16).
- En el hábitat semipobre ( $H_4$ ), solo la especie semidébil ( $S_4$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{44} = 0.4882$  (ver figura 3.17).
- En el hábitat pobre ( $H_5$ ), solo la especie débil ( $S_5$ ) sobrevive con una densidad poblacional  $\chi_{55} = 0.3821$  (ver figura 3.18).

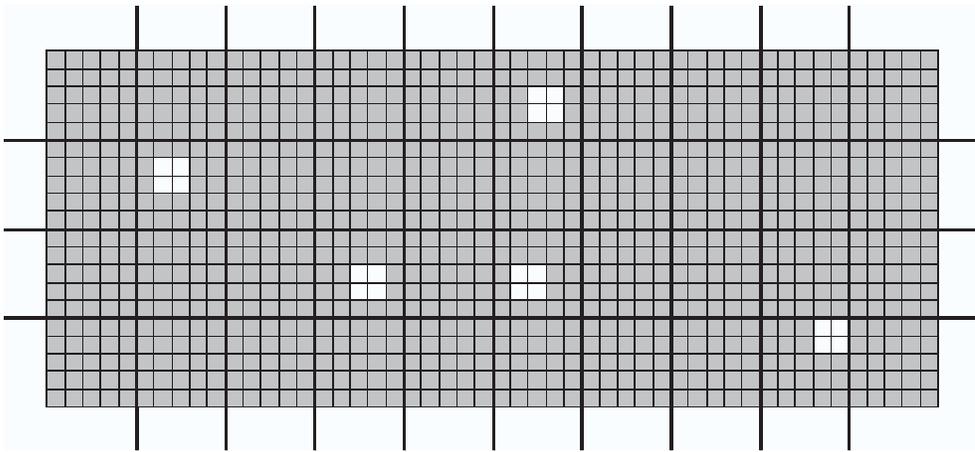


Figura 3.14: Hábitat rico ( $H_1$ ),  $\chi_{11} = 0.980$ , 98.0173% (Región Gris);  $1 - \chi_{11} = 0.020$ , 1.9827% (Región Blanca).

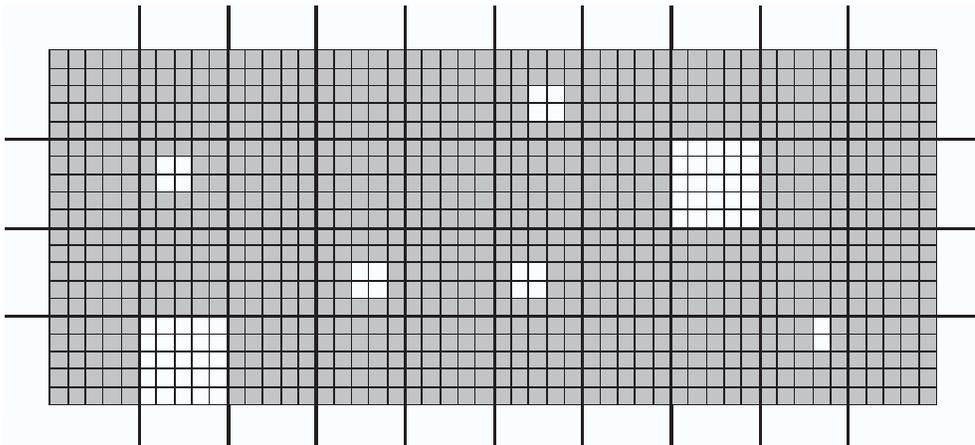


Figura 3.15: Hábitat semirico ( $H_2$ ),  $\chi_{22} = 0.932$ , 93.1653% (Región Gris);  $1 - \chi_{22} = 0.068$ , 6.8347% (Región Blanca).

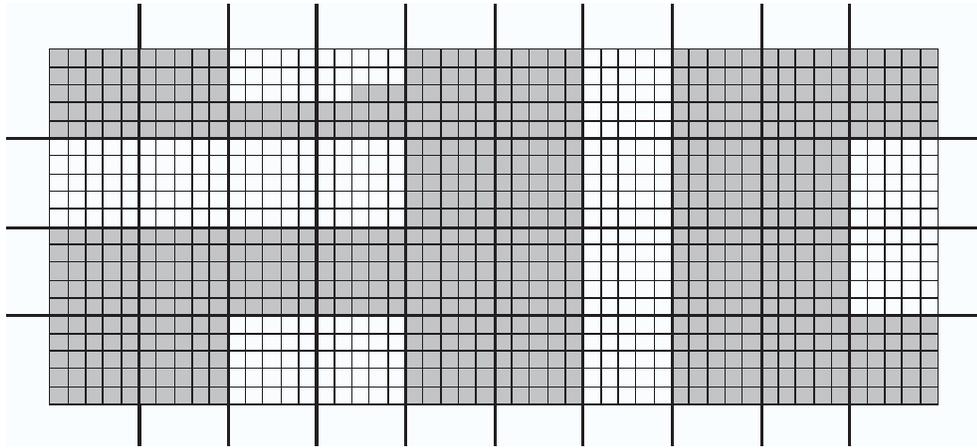


Figura 3.16: Hábitat medio ( $H_3$ ),  $\chi_{33} = 0.673$ , 67.2559 % (Región Gris);  
 $1 - \chi_{33} = 0.327$ , 32.7441 % (Región Blanca).

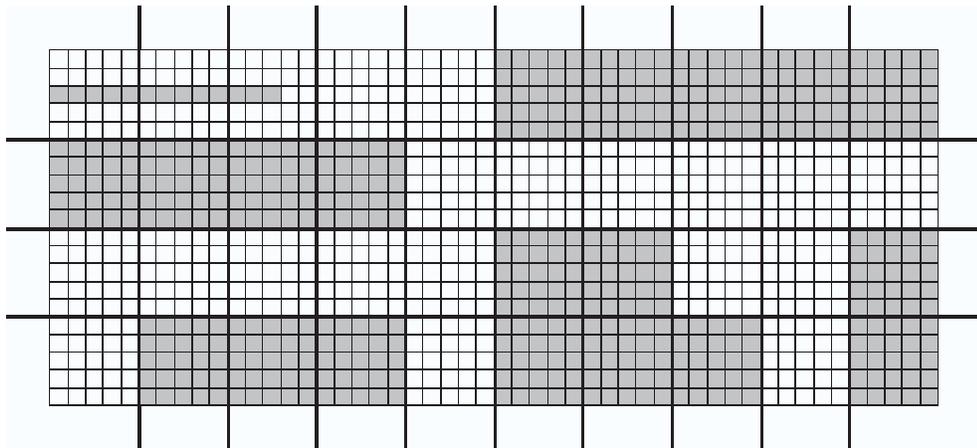


Figura 3.17: Hábitat semipobre ( $H_4$ ),  $\chi_{44} = 0.488$ , 48.8181 % (Región Gris);  
 $1 - \chi_{44} = 0.512$ , 51.1819 % (Región Blanca).

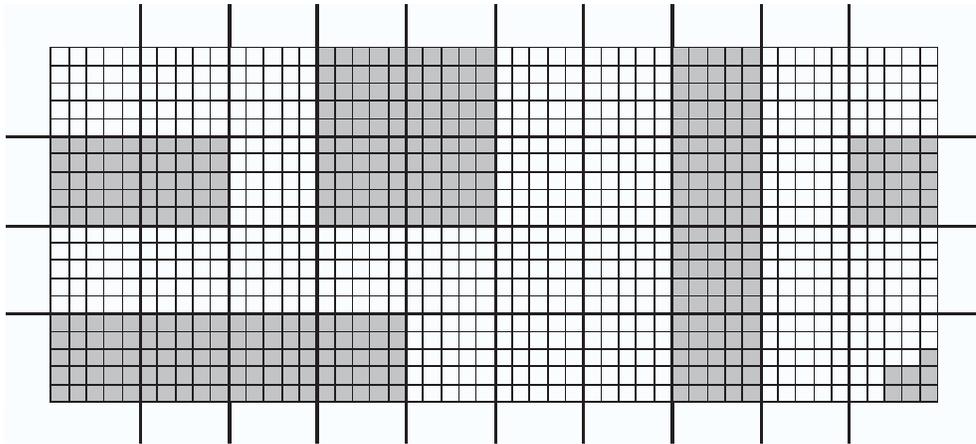


Figura 3.18: Hábitat pobre ( $H_5$ ),  $\chi_{55} = 0.382$ , 38.2148 % (Región Gris);  $1 - \chi_{55} = 0.618$ , 61.7852 % (Región Blanca).

Observamos que ninguna especie coexiste con otra y que cada una se adueña de un hábitat diferente.

Siguiendo el mismo procedimiento se puede analizar el problema de coexistencia o segregación de cualquier número de especies cercanas entre sí, en un número arbitrario de hábitats.



# Capítulo 4

## Extensión de Resultados

### 4.1. Superioridad Parcial de Una Especie Sobre Otra

Supongamos ahora que no tenemos una superioridad absoluta de una especie sobre la otra. Tomemos  $p$  (menor que uno) como la probabilidad de que una semilla de una especie en competencia, sobreviva en una celda; la probabilidad de sobrevivencia de la otra especie será  $q = 1 - p$ .

Consideremos el caso de dos especies en un hábitat homogéneo. La probabilidad de que las dos especies coincidan en una celda será  $\chi_1\chi_2$ , donde  $\chi_1$  y  $\chi_2$  son las fracciones de ocupación de la especie fuerte y débil respectivamente.

Entonces cada vez que las dos especies coincidan hay una probabilidad  $q$  de que la especie débil gane. Por lo que la fracción de ocupación para la especie más fuerte se convierte en:

$$\chi'_1 = \chi_1 - q\chi_1\chi_2 \quad (4.1)$$

por lo tanto,  $\chi'_1$  será ahora  $\chi_1$  menos cierta fracción, que corresponde al éxito de la especie débil y  $\chi'_2$  será  $\chi_2$  más dicha fracción, es decir:

$$\chi'_2 = \chi_2 + q\chi_1\chi_2 \quad (4.2)$$

Nótese que  $\chi_1 + \chi_2$  es igual a  $\chi'_1 + \chi'_2$  y deben ser menor que uno.

Según se demuestra en el Apéndice B, la condición de persistencia para las especies más debiles,

$$\frac{\Gamma'}{\Gamma} > -\frac{\chi(q)}{[1 - \chi(q)] \ln[1 - \chi(q)]}$$

toma la forma para el primer orden en  $q$ ,

$$\frac{\Gamma'}{\Gamma} > -\frac{\chi}{(1 - \chi) \ln(1 - \chi)} + \frac{q\chi\chi'[\chi + \ln(1 - \chi)]}{[(1 - \chi) \ln(1 - \chi)]^2} \quad (4.3)$$

Como ejemplo consideremos el ejercicio para dos especies en tres hábitat, tomando sólo el hábitat donde ambas especies sobreviven ( $H_2$  hábitat medio):

$$H = 0.0032$$

Con:

$$\Gamma_1 = 400 \quad (\text{especie fuerte})$$

$$\Gamma_2 = 2000 \quad (\text{especie débil})$$

Cuando  $\Gamma H$  sea menor que uno, la especie correspondiente a dicha  $\Gamma$  no podrá sobrevivir en el hábitat  $H$ .

Con esta condición construimos la Tabla 4.1.

Por lo tanto las dos especies sobreviven en el hábitat. Calculamos  $\chi_1$  de la ecuación (2.2).

$$\Gamma_1 H \chi_1 + \log(1 - \chi_1) = 0 \quad \mapsto \quad \chi_1 = 0.3873$$

	$H$
$\Gamma_1$	1.2649
$\Gamma_2$	6.3246

Cuadro 4.1: Condición de persistencia para dos especies en un hábitat con superioridad parcial

Cuando  $-\frac{\chi}{(1-\chi)\log(1-\chi)} > \frac{\Gamma'}{\Gamma}$  la especie  $S'$  no podrá sobrevivir en un hábitat  $H$  dado.

$$-\frac{\chi_1}{(1-\chi_1)\log(1-\chi_1)} = 1.2904 \not> \frac{\Gamma_2}{\Gamma_1} = 5$$

$S_2$  sobrevive en el hábitat; por lo que  $\chi_2$  será calculada de la ecuación (2.4)

$$\chi_2 = (1-\chi_1)(1-e^{\Gamma_2 H \chi_2}) \quad \mapsto \quad \chi_2 = 0.5988$$

Sea ahora que  $p$  toma el valor  $8/9$ , entonces  $q$  valdrá  $1/9$ .

Con ayuda de las ecuaciones (4.1) y (4.2), calculamos  $\chi'_1$  y  $\chi'_2$ :

$$\begin{aligned} \chi'_{1_{p=8/9}} &= 0.3615 \\ \chi'_{2_{q=1/9}} &= 0.6245 \end{aligned}$$

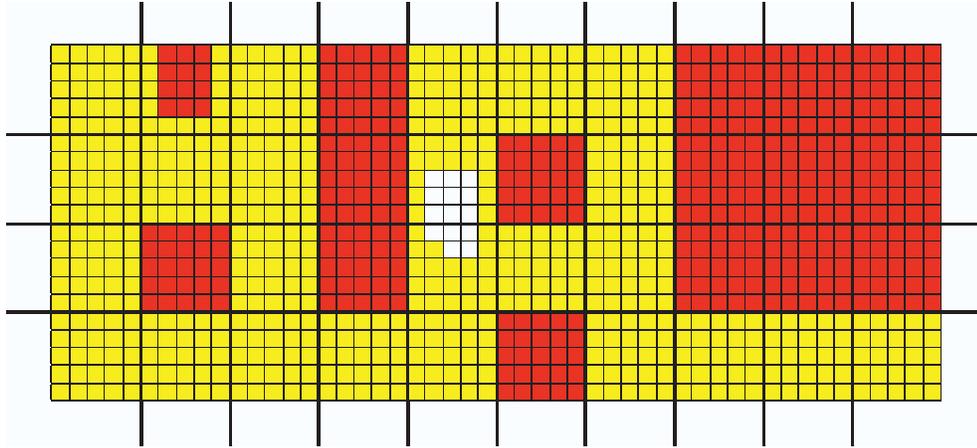


Figura 4.1: Superioridad absoluta,  $\chi_1 = 0.387$ , 38.73 % (Región Roja);  $\chi_2 = 0.599$ , 0.059.88 % (Región Amarilla);  $1 - \chi_1 - \chi_2 = 0.014$ , 1.39 % (Región Blanca).

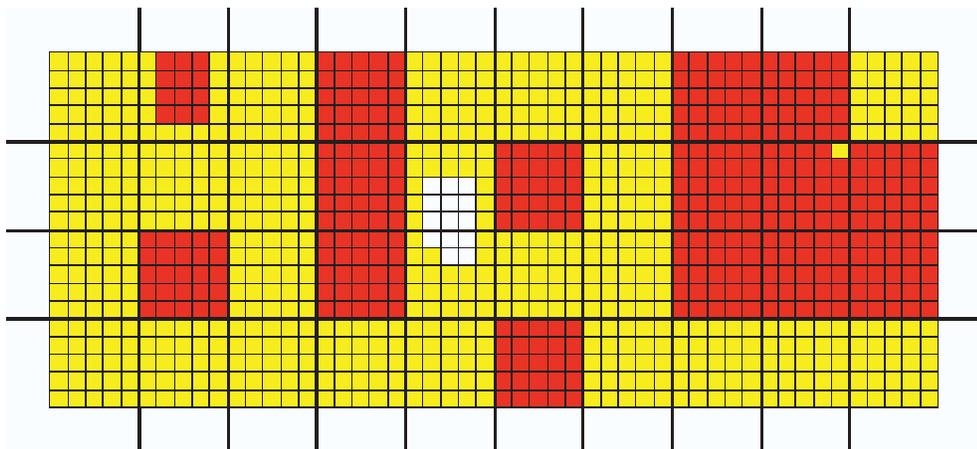


Figura 4.2: Superioridad no absoluta,  $\chi'_{1_{p=8/9}} = 0.361$ , 36.15 % (Región Roja);  $\chi'_{2_{p=1/9}} = 0.625$ , 62.45 % (Región Amarilla);  $1 - \chi'_{1_{p=8/9}} - \chi'_{2_{p=1/9}} = 0.014$ , 1.4 % (Región Blanca). 26 cuadros pierde el rojo y los gana el amarillo.

# Capítulo 5

## Discusión

Las contribuciones de Skellam sobre dinámica de poblaciones en hábitats estructurados pueden compararse con el trabajo de investigaciones recientes sobre dichos temas. Con respecto a *coexistencia* y *competencia* de especies, tenemos modelos basados en biogeografía de islas [13], teoría de metapoblaciones [6],[7] y una elaboración del modelo depredador-presa con hábitats estructurados [14]-[16] (ver también [7] capítulo 7). Sus contribuciones son también relevantes para el concepto de nicho ecológico [10]-[12].

### 5.1. Teoría de la Biogeografía de Islas

Una de las mayores preocupaciones de la biología de conservación actual es la pérdida de los hábitats de las especies. Las estadísticas apuntan a este factor como el principal responsable del alto riesgo de extinción que sufren las especies catalogadas como amenazadas. Asociado a la destrucción de hábitats se encuentra la fragmentación de los mismos, proceso por el cual un hábitat continuo queda subdividido en dos o más porciones. La fragmentación del área de distribución de una especie en poblaciones más pequeñas, conlleva una reducción de la viabilidad de cada una de las mismas, debido a la pérdida de variación genética y a las fluctuaciones demográficas intrínsecas y ambientales.

Durante las últimas tres décadas, el problema de la fragmentación de hábitats en biología de la conservación se ha abordado desde diferentes perspectivas. Durante las décadas de los setenta y los ochenta del siglo pasado,

fue la teoría de la biogeografía de islas de McArthur y Wilson [13] la que tomó las riendas en este asunto. Esta teoría implica que las islas (sensu strictum, o hábitats insulares) de mayor tamaño y más cercanas a la fuente de especies ("el continente") tendrán un mayor número de especies que aquellas más pequeñas y más alejadas. La teoría también supone que las poblaciones serán de mayor tamaño en las islas de mayor área, y que por tanto su riesgo de extinción será más reducido. Por otro lado, las islas más cercanas al "continente" tendrán una mayor probabilidad de recibir emigrantes de aquellas especies que se hayan extinguido en ellas, y por tanto de ser recolonizadas.

El paralelismo entre islas propiamente dichas y áreas protegidas, llevó a pensar en la posibilidad de diseñar unas reglas sencillas para el diseño de reservas basadas en la teoría de McArthur y Wilson. Así, se evaluó en que medida factores como el tamaño, el grado de conexión, el número y la forma de las reservas son importantes para determinar la diversidad que puede incluir una red de espacios protegidos. Sin embargo, y dado que no se conseguía obtener un consenso, estas cuestiones empezaron a perder credibilidad y surgió la necesidad de enfrentarse al problema desde otra óptica [28]. Así, a partir de la década de los noventa, la fragmentación de hábitats se aborda desde una perspectiva de población, más que de comunidad, tomando como referencia la denominada teoría de metapoblaciones [7], por lo que nos enfocaremos exclusivamente a esta teoría.

## 5.2. Teoría de Metapoblaciones

La teoría de metapoblaciones fue introducida por Richard Levins [6], con el fin de compensar deficiencias en los modelos clásicos de dinámica de poblaciones, que ignoran el flujo de individuos entre poblaciones vecinas; introdujo así el concepto de metapoblación, que es un grupo de poblaciones locales conectadas entre sí por procesos de emigración e inmigración.

Los procesos involucrados en las metapoblaciones son las migraciones, las extinciones y las colonizaciones, facilitando mediante el estudio de estos procesos la valoración de la capacidad de supervivencia de las especies a lo largo del tiempo en la zona estudiada.

Los estudios de metapoblaciones involucran principalmente la estructura

del espacio en el que se desenvuelven las especies, así como parámetros obtenidos de la dinámica y genética de poblaciones, la estructura de la comunidad y las redes tróficas.

La definición básica de una metapoblación sería: una población que está dividida en subpoblaciones, entre las que los individuos pueden emigrar o inmigrar. Dos procesos contribuyen a la dinámica de las metapoblaciones: el crecimiento y la regulación dentro de las subpoblaciones, y la migración de individuos entre la subpoblaciones, o la colonización de espacios vacíos.

Comparados con los modelos poblacionales de matrices tradicionalmente usados en los análisis de viabilidad, los modelos de metapoblaciones son más espacialmente explícitos y requieren para su construcción de información menos detallada sobre la biología de las especies para su construcción. La aplicación de estos modelos es más adecuada para especies que aparecen como poblaciones efímeras en redes de parches de hábitat bien definido, donde los procesos a nivel de poblaciones tienen un impacto mayor sobre la persistencia que los procesos demográficos.

Hay importantes diferencias entre el enfoque de metapoblaciones y los enfoques tradicionales para la predicción de la persistencia de especies. Como se mencionó, son las poblaciones locales y no los individuos las que constituyen las unidades de observación. En consecuencia, se considera que los procesos en el ámbito de poblaciones -la extinción y la colonización- tienen un mayor impacto en la persistencia en comparación con los procesos demográficos. La mayoría de los modelos de metapoblaciones, están basados en las observaciones de patrones de ocupación de parches de hábitat, y requieren de menor cantidad de datos que los modelos demográficos. De hecho, los modelos del tipo funciones de incidencia requieren de una sola evaluación del patrón de ocupación [27]. Además, debido a que los modelos de metapoblaciones son, con frecuencia, espacialmente explícitos, podemos modelar el efecto de la desaparición de poblaciones locales específicas sobre la probabilidad de persistencia de la metapoblación. Esta característica es útil para la evaluación de planes de gestión alternativos.

### 5.2.1. Modelo de Levins

El pionero de los modelos metapoblacionales fue R. Levins [6], en un artículo referido a control biológico en una revista de entomología. Desde entonces la idea de metapoblación ha llegado a ser un concepto fundamental en ecología teórica. La naturaleza efímera de muchas plantas y animales sugiere que la persistencia de tales especies a largo plazo se debe al balance entre sus procesos de extinción local y colonización. El modelo propuesto por Levins asume que el número total de parches disponibles,  $N$ , es una constante; además se deben cumplir las siguientes hipótesis:

**Hipótesis 1** *Existe un número constante y grande de parches (es decir, estos no se crean ni se destruyen, y si lo hacen estos procesos ocurren a la misma tasa).*

**Hipótesis 2** *Los parches pueden existir en dos estados solamente, ocupados y desocupados. De aquí que este se denomina un modelo de ocupación de parches.*

**Hipótesis 3** *Los parches son de igual área, calidad y grado de aislamiento.*

**Hipótesis 4** *El sistema es cerrado. Los parches ocupados que se extinguen quedan inmediatamente disponibles para su colonización.*

Sea  $N$  el número total de parches el cual se subdivide en dos categorías, ellas son:

- $O(t)$ : número total de parches ocupados en el tiempo  $t$
- $V(t)$ : número total de parches vacíos en el tiempo  $t$

y de esta forma:

$$O(t) + V(t) = N$$

Si  $c$  es el número promedio de *colonizaciones efectivas* por parte de un parche ocupado por unidad de tiempo (por ejemplo, por día); en donde las *colonizaciones efectivas* de parches vacíos es la *interacción* entre un parche vacío y uno ocupado que redundará en que el parche vacío se convierte a su

vez en ocupado (en el sentido que los propágulos<sup>1</sup> de los parches ocupados sobreviven en los parches vacíos). Así, el número promedio de parches vacíos colonizados por un parche ocupado por unidad de tiempo es  $c\frac{V}{N}$ , de esta forma  $c\frac{V}{N}O$  es el número total de parches vacíos colonizados por todos los parches ocupados.

De acuerdo con las hipótesis del modelo, los parches ocupados crecen o decrecen el mismo número por unidad de tiempo que los parches vacíos decrecen o crecen. Si  $m$  es la tasa de extinción de parches ocupados por unidad de tiempo, entonces  $mO$  es el número de parches ocupados que se extinguen por unidad de tiempo y por hipótesis pasan a estar vacíos.

Las ecuaciones que modelan este sistema son:

$$\begin{aligned}\frac{dO}{dt} &= \frac{cOV}{N} - mO \\ \frac{dV}{dt} &= -\frac{cOV}{N} + mO\end{aligned}$$

Tomemos ahora la variable  $p = p(t) = \frac{O}{N}$ , se tiene entonces que:

$$\begin{aligned}\frac{O+V}{N} &= \frac{N}{N} = 1 \\ \frac{V}{N} &= 1 - \frac{O}{N} = 1 - p\end{aligned}$$

Por lo tanto

$$\begin{aligned}\frac{dp}{dt} &= \frac{d\left(\frac{O}{N}\right)}{dt} \\ &= \frac{1}{N} \frac{dO}{dt} \quad N \text{ constante} \\ &= \left(\frac{1}{N}\right) \left(cO\frac{V}{N} - mO\right) \\ &= c\left(\frac{O}{N}\right) \left(\frac{V}{N}\right) - m\left(\frac{O}{N}\right)\end{aligned}$$

---

<sup>1</sup>Los propágulos son plántulas capaces de independizarse, produciendo plantas adultas tras su enraizamiento.

y las ecuaciones se reducen al modelo metapoblacional de Levins

$$\frac{dp}{dt} = cp(1 - p) - mp \quad (5.1)$$

Donde  $p$  es la fracción de parches ocupados,  $c$  es la tasa de colonización o recolonización de parche, y  $m$  es la tasa de extinción de parches. Dado que la colonización se produce por propágulos o individuos producidos por los parches ocupados,  $cp$  caracteriza el potencial de colonización de propágulos producidos. La extinción de parches, por otro lado, depende sólo de la proporción de parches ocupados, de aquí que la tasa a la que éstos se extinguen sea  $mp$ .

Una solución de equilibrio para la ecuación anterior debe satisfacer:

$$\frac{dp}{dt} = 0$$

es decir

$$\begin{aligned} cp(1 - p) - mp &= 0 \\ p(cp - c + m) &= 0 \end{aligned}$$

Es así que tenemos los siguientes puntos de equilibrio

$$p = 0 \quad \text{y} \quad p^* = \frac{c - m}{c} = 1 - \frac{m}{c}$$

El primer punto de equilibrio, 0, es llamado punto de equilibrio trivial ya que si no hay parches ocupados, no está la especie y por lo tanto no hay procesos de invasión ni extinción. El otro punto de equilibrio, llamado punto de equilibrio no trivial, es globalmente estable ya que:

$$\begin{aligned} 0 < p < p^* &\quad \rightsquigarrow \quad \frac{dp}{dt} > 0 \\ 1 > p > p^* &\quad \rightsquigarrow \quad \frac{dp}{dt} < 0 \end{aligned}$$

Este modelo de Levins provee una manera simple de estudiar la dinámica metapoblacional, de manera análoga a lo que representa el modelo logístico para el estudio de la dinámica poblacional local. De hecho, el modelo de

Levins y el modelo logístico son estructuralmente análogos (en términos matemáticos, ambos son simplemente una ecuación diferencial de Riccati con distintas constantes). Esto se puede ver reescribiendo la ecuación anterior [7],

$$\frac{dp}{dt} = (c - m)p \left( 1 - \frac{p}{1 - \frac{m}{c}} \right) \quad (5.2)$$

donde  $(c - m)$  es equivalente a la tasa intrínseca de incremento metapoblacional cuando  $p$  es pequeño, mientras que  $1 - \frac{m}{c}$  es equivalente a la capacidad de carga y corresponde a  $p^*$ , el punto de equilibrio estable al cual tiende  $p$ .

El modelo de Levins se ha generalizado de muchas maneras, introduciendo por ejemplo, la abundancia de parches individuales [17], calificando la migración según un "efecto rescate" [18],[19], haciendo la colonización dependiente de la distancia entre los parches implicados [20],[21]. Sin embargo el número e importancia de los resultados analíticos disminuye conforme el modelo crece en sofisticación, al grado en que los modelos donde la posición del parche entra explícitamente, están desarrollados con simulaciones de computadora.

La comparación con el modelo de Skellam de un hábitat estructurado parece difícil a primera vista, ya que en el modelo de Levins los parches están relacionados con la especie (por lo tanto, pueden ser ocupados por muchos individuos) y las celdas de Skellam se relacionan con individuos. Sin embargo, el análisis matemático de metapoblaciones se ha ampliado a un nivel individual con cambios de poca importancia [8],[22].

En concordancia con Levins, Skellam trata con los parches de manera global; sus parches, sin embargo, son caracterizados por un factor de calidad intrínseco ( $H$ ). El modelo de Levins, por el contrario, enfatiza los flujos que salen y entran por las fronteras de los parches, que se consideran todos de la misma calidad. En este sentido los modelos de Skellam y Levins son complementarios. Existe también una condición de limitación para la persistencia de la población en el esquema de Skellam, que aunque no depende del tamaño de la población, sí lo hace del producto de la calidad del parche y de la producción de semillas ( $\Gamma H > 1$ ). Además, en ambos casos, debido a la mortalidad, hay una fracción de parches vacíos en el régimen estacionario. En contraste con el modelo dinámico de Levins, el tratamiento de Skellam se ocupa del régimen estacionario desde el principio.

## 5.3. Competencia entre especies

### 5.3.1. Modelo de Lotka-Volterra

El modelo presa-depredador de Lotka y Volterra [23],[24], explica los mecanismos que hacen que las poblaciones mantengan un número medio de individuos constante en promedio (aunque oscilatorio en muchos casos). El modelo se basa en que el número de depredadores aumenta proporcionalmente al aumento del número de presas. Evidentemente, esto provocará una disminución del número de presas, lo que conlleva que ya no habrá suficiente alimento para todos los depredadores, y su población, por tanto, disminuirá. Al disminuir la presión de la caza, la población de presas aumentará, iniciándose así otra vez el proceso.

El modelo parte de las siguientes premisas:

- Que la especie depredadora se alimenta exclusivamente de la especie presa, mientras que ésta se alimenta de un recurso que se encuentra en el hábitat en cantidades ilimitadas, el cual solo interviene así (pasivamente).
- Que ambas poblaciones sean homogéneas, es decir, no intervienen factores como la edad o el sexo.
- Que el medio es homogéneo, es decir, que las características físicas y biológicas entre otras, son uniformes en el hábitat.
- Que los encuentros de la especie depredadora con la especie presa tienen una probabilidad constante.

Siendo así, se encontró con que sólo existían dos variables : el tamaño poblacional de la especie depredadora y el de la especie presa. Asimismo, se supuso que ambos tamaños poblacionales dependían exclusivamente del tiempo y no de alguna otra variable especial.

Se determinó que si no existiesen depredadores, la población de presas crecería malthusianamente, es decir:

$$\frac{dx(t)}{dt} = ax(t) \tag{5.3}$$

mientras que si no hubiese presas, la especie depredadora decrecería, siguiendo también un modelo malthusiano, es decir:

$$\frac{dy(t)}{dt} = -cy(t) \quad (5.4)$$

Ahora bien, dado que la interacción beneficia a la especie depredadora y perjudica a la presa, se supuso que sería necesario modificar a los depredadores en un término que diera cuenta del perjuicio para una y del beneficio para la otra, lo que tendría que ser:

$$\frac{dx(t)}{dt} = ax(t) - [ \text{término de interacción} ] \quad (5.5)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = -cy(t) + [ \text{término de interacción} ] \quad (5.6)$$

Volterra se topó con el problema de encontrar una forma analítica para cada término que aparece entre corchetes y, basándose en el argumento de que cuantos más encuentros por unidad de tiempo haya entre individuos de la especie presa con la especie depredadora, mayor ha de ser el perjuicio de unos y el beneficio de otros. Llegó a la conclusión de que el número de encuentros por unidad de tiempo entre presas y depredadores, es proporcional al producto algebraico de sus respectivas densidades poblacionales, es decir:  $x(t)y(t)$  (número de encuentros por unidad de tiempo). Incorporó esta información en las dos ecuaciones siguientes:

$$\frac{dx(t)}{dt} = ax(t) - bx(t)y(t) \quad (5.7)$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = -cy(t) + dx(t)y(t) \quad (5.8)$$

donde  $a$  es la tasa instantánea de aumento de presas en ausencia de depredadores; mientras que  $c$  es la tasa instantánea per capita de disminución de depredadores en el caso de ausencia de presas. Originalmente Volterra interpretó esto diciendo que:

...los parámetros constantes  $a$  y  $c$  representan la tasa de nacimiento y muerte de las dos especies; mientras que  $b$  mide la susceptibilidad de la especie presa a la depredación, y  $d$  mide

la habilidad de depredación de esta especie. Las constantes  $b$  y  $d$  son la proporción de encuentros perjudiciales para las presas y la correspondiente de encuentros benéficos para los depredadores, respectivamente...

A partir de estas ecuaciones logró demostrar que en una interacción presa-depredador, la población de la especie presa y la de la especie depredadora, cambian periódicamente al transcurrir el tiempo.

Volterra, basándose en esto, formuló la ley que posteriormente se llamaría Ley de la periodicidad de Volterra, la cual dice que el cambio de los tamaños poblacionales de ambas especies (presa y depredadora) son periódicos y el periodo depende solamente de  $a$ ,  $b$ ,  $c$  y  $d$  y del tamaño inicial de las dos especies.

Posteriormente formuló otras dos leyes relacionadas a su modelo presa-depredador, las cuales son :

- Su *Ley de Conservación de los Promedios*. Según ésta los promedios de los tamaños poblacionales de la especie presa y de la depredadora son independientes de su tamaño inicial y, calculados en un periodo son, respectivamente:

$$X = \frac{c}{d} \quad y \quad y = \frac{a}{b} \quad (5.9)$$

- *Ley de la perturbación de los promedios*. Indica que si las poblaciones de ambas especies son destruidas con una rapidez proporcional a su tamaño, el promedio de las presas aumenta, mientras que el de los depredadores disminuye. Esta última ley es conocida como "principio de Volterra".

De esta manera los ecosistemas se autorregulan y mantienen un equilibrio dinámico, del que no se apartan demasiado. Por esta razón, al estudiar un ecosistema en un momento determinado sabemos que, con toda probabilidad, podrá evolucionar en ciertas direcciones determinadas, siempre que las influencias exteriores no sean suficientemente fuertes como para desequilibrar al sistema de un modo catastrófico.

### 5.3.2. Modelo de Tilman

Tilman (1994) extendió el análisis de metapoblaciones al caso de varias especies, considerando una jerarquía en la que la especie 1 es superior en competencia directa con cualquier otra especie dentro de un hábitat determinado. De esta forma, la dinámica temporal de la especie  $i$ -ésima viene dada por:

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i \left( 1 - \sum_{j=1}^i p_j \right) - m_i p_i - \left( \sum_{j=1}^{i-1} c_j p_i p_j \right) \quad (5.10)$$

Existen  $n$  ecuaciones de este tipo para las  $n$  especies del sistema. En este modelo se considera que una especie es la mejor competidora y que es capaz de desplazar a cualquier otra especie de un hábitat determinado. Además, una especie superior a otra en la escala competitiva puede invadir y desplazar a la especie inferior competidora, y no puede ser invadida por esta última.

Tilman puso de manifiesto que, en un hábitat que se encuentra subdividido espacialmente, pueden coexistir un número infinito de especies, aunque una especie sea mejor competidora y pueda desplazar de su equilibrio a cualquier otra especie en la competencia directa por un lugar. También observó la existencia de límites de similitud entre las especies que pueden coexistir, lo que implica que una especie puede invadir y persistir en el hábitat sólo si su velocidad de colonización de nuevos sitios, así como la mortalidad que induce en los hábitats que ocupa, se encuentran dentro de un rango de valores bien definido que viene determinado por su posición en la escala jerárquica de competencia directa con otras especies, y por las características de las especies que en ese momento se encuentren en el medio.

Suponiendo que todos los competidores producen una mortalidad similar en los lugares que ocupan, Tilman observó que, independientemente de la abundancia de la especie superior competidora, una especie inferior competitivamente puede ser capaz de invadir y persistir en el hábitat si posee una velocidad de colonización suficientemente elevada. A diferencia de este caso, si los competidores poseen la misma velocidad de colonización de lugares desocupados, una especie inferior competitivamente sólo será capaz de invadir y persistir en el medio si más de la mitad del hábitat se encuentra desocupado. En el momento en el que se ocupe la mitad del hábitat, una especie inferior

competitivamente no podrá nunca invadir y persistir en el hábitat.

Este modelo está conceptualmente cerca de la propuesta de Skellam, aunque es más restringido que este último, pues implica un hábitat homogéneo, mientras que Skellam también considera los hábitats con dos sectores (uno rico y uno pobre) y su discusión puede ampliarse a un número arbitrario de sectores, con diversos niveles de riqueza, como lo hicimos anteriormente. Para el modelo de Levins, el caso de la superioridad parcial de una especie no se considera.

El aspecto más relevante del trabajo de Skellam sobre este problema es la realización, con una discusión matemática, de un balance entre la aptitud individual y el número de descendientes. Una observación similar fue propuesta por Hutchinson [12] en el mismo año que Skellam (1951). Sin embargo, el intercambio cualitativo sugerido por Hutchinson, se formalizó matemáticamente mucho después [25].

El tratamiento más realista de un hábitat estructurado, considerando las posiciones de los parches o los sitios individuales implicados, se ha logrado solamente con simulaciones de cómputo (Ref. [9], capítulo 8, y referencias en ella).

## 5.4. Nichos

Dentro de cada hábitat se puede describir para una especie su posición en el espacio, en el tiempo y sus relaciones funcionales con la comunidad que ocupa ese hábitat. Con esta idea, damos una definición de nicho ecológico, sabiendo que existen varias definiciones que se describirán mas adelante, como: la posición de una especie (en realidad individuo y población) en una comunidad en relación a las otras especies; está constituido por las variables que explican la distribución y abundancia de un tipo de organismo en una determinada comunidad.

La idea de nicho se encuentra en los trabajos de Darwin. Grinnell [10] lo define como hábitat o unidad de distribución, en ausencia de otras especies. Elton [11] se refiere al nicho como un concepto funcional, describiéndolo como el lugar del organismo en su ambiente biótico en términos de sus relaciones

---

con el alimento y sus enemigos. Se refiere más bien a la ubicación real que potencial de una especie en la naturaleza, en interacción con otras especies. Hutchinson lo define como el espacio multidimensional definido por la suma de todas las interacciones de un organismo con su ambiente biótico y abiótico. Esta definición es poco práctica por abarcar todo al mismo tiempo. Resulta a veces conveniente subdividir el espacio multivariado en dimensiones separadas e independientes tales como alimento, espacio y tiempo. Reducido a dimensiones simples, el nicho es el conjunto de recursos utilizados. Por ello, el nicho es un atributo fenotípico de un individuo o población y varía según cambien los recursos empleados.

Las celdas de Skellam son nichos en el sentido original de Grinnell [10], es decir, son entidades físicas capaces de mantener a un individuo de una especie dada. Además de esto, son caracterizadas por la cantidad  $H$ , que incluye la probabilidad de que en una sola celda, una semilla crezca y llegue a ser una planta madura. Tal probabilidad resume muchas características de la planta (además de varias características físicas de la celda física), y se acerca conceptualmente al nicho de Hutchinson [12]. Concluimos así que las celdas de Skellam combinan características de nicho según las definiciones de Grinnell y Hutchinson.



# Capítulo 6

## Conclusiones

1. Los métodos de Skellam para estudiar problemas de dispersión y colonización biológica son robustos, en el sentido de que pueden generalizarse sin dificultad, permitiendo de una manera sencilla una descripción del comportamiento de una o varias especies en un hábitat con un número arbitrario de sectores, obteniendo una estimación de cuáles especies pueden establecerse, coexistir o emigrar. Permiten también generalizar su idea de superioridad absoluta de una especie sobre otra en un ambiente dado, a una condición más realista de superioridad relativa.
2. El tratamiento de Skellam sobre competencia de individuos pertenecientes a especies distintas es complementario al de la teoría metapoblacional de Tilman [8], que considera la distribución en diversos sectores de un hábitat, de individuos de una misma especie.
3. Una peculiaridad del método recursivo de Skellam es que utiliza nichos individuales, mientras que los nichos que se han utilizado posteriormente a su trabajo se refieren generalmente a especies. Sin embargo la idea de nicho individual se sigue utilizando hasta la fecha, sobre todo en simulaciones computacionales.
4. Por otro lado, las referencias al trabajo de Skellam halladas en la literatura moderna sobre propagación de plantas y animales modelados por medio de difusión en hábitats homogéneos y complejos y la teoría

de poblaciones, no reflejan adecuadamente el impacto de su trabajo en esta área. Esto es especialmente notable en relación con el concepto de nicho ecológico y la matematización del mismo. Esto fue reconocido por A. Okubo, quien llamó a Skellam el "padre de la difusión biológica" en la introducción de su libro referente a problemas ecológicos [4], [5]. La contribución de Skellam al problema de competencia entre especies en hábitats estructurados no ha recibido tampoco el reconocimiento que merece, siendo Hutchinson el nombre que más a menudo se asocia con este tema. Sin embargo, aunque la propuesta conceptual de Hutchinson data de 1951 y fue por lo tanto contemporánea del trabajo de Skellam, la matematización de su concepto se logró años más tarde.

5. Una limitante del método de Skellam es que sólo permite considerar la competencia entre individuos pertenecientes a especies muy cercanas, de forma que puedan competir por las mismas celdas (o nichos). Sin embargo, esta limitación no resulta muy restrictiva en la práctica, pues la competencia entre individuos de especies muy distintas es en general menos intensa que aquella entre individuos con nichos muy similares. Aun en casos en los que dos especies distintas están relacionadas como depredador y presa, por ejemplo, los individuos pertenecientes a ellas tienen nichos coincidentes, o al menos parcialmente sobrepuestos.

# Apéndice A

## Cálculo de $\Gamma_2/\Gamma_1$ cuando $\chi_2 \rightarrow 0$

Tomando el límite cuando  $\chi_2 \rightarrow 0$

$$\frac{\Gamma_2}{\Gamma_1} \rightarrow \lim_{\chi_2 \rightarrow 0} \frac{\chi_1 \log \left( 1 - \frac{\chi_2}{1 - \chi_1} \right)}{\chi_2 \log(1 - \chi_1)} \quad (\text{A.1})$$

Aplicando la regla de L'Hôpital

$$\begin{aligned} \lim_{\chi_2 \rightarrow 0} \frac{\chi_1 \log \left( 1 - \frac{\chi_2}{1 - \chi_1} \right)}{\chi_2 \log(1 - \chi_1)} &= \lim_{\chi_2 \rightarrow 0} \frac{\frac{d}{d\chi_2} \left[ \chi_1 \log \left( 1 - \frac{\chi_2}{1 - \chi_1} \right) \right]}{\frac{d}{d\chi_2} [\chi_2 \log(1 - \chi_1)]} \\ &= \lim_{\chi_2 \rightarrow 0} \frac{\chi_1 \left( \frac{1}{1 - \frac{\chi_2}{1 - \chi_1}} \right) \left( -\frac{1}{1 - \chi_1} \right)}{\log(1 - \chi_1)} = \lim_{\chi_2 \rightarrow 0} \frac{\chi_1 \left( \frac{1}{\frac{1 - \chi_1 - \chi_2}{1 - \chi_1}} \right) \left( -\frac{1}{1 - \chi_1} \right)}{\log(1 - \chi_1)} \\ &= \lim_{\chi_2 \rightarrow 0} \frac{-\chi_1 \left( \frac{1}{1 - \chi_1 - \chi_2} \right)}{\log(1 - \chi_1)} = \lim_{\chi_2 \rightarrow 0} -\frac{\chi_1}{(1 - \chi_1 - \chi_2) \log(1 - \chi_1)} \\ &= -\frac{\chi_1}{(1 - \chi_1) \log(1 - \chi_1)} \end{aligned}$$

Por lo que:

$$\frac{\Gamma_2}{\Gamma_1} \rightarrow \lim_{\chi_2 \rightarrow 0} \frac{\chi_1 \log \left( 1 - \frac{\chi_2}{1 - \chi_1} \right)}{\chi_2 \log(1 - \chi_1)} = -\frac{\chi_1}{(1 - \chi_1) \log(1 - \chi_1)} \quad (\text{A.2})$$

## Apéndice B

# Cálculo para la condición de persistencia en el caso de superioridad no absoluta entre la interacción de dos especies

La condición de persistencia para las especies débiles es:

$$\frac{\Gamma'}{\Gamma} > -\frac{\chi(q)}{[1 - \chi(q)] \ln[1 - \chi(q)]} \quad (\text{B.1})$$

Tomamos

$$f(q) = \frac{\chi(q)}{[1 - \chi(q)] \ln[1 - \chi(q)]} \quad (\text{B.2})$$

La expansion en serie de Taylor alrededor de  $q = 0$  es:

$$f(q) = f(0) + qf'(0) + \frac{q^2}{2!}f''(0) + \dots = \sum_{n=0}^{\infty} \frac{q^n}{n!}f^{(n)}(0) \quad (\text{B.3})$$

Tomamos para el primer orden de  $q$ . De la ecuación (4.1):

$$\chi(q) = \chi - q\chi' \quad (\text{B.4})$$

Para  $q = 0$

$$\chi(0) = \chi \quad (\text{B.5})$$

Además:

$$\frac{d\chi(q)}{dq} = -\chi\chi' \quad (\text{B.6})$$

$$f(0) = \frac{\chi(0)}{[1 - \chi(0)] \ln[1 - \chi(0)]} \quad (\text{B.7})$$

$$f'(q) = \frac{df(q)}{dq} = \frac{[1 - \chi(q)] \ln[1 - \chi(q)] \frac{d\chi(q)}{dq} - \chi(q) \frac{d}{dq} \{ [1 - \chi(q)] \ln[1 - \chi(q)] \}}{\{ [1 - \chi(q)] \ln[1 - \chi(q)] \}^2} \quad (\text{B.8})$$

$$\frac{d}{dq} \{ [1 - \chi(q)] \ln[1 - \chi(q)] \} = -\frac{d\chi(q)}{dq} \ln[1 - \chi(q)] - [1 - \chi(q)] \frac{1}{[1 - \chi(q)]} \frac{d\chi(q)}{dq} \quad (\text{B.9})$$

$$\frac{d}{dq} \{ [1 - \chi(q)] \ln[1 - \chi(q)] \} = -\chi\chi' \ln[1 - \chi(q)] + \chi\chi' \quad (\text{B.10})$$

Por lo que:

$$f'(q) = \frac{-[1 - \chi(q)] \ln[1 - \chi(q)] \chi\chi' - \chi\chi' \ln[1 - \chi(q)] \chi(q) - \chi(q) \chi\chi'}{\{ [1 - \chi(q)] \ln[1 - \chi(q)] \}^2} \quad (\text{B.11})$$

$$f'(q) = \frac{-\chi\chi' \{ \ln[1 - \chi(q)] - \chi(q) \ln[1 - \chi(q)] + \chi(q) \ln[1 - \chi(q)] + \chi(q) \}}{\{ [1 - \chi(q)] \ln[1 - \chi(q)] \}^2} \quad (\text{B.12})$$

$$f'(q) = \frac{-\chi\chi' \{ \ln[1 - \chi(q)] + \chi(q) \}}{\{ [1 - \chi(q)] \ln[1 - \chi(q)] \}^2} \quad (\text{B.13})$$

$$f'(0) = \frac{-\chi\chi' \{ \ln[1 - \chi(0)] + \chi(0) \}}{\{ [1 - \chi(0)] \ln[1 - \chi(0)] \}^2} \quad (\text{B.14})$$

Por lo que:

$$f(q) = \frac{\chi}{(1 - \chi) \ln(1 - \chi)} - \frac{q\chi\chi' [\ln(1 - \chi) + \chi]}{[(1 - \chi) \ln(1 - \chi)]^2} \quad (\text{B.15})$$

Y obtenemos:

$$\frac{\Gamma'}{\Gamma} > -\frac{\chi}{(1-\chi)\ln(1-\chi)} + \frac{q\chi\chi'[\ln(1-\chi) + \chi]}{[(1-\chi)\ln(1-\chi)]^2} \quad (\text{B.16})$$

74 Cálculo para la condición de persistencia en el caso de superioridad no absoluta entre la interacción de dos especies

# Bibliografía

- [1] J. G. Skellam, Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* **38** (1951) 192-218.
- [2] G. F. Gause, Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Paris: Hermann (1935).
- [3] V. Volterra, Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie. Paris: Gauthier-Villars (1931).
- [4] A. Okubo, *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models. Lecture Notes in Biomathematics 10* (Heidelberg: Springer-Verlag 1980).
- [5] A. Okubo and S. A. Levin, eds., *Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspective* (2<sup>nd</sup> Edition; New York: Springer-Verlag 2002).
- [6] R. Levins, Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* **15** (1969) 237-240.
- [7] I. Hanski, *Metapopulation Ecology. Oxford Series in Ecology and Evolution* (Oxford: Oxford University Press 1999).
- [8] D. Tilman, Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* **75** (1994) 2-16.
- [9] D. Tilman and P. Kareiva, Spatial Ecology. *The role of space in population dynamics and interspecific interactions* (Princeton: Princeton University Press 1997).
- [10] J. Grinnell, The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* **34** (1917) 427-433.

- 
- [11] C. Elton, *Animal Ecology* (London: Sidgwick & Jackson 1927).
- [12] G. E. Hutchinson. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology* **22** (1957) 415-427.
- [13] R. H. MacArthur and E. O. Wilson, *The Theory of Island Biogeography* (Princeton: Princeton University Press 1967).
- [14] R. Levins and D. Culver, Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **68** (1971) 1246-1248.
- [15] S. Nee and R. M. May, Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. *Journal of Animal Ecology* **61** (1992) 37-40.
- [16] R. M. May, The effects of spatial scale on ecological questions and answers. In P. J. Edwards, R. M. May and N. R. Webb, eds., *Large-scale ecology and conservation biology* (Oxford: Blackwell Scientific Press 1994) pp. 1-18.
- [17] M. Gyllenberg and I. Hanski, Single-species metapopulation dynamics: a structured model. *Theoretical Population Biology* **72** (1992) 35-61.
- [18] J. H. Brown and A. Kodric-Brown, Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* **58** (1977) 445-449.
- [19] I. Hanski, Single-species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. *Ecology* **66** (1985) 335-343.
- [20] I. Hanski, A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* **63** (1994) 151-162.
- [21] I. Hanski and M. Gyllenberg, Uniting two general patterns in the distribution of species. *Science* **275** (1997) 397-400.
- [22] R. Durrett and S. Levin, The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology* **46** (1994) 363-394.
- [23] A. J. Lotka, *Elements of Physical Biology* (Baltimore: Williams and Wilkins 1925).

- 
- [24] V. Volterra, Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* **118** (1926) 558-560.
- [25] C. C. Smith and S. D. Fretwell, The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* **108** (1974) 499-506.
- [26] G. E. Hutchinson, Copepodology for the ornithologist. *Ecology* **32** (1951) 571-577.
- [27] I. Hanski, Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* **9** (1994) 131-135.
- [28] I. Hanski y M. E. Gilpin, *Metapopulation biology. Ecology, genetics and evolution*. Academic Press, San Diego (California), USA. (1997).