

Diferentes tipos de competencia¹

Ignacio Barradas

Centro de Investigación en Matemáticas, Apdo. Postal 402, 36000 Guanajuato, Gto. México

Resumen. *Se propone una generalización a los modelos metapoblacionales de Caswell y Cohen (1990, 1991) y Barradas y Cohen (1994) como una alternativa para explicar la coexistencia de especies en competencia y como marco para definir distintos tipos de corrlpetencia entre especies. Se muestra que dichos modelos permiten definir conceptos, como el de competencia, con mayor precisión que los modelos tradicionales ale la dinámica de poblaciones. También se discute el hecho de que la biodiversidad en un ecosistema parece alcanzar niveles máximos en ambientes perturbados, siempre y cuando las perturbaciones sean de frecuencias intermedias. Si las frecuencias son demasiado altas o demasiado bajas, se tendrá una reducción en la hiodiversidad. Por último, se hace una comparación cualitativa de los efectos que cada uno de los tipos de competencia tiene sobre los niveles de equilibrio de las especies.*

Abstract. *We propose a generalization of the models by Caswell and Coleen (1990, 1991) and Barradas and Cohen (1994). These models are used to explain the coexistence of competing species, and to define different kinds of cornpetition among species. We show that this kind of model allows one to define different forms of competition in a more precise way than the traditional models of population dynamics. We also discuss the fact that biodiversity of an ecosystem seemss to reach maximum levels in disturbad environments if the disturbances are of intermediate frequency. If disturbance frequency is loo high or too low, biodiversity tends to decrease. Finally, we make a qualitative comparison of the effect of each kind of competition on the equilibrium levels of the species involved.*

Introducción

Uno de los problemas centrales en ecología es entender la dinámica de un ecosistema dado. Por ello se entiende el conocer el número de especies que lo integran en cada momento del tiempo y saber cuáles son las interacciones ínter e intraespecíficas que ocurren en dicho sistema. Este problema en general es muy complicado, por lo cual nos ocuparemos aquí en especial de las relaciones de competencia, ya que es de ellas que depende en gran medida la biodiversidad de un ecosistema y la biodiversidad es precisamente uno de los factores que afectan fuertemente su estabilidad, entendida ésta como la capacidad de dicho ecosistema para regresar a su estado original después de ser sometido a pequeños cambios externos. Aun cuando hay controversia alrededor de si una biodiversidad alta en un ecosistema lo hace o no más resistente a perturbaciones que puedan extinguir una o más de las especies que lo integran, bay evidencia que así lo sugiere (Tilman y Downing 1994). En cualquier caso, es de gran interés el entender los factores que favorecen al incremento en la biodiversidad. La biodiversidad de un ecosistema a su vez, es el resultado de la habilidad de las especies involucradas para coexistir en presencia de las demás. Si dos o más especies son capaces de coexistir, la biodiversidad del sistema tenderá a aumentar.

En el contexto de la modelación de competencia de especies se cuenta con resultados como el del llamado principio de exclusión competitiva, el cual afirma que si dos especies en competencia se encuentran en cm ecosistema, una de ellas, la que llamaríamos mejor adaptada, terminará por eliminar a

¹Trabajo presentado en el Tercer Congreso Latinoamericano de Ecología Matemática, Luján, Argentina, agosto de 1994

la otra. La interpretación de este resultado sería que si hay competencia real, no hay coexistencia de especies. Este resultado no coincide con las observaciones de campo, las cuales sugieren que la situación de coexistencia real de las especies dista mucho de ser lo sencilla que se plantea en estos modelos. Al plantear un modelo se idealiza el medio ambiente y se reduce el número de variables que determinan el estado del sistema. Eso lleva consigo que algunos fenómenos importantes puedan no ser detectados en la dinámica de los modelos reducidos. Eso explica el hecho de que el principio de exclusión competitiva sea aplicable a situaciones ideales o de laboratorio. En el mundo real es necesario considerar otro tipo de variables para explicar fenómenos observados en la naturaleza en condiciones más complejas. Tal es el caso de las llamadas especies fugitivas (Hutchinson 1951). Las especies fugitivas son especies que son eliminadas a escala local siempre que se encuentren con un competidor mejor adaptado, pero que sobreviven a escala global. A partir de la década de los cincuentas, se acumuló suficiente evidencia de campo como para estar seguros de la existencia de las especies fugitivas. Tales especies conviven en libertad con sus competidores, aunque en condiciones de laboratorio, siempre una de ellas desaparece. La pregunta central es entonces: ¿cuáles son los mecanismos que permiten la coexistencia de especies competidoras y de qué manera afectan cada uno de ellos a los niveles de persistencia de las especies involucradas?

Aquí propondremos a los modelos metapoblacionales como una alternativa para explicar la coexistencia de especies en competencia. Más aún, veremos que dichos modelos permiten definir conceptos como el de competencia con mayor precisión que los modelos tradicionales de la dinámica de poblaciones. También se discutirá el hecho de que la biodiversidad en un ecosistema parece alcanzar niveles máximos en ambientes perturbados, siempre y cuando las perturbaciones sean de frecuencias intermedias. Si las frecuencias son demasiado altas o demasiado bajas, se tendrá una reducción en la biodiversidad. Este último hecho es de especial importancia si se considera que en el mundo industrializado se tiende a incrementar la contaminación, que es en general una perturbación de alta frecuencia, mientras que simultáneamente se tiende a eliminar perturbaciones de baja frecuencia como son algunos incendios naturales u otros llamados desastres naturales. Como veremos más adelante, todo ello lleva consigo un empobrecimiento biótico.

La limitación del principio de exclusión competitiva para explicar la coexistencia de especies en competencia podría radicar en el hecho de que no modela en forma alguna la presencia de perturbaciones externas, ya sean bióticas o abióticas. Esto lleva inevitablemente a considerar modelos alternos. Al hacerlo es importante considerar la importancia de las diferencias en escalas temporal y espacial de los diferentes procesos que se llevan a cabo en un ecosistema, ya que tales diferencias son esenciales en la determinación de patrones de diversidad (Slatkin 1974, Ricklefs 1987).

Caswell y Cohen (1990, 1991), Barradas y Cohen (1994) propusieron una familia de modelos metapoblacionales para un medio ambiente constituido por parches. Dicha familia de modelos consiste en cadenas no lineales de Markov, en las cuales aparecen explícitamente las tasas de interacciones intraespecíficas y de perturbaciones externas.

A continuación indicaremos cuáles son los principios en los que se basa la construcción de estos modelos y cómo permiten explicar, entre otras cosas, la coexistencia de especies en competencia. De la misma manera, estos modelos permitirán caracterizar algunas interacciones biológicas de acuerdo al efecto que tienen sobre la dinámica del sistema. Así, por ejemplo, veremos que las perturbaciones externas pueden ser de diversos tipos, dependiendo de los procesos biológicos con los que interfieran.

Un modelo para una especie

A pesar de que el problema que nos ocupa es el de competencia entre especies, tiene sentido empezar nuestro análisis describiendo un modelo metapoblacional para una sola especie estudiado en Barradas y Cohen, ya que dicho modelo presenta características comunes a los modelos multiespecies y permite identificar fácilmente el efecto de algunos factores externos sobre los niveles de equilibrio de la especie.

Ellos consideran un medio ambiente dividido en un número infinito de parches idénticos, los cuales podrán ser ocupados por individuos de la única especie presente en el medio. Cada uno de los parches puede estar en uno de dos estados definidos por la presencia o ausencia de la especie. Se dice que un parche se encuentra en estado 1 si la especie está presente en él y se dice que el parche se encuentra en

estado 0 si está vicio. De esta manera, el estado global del ecosistema se denotado por un vector $y \in \mathbb{R}^2$, cuyas coordenadas, y_0 y y_1 , representan la fracción de parches que se encuentran en estado 0 y 1, respectivamente.

La dinámica del sistema queda descrita por una cadena no lineal de Markov, cuya matriz de transición $A_{y(t)}$, depende explícitamente del estado $y(t)$, en el que se encuentra el ecosistema en el tiempo t . Así pues, se obtiene un sistema no lineal de la forma

$$y(t + 1) = A_{y(t)}y(t) \tag{0.1}$$

Las entradas de A modelan los procesos de sobrevivencia y colonización de la especie entre un momento t en el tiempo y una unidad de tiempo después, considerando el hecho de que el sistema está sujeto a perturbaciones. Su forma explícita se deriva de acuerdo a las siguientes hipótesis:

1.- El medio es afectado por perturbaciones de dos tipos; las que interfieren con el proceso de colonización y las que interfieren con el procesó de permanencia de la especie en un parche.

2.- Perturbaciones del primer tipo ocurren con una probabilidad p_e , $0 \leq p_e < 1$ y afectan el proceso de colonización impidiendo el paso de un parche del estado 0 al estado 1. Dicha probabilidad es constante e igual para todos los parches.

3.- Perturbaciones del segundo tipo ocurren con una probabilidad p_d , $0 \leq p_d \leq 1$ constante e igual en todos los parches. Si un parche es afectado por una perturbación de este tipo, la especie es eliminada y el parche pasa al estado 0.

4.- La colonización de parches vacíos ocurre de acuerdo a una diseminación aleatoria de los individuos de la especie descrita por la distribución de Poisson

$$C = 1 - \exp(-dy_1) \tag{0.2}$$

Es decir, la probabilidad de que un parche vacío sea colonizado es proporcional a la fracción de parches en estado 1. Obsérvese que y_1 , y por lo tanto C , pueden depender de t . De acuerdo a las hipótesis anteriores la matriz de transición A queda definida de la siguiente manera:

$$A_{y(t)} = \begin{pmatrix} 1-C (1-p_e) & p_d \\ C (1-p_e) & 1-p_d \end{pmatrix} \tag{0.3}$$

Análisis del modelo para una especie

Una ventaja de tomar como unidades en el modelo a la fracción de parches que se encuentran en un estado dado es que, en cierto sentido, la descripción de la dinámica del sistema queda libre. Por ejemplo, en una solución estacionaria de 0.1 el ecosistema no necesariamente se encuentra estático, por el contrario, aún si la proporción de parches en un estado determinado permanece constante, eso no significa que sean los mismos parches los que conservan su estado. Todos ellos pueden cambiar, siempre y cuando se conserve la proporción de parches en cada uno de los estados.

Dadas las condiciones del problema, solamente son de interés las soluciones de 0.1 que satisfacen la condición adicional $y_0 + y_1 = 1$. Esta condición implica que la ecuación matricial que debe satisfacerse para la existencia de un punto fijo de 0.1, es equivalente a la siguiente ecuación escalar:

$$(1 - \exp(-dy)) (1 - p_e) (1 - y) - p_d y = 0 \tag{0.4}$$

El lado izquierdo de la ecuación es una función convexa de y , cuyo valor en 0 es igual a 0. Además la función toma valores negativos para $y = 1$. De ello se concluye que la existencia de una raíz positiva

depende de la derivada en 0, es decir, existe $y(d, p_d, p_e)$, una solución positiva de 0.4, si y solamente si

$$d > \frac{P_d}{1-p_e} \quad 0.5$$

Obsérvese que entonces el punto $(1-y, y)$ es una solución estacionaria de 0.1. Su estabilidad global, en caso de que sea positiva, y la del 0 en caso contrario, se siguen igualmente de la convexidad del miembro izquierdo de 0.4. También se puede ver que el valor de y es una función creciente de d , de donde se sigue que el nivel máximo posible de ocupación sostenida del medio ambiente por la especie se obtiene substituyendo $d = \infty$ en 0.4, lo que da

$$y = \frac{1-p_e}{1-p_d-p_e} \quad 0.6$$

De especial interés biológico resultan la dependencia de 0.4 y 0.5 en términos de p_d y p_e . En particular, las derivadas parciales del miembro derecho en 0.5 con respecto a p_d y p_e revelan a qué tipo de perturbaciones es más sensible la especie. Así pues

$$\frac{\partial}{\partial p_d} \left(\frac{P_d}{1-p_e} \right) > \frac{\partial}{\partial p_e} \left(\frac{P_d}{1-p_e} \right) \quad 0.7$$

si y solamente si

$$p_d + p_e < 1 \quad 0.8$$

Una interpretación de esta desigualdad es que si una especie ocupa un medio ambiente donde las perturbaciones son poco frecuentes ($p_d + p_e < 1$), su ganancia adaptativa (medida como la fracción de parches en los que la especie está presente en la posición de equilibrio ($t \rightarrow \infty$)), es mayor reduciendo p_d , que reduciendo p_e . Por ello, en medio ambientes afectados por perturbaciones de baja frecuencia se puede esperar encontrar especies que invierten mayor energía en permanecer en un parche colonizado, que en colonizar nuevos parches. Por el contrario, si el medio ambiente está expuesto a perturbaciones frecuentes, las especies que lo ocupen tenderán a invertir energía en colonización de nuevos parches más que en la conservación de parches ya colonizados.

Por otro lado, también es importante destacar que del análisis anterior queda claro que el efecto de las perturbaciones sobre distintos procesos biológicos puede ser cualitativamente muy diferente, así pues, mientras que p_e en 0.5 aparece en el numerador, p_e aparece en el denominador, más aún, si p_e tiende a 1, el lado derecho en 0.5 tiende a infinito, cosa que no ocurre si p_d tiende a 1.

Un modelo para dos especies

En la presente sección discutiremos una generalización del modelo propuesto por Barradas y Coleen para dos especies. Para ello, considérese un medio ambiente formado por un número infinito de parches iguales que pueden ser ocupados por cualquiera de las dos especies, E_1 y E_2 , presentes en el ambiente. Dependiendo de las especies que estén presentes en él, cada parche se encontrará en uno de cuatro estados posibles, definidos en la siguiente tabla:

Especie 1	Especie 2	Estado
ausente	ausente	0
presente	ausente	1
ausente	presente	2
presente	presente	3

El estado del medio ambiente queda descrito por un vector y en R^4 , cuyas coordenadas y_i , representan la proporción de parches en estado i . El cambio de un parche de un estado a otro ocurre, al igual que en el caso de una especie, debido a colonización de un parche vacío o eliminación de los ocupantes de un parche por una perturbación. Adicionalmente se permiten interacciones entre las especies, en caso de que ambas ocupen el mismo parche. Las hipótesis sobre estos procesos se definen a continuación:

1.- El medio es afectado por perturbaciones con una probabilidad p_d , con $0 \leq p_d < 1$. Tal probabilidad se supone constante e igual para todos los parches.

2.- Un parche vacío que es afectado por una perturbación no puede ser colonizado. Un parche ocupado que es afectado por una perturbación pasa al estado 0, es decir, sus ocupantes son eliminados.

3.- El proceso de colonización ocurre sin efectos de vecinos cercanos, es decir, al azar. El número promedio de nuevos individuos de la especie E_i que llega a un nuevo parche es directamente proporcional a la fracción de parches que está ocupada por la especie E_i . De esa manera la probabilidad de que un parche vacío sea colonizado por al menos un individuo de la especie E_i , está dada por la distribución

$$C_i = 1 - \exp(-d_i f_i) \tag{0.9}$$

donde d_i es el coeficiente de dispersión de la especie E_i y $f_i(t)$ su frecuencia, es decir,

$$f_1(t) = y_1(t) + y_2(t), \text{ y } f_2(t) = y_2(t) + y_3(t).$$

4.- Si ambas especies están presentes en un mismo parche, la especie 1 elimina a la especie 2 con una probabilidad p_e por unidad de tiempo, con $0 \leq p_e \leq 1$. Dicha eliminación ocurre debido a la competencia entre ambas especies, proceso en el cual la especie fuerte elimina a la especie débil. Obsérvese que, contrario al caso de una sola especie, en el modelo para dos especies las perturbaciones se suponen de un solo tipo. Tal suposición es de naturaleza técnica y facilita el análisis. Sin embargo, resulta conveniente recordar que la presencia de un término p_d en el numerador de una fracción estará relacionado con el proceso de persistencia de la especie, mientras que su presencia en un denominador se deberá al proceso de colonización.

La dinámica del sistema queda descrita por

$$y(t+1) = A_{y(t)} y(t), \tag{0.10}$$

con la matriz de transición, $A_{y(t)}$, dada por

$$\begin{pmatrix} 1 - (1 - p_d)(C_1 + C_2 - C_1 C_2) & p_d & p_d & p_d \\ (1 - p_d)C_1(1 - C_2) & (1 - p_d)(1 - C_2) & 0 & (1 - p_d)p_e \\ (1 - p_d)(1 - C_1)C_2 & 0 & (1 - p_d)(1 - C_1) & 0 \\ (1 - p_d)C_1 C_2 & (1 - p_d)C_2 & (1 - p_d)C_1 & (1 - p_d)(1 - p_e) \end{pmatrix}$$

La interpretación de cada una de las entradas de la matriz corresponde a las hipótesis descritas arriba. En cada caso, la entrada a_{ij} de la matriz indican la probabilidad de que un parche pase del estado j al estado i en una unidad de tiempo.

Análisis del modelo para dos especies

Dada la forma especial del modelo para dos especies, es fácil ver que la especie 1 no es afectada por la presencia o ausencia de la especie dos. Así pues, de acuerdo al modelo para una especie, dados los valores de los parámetros, la especie uno tenderá a un nivel de equilibrio $S_1(d_1, p_d, p_c)$. La pregunta es entonces: ¿de qué manera se muestra el efecto de la presencia de la especie 1 sobre el nivel de equilibrio de la especie 2? Cabe destacar que si la especie I no esta presente, la especie 2 también se comporta de acuerdo al modelo para una especie, tendiendo a un valor de equilibrio S_2 . El teorema enunciado más adelante y cuya demostración se encuentra en Barradas y Cohen (1994), muestra que el efecto de la especie 1 es equivalente a un incremento en el efecto de las perturbaciones sobre la especie 2.

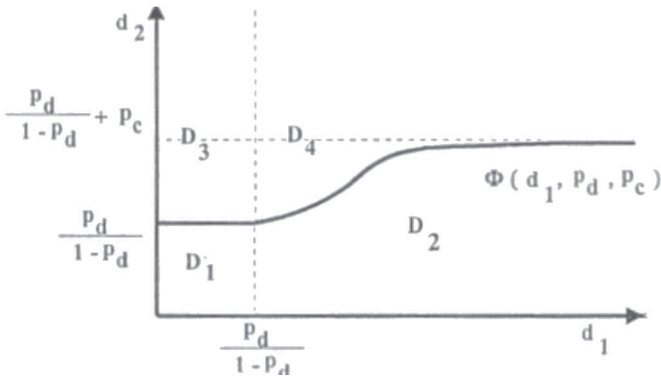


Figura 1. Valor umbral para la persistencia/eliminación de las especies en el espacio de parámetros d_1 - d_2 . Modelo con competencia simple.

Figure 1. Threshold value for persistence/disappearance of both species in the d_1 - d_2 space. Simple-competition model.

Teorema 1. Sean $p_d \in [0,1]$ y $p_c \in [0,1]$. Sea $S_1(d_1, p_d, p_c)$ el valor de equilibrio para la especie 1. Denótese además por $y(t) = (y_0(t), y_1(t), y_2(t), y(t))$ a la solución de 0.10 con condición inicial $y_0 = (y_1(0), y_2(0), y_3(0), y(0))$ en $X = \{y_0, y_1, y_2, y_3 \geq 0 : y_0 + y_1 + y_2 + y_3 = 1\}$. Entonces existe una función $\Phi_1(d_1, p_d, p_c)$ tal que las regiones abiertas definidas en la figura 1 satisfacen las siguientes propiedades:

- i) Si $(d_1, d_2) \in D_1$, entonces $(1,0,0,0)$ es la única solución estacionaria de 0.10 en X y es globalmente estable, es decir, $y(t) \rightarrow (1, 0, 0, 0)$ cuando $t \rightarrow \infty$, para toda condición inicial en X .
- ii) Si $(d_1, d_2) \in D_2$, entonces 0.10 tiene a lo más tres soluciones estacionarias; $(1,0,0,0)$ y $(1-S_2, 0, S_2, 0)$, que son inestables, y $(1-S_1, S_1, 0, 0)$, la cual es globalmente estable, es decir, si $y_1(0) + y_3(0) \neq 0$, entonces $y(t) \rightarrow (1-S_1, S_1, 0, 0)$ cuando $t \rightarrow \infty$, para toda condición inicial en X .

(Si

$$d_2 \leq \frac{p_d}{1-p_d}$$

entonces $S_2 = 0$ y las dos primeras soluciones estacionarias coinciden).

- iii) Si $(d_1, d_2) \in D_3$, entonces 0.10 tiene dos soluciones estacionarias; $(1,0,0,0)$, la cual es inestable y $(1-S_2, 0, S_2, 0)$, la cual es globalmente estable, es decir, si $y_2(0) + y_3(0) \neq 0$, entonces $y(t) \rightarrow (1-S_2, 0, S_2, 0)$ cuando $t \rightarrow \infty$ para toda condición inicial en X .

iv) Si $(d_1, d_2) \in D_4$, entonces existen $\bar{y}_1 + \bar{y}_2 + \bar{y}_3 > 0$, tales que 0.10 tiene solamente cuatro soluciones estacionarias; $(1, 0, 0)$, $(1 - S_1, S_1, 0, 0)$ y $(1 - S_2, S_2, 0, 0)$, las cuales son inestables, y $(1 - \bar{y}_1 - \bar{y}_2 - \bar{y}_3, \bar{y}_1, \bar{y}_2, \bar{y}_3)$ la cual es globalmente estable, es decir, si $y_2(0) + y_3(0) \neq 0$ and $y_1(0) + y_3(0) \neq 0$, entonces $y(t) \rightarrow (1 - \bar{y}_1 - \bar{y}_2 - \bar{y}_3, \bar{y}_1, \bar{y}_2, \bar{y}_3)$ cuando $t \rightarrow \infty$ para toda condición inicial en X . En tal caso se tiene $\bar{y}_1 + \bar{y}_3 = S_1$ y $\bar{y}_2 + \bar{y}_3 \leq S_2$. Finalmente, $\bar{y}_2 + \bar{y}_3 = S_2$ solamente si $p_e = 0$.

Diferentes tipos de competencia

Considérese ahora una variación del modelo para dos especies, con las siguientes hipótesis adicionales:

La especie uno impide la colonización por parte de la especie dos con una probabilidad por unidad de tiempo de p_s , $0 \leq p_s \leq 1$, si la especie uno estaba presente en un parche antes de la llegada de la especie dos, y con una probabilidad p_r , $0 \leq p_r \leq 1$, si ambas especies llegan simultaneamente al parche.

Con esta hipótesis adicional se obtiene un modelo de competencia en el que es posible evaluar el efecto relativo de los diferentes tipos de competencia (p_c, p_r, p_s) sobre los valores finales de equilibrio de la especie. El modelo correspondiente está dado por la ecuación

$y(t+1) = A_{y(0)} y(t)$, con $A_{y(0)}$ dada por:

$$\begin{pmatrix} 1 - (1 - p_d)(C_1 + C_2 - C_1 C_2) & p_d & p_d & p_d \\ (1 - p_d)C_1(1 - (1 - p_r)C_2) & (1 - p_d)(1 - (1 - p_s)C_2) & 0 & (1 - p_d)p_c \\ (1 - p_d)(1 - C_1)C_2 & 0 & (1 - p_d)(1 - C_1) & 0 \\ (1 - p_d)C_1(1 - p_r)C_2 & (1 - p_d)(1 - p_s)C_2 & (1 - p_d)C_1 & (1 - p_d)(1 - p_c) \end{pmatrix}$$

Discusión de los modelos

Al igual que en el análisis del primer modelo para dos especies sin competencia durante la colonización (y el cual es un caso especial del presente modelo con $p_s = p_r = 0$) existen para el modelo generalizado condiciones para la coexistencia de las dos especies. De hecho un enunciado idéntico al del teorema 1 es válido. El único cambio necesario es el de la función Φ , la cual define la frontera entre las regiones D_2 y D_4 . En el caso del presente modelo, tal curva está dada para cada valor de d_1 por el único valor de d_2 tal que

$$d_2 = \frac{p_d}{1 - p_d} \frac{p_d + (1 - p_d) p_c}{p_d(1 - p_s S_1 - \frac{p_d p_r S_1}{1 - p_d}) + (1 - S_1)(1 - S_1 - p_d) p_c} = \Phi(p_d, p_c, p_r, p_s, S_1) \quad 0.12$$

donde S_1 es el valor de equilibrio para la especie uno y no depende del comportamiento de la especie dos (Figura 2).

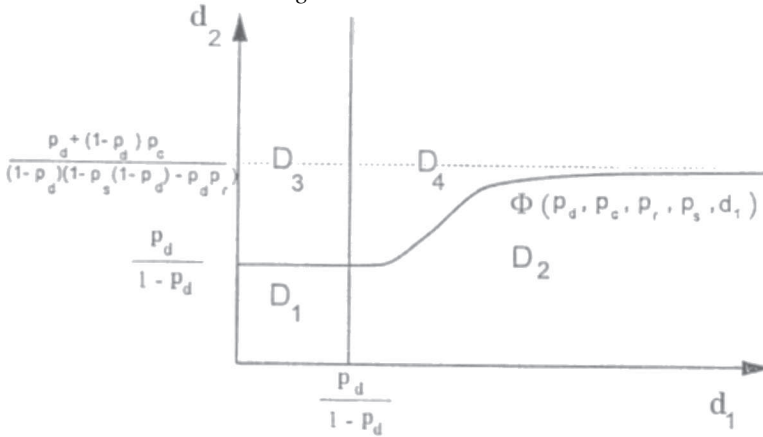


Figura 2. Valor umbral para la persistencia/eliminación de las especies en el espacio de parámetros $d_1 - d_2$. Modelo con competencia múltiple.

Figure 2. Threshold value for persistence/disappearance of both species in the $d_1 - d_2$ space. Multiple-competition model.

Ambos modelos muestran que perturbaciones extensas son un mecanismo que permite la coexistencia de especies en competencia. En cada caso hay condiciones de coexistencia para las especies 1 y 2. Si las perturbaciones cesan en el medio ambiente, la especie 1 elimina a la especie 2, reduciendo la biodiversidad del medio.

Para los dos modelos se describe la situación en un medio ambiente ocupado por dos especies, pero son claramente generalizables a casos multiespecies. En particular, resulta de especial interés el caso de las llamadas especies de piedra angular (“keystone species”), es decir, especies de cuya existencia dependen varias especies más en el ecosistema.

El hecho de que la biodiversidad se vea maximizada para perturbaciones de frecuencia intermedia se puede ver a la luz de estos modelos de la siguiente manera. Si p_d es pequeña, D_1 y D_2 se contraen sobre el eje vertical. Además S_1 , el nivel de equilibrio de la especie 1, tiende a 1, es decir, la probabilidad de que la especie 2 encuentre un parche no ocupado por la especie 1, tiende a 0, lo que significa que tendría que sobrevivir bajo continua competencia. En tal caso, se tiene su extinción y la consiguiente disminución de la biodiversidad.

Se tiene evidencia de que en muchos ecosistemas el número de especies fugitivas puede ser muy elevado, por ello es importante reconocer que la eliminación de perturbaciones extensas puede ser el motivo de la desaparición de muchas especies. Algunos ejemplos de perturbaciones naturales de baja frecuencia, son ciertos incendios forestales e inundaciones.

Por otro lado, si p_d se acerca al valor de 1, D_1 se expande hasta incluir todo el cuadrante positivo, es decir, las condiciones para la existencia de cualquiera de las dos especies se vuelven más difíciles de satisfacer. Algunos ejemplos de perturbaciones de frecuencia elevada son la contaminación ambiental y la sobreexplotación de recursos naturales. Ambos fenómenos llevan inevitablemente a un empobrecimiento biótico.

Una de las preguntas a las que puede uno dar respuesta con ayuda de la expresión 0.12, es la siguiente; si solamente actúa una de las perturbaciones de la especie uno sobre la especie dos, ¿cuál de ellas es la que tiene el efecto mayor? El contestar a esta pregunta equivale a comparar las expresiones

$$\Phi(p_d, p, 0, 0, S_1), \Phi(p_d, 0, p, 0, S_1) \text{ y } \Phi(p_d, 0, 0, p, S_1) \tag{0.13}$$

De esa manera se ve por ejemplo que el efecto de p_c sobre los valores de equilibrio de la especie dos es mayor que el efecto de p_s solamente si

$$p_d < \frac{2 - S_1 - p}{2 - p}$$

La interpretación biológica es que si se considera que cambios en p_c y p_s tienen un costo biológico

equivalente, entonces la especie dos obtiene una mayor ventaja si invierte energía en persistir junto con la especie uno siempre que se encuentren en el mismo parche, más que tratando de colonizar parches ocupados previamente por la especie uno.

Una comparación de los efectos de p_s y p_r lleva a que su efecto se distingue de acuerdo a cuál de las condiciones $p_d > 1/2$ o bien $p_d < 1/2$ se verifica. En el primer caso es más eficiente para la especie dos invertir energía en una eficiente colonización simultánea, que en el proceso de colonizar una vez que la especie tuco está presente en el parche. La otra desigualdad tiene el significado opuesto.

Por último, los efectos relativos de p_c y p_s se pueden comparar analizando las expresiones primera y última en 0.13. En particular se tiene que para ambientes altamente perturbados la especie dos obtiene más beneficio si aumenta su eficiencia en colonización simultánea, que si intenta persistir en un parche ocupado también por la especie uno.

También es posible realizar un análisis de sensibilidad de los valores en 0.12 a cambios en p_c , p_d , p_r , y p_s . Eso se logra comparando las derivadas parciales de Φ con respecto a cada uno de los parámetros.

Agradecimientos. El presente trabajo fue realizado parcialmente bajo apoyo del CONACYT, proyecto 3400-E.

Bibliografía

- Barradas, I. y J.E. Cohen. 1994. Disturbances allow coexistence of competing species, *Journal of Mathematical Biology* 32:663-676.
- Barrarías, I., H. Caswell y J.E. Cohen. 1996. Competition during colonization vs competition after colonization in disturbed environments: a metapopulation approach. *Bulletin of Mathematical Biology* (*en prensa*).
- Caswell, H. y J.E. Cohen. 1990. Communities in patchy environments: a model of disturbance, competition, and heterogeneity. Kolasa, J. (Ed.) *Ecological Heterogeneity*, Berlin, Springer-Verlag.
- Caswell, H. y J.E. Cohen. 1991. Disturbance; and diversity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:193-218.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Dayton, P.K. y R.R. Hessler. 1972. Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep Sea Research* 19:199-208.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113:81-101.
- Hutchinson, G.E. 1951. Copepodology for the ornithologist. *Ecology* 32:571-577.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167-171.
- Slatkin, M. 1974. Competition and regional coexistence. *Ecology* 55:128-134.
- Tilman, D. y J.A. Downing. 1994. Biodiversity and stability in grasslands, *Nature* 367:363-365.

Recibido: Febrero 16, 1995

Aceptado: Febrero 22, 1996