

DE CÓMO LA DENSODEPENDENCIA Y LA HETEROGENEIDAD ESPACIAL PROMUEVEN DESENLACES DINÁMICOS

Maria-Josefina Hernandez

Laboratorio de Evolución y Ecología Teórica, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
mariaj.hernandez@ciens.ucv.ve

RESUMEN

En este trabajo se estudian los vínculos entre procesos densodependientes -efecto Allee, efecto rescate, dinámicas fuente-sumidero- y las dinámicas de interacciones poblacionales, en el contexto de ambientes espacialmente heterogéneos. Como plataforma para el estudio se presentan revisiones breves de enfoques y modelos en dinámicas espaciales, de dinámicas de interacciones poblacionales en ambientes heterogéneos, y de algunos conceptos y procesos densodependientes. Todo confluye en la última sección, donde estas tres tramas se entrelazan dinámicamente en el ámbito de cada tipo de asociación poblacional. El desenlace de las dinámicas poblacionales (persistencia o extinción), y de las poblaciones que interactúan (coexistencia o exclusión), está determinado por el balance de todos los efectos, unos que se refuerzan, otros se contrarrestan, en tiempo y espacio.

Palabras clave: Metapoblación, efecto Allee, fuente-sumidero, efecto rescate, interacción variable o condicional.

On how density-dependence and spatial heterogeneity promote dynamic outcomes

Abstract

This work studies the links between density-dependent processes -Allee effect, rescue effect, sink-source dynamics- and the dynamics of population interactions, in the context of spatially heterogeneous environments. As a platform for the study brief reviews are presented of approaches and models in spatial dynamics, the dynamics of population interactions in heterogeneous environments, and some density-dependent concepts and processes. It all comes together in the last section, where the three frames dynamically intertwine in the scope of each type of population association. The outcome of population dynamics (persistence or extinction), and of interacting populations (coexistence or exclusion) is determined by the balance of all these effects, some reinforcing each other, some others counteracting, in time and space.

Keywords: Metapopulation, Allee effect, source-sink, rescue effect, variable or conditional interaction.

Recibido: agosto 2015

Aceptado: diciembre 2015

Número Especial - *Modelos en Ecología y Evolución*

INTRODUCCIÓN

'Sabe ¡oh señor! que la historia que voy a contarte es tan asombrosa, que si se escribiese con una aguja en el ángulo interior del ojo, sería motivo de reflexión para el que sabe reflexionar respetuosamente'. En este momento de su narración, Schehrazade vió aparecer la mañana, y calló discretamente.

Las Mil y Una Noches

Son varios los procesos demográficos que operan de manera diferente cuando las abundancias poblacionales son bajas que cuando son altas. Por esto han sido el foco de atención de muchos investigadores. Las condiciones que enfrentan las poblaciones cuando hay pocos individuos, o cuando son muchos, pueden ser propicias, o no, para su desempeño demográfico. Por ejemplo, a densidades bajas las presiones de competencia por recurso son insignificantes, pero conseguir parejas puede ser un problema; a densidades altas los recursos limitan el crecimiento poblacional, pero las estrategias de defensa grupal se hacen eficaces. La dinámica de la población está también sujeta a los efectos de interacciones con otras especies dentro de la comunidad. Estos actúan a favor o en contra de su desempeño, dependiendo de la naturaleza beneficiosa o detrimental de la asociación. Y esta naturaleza puede variar entre bajas y altas densidades, como ocurre, por ejemplo, con las plantas y sus polinizadores: si son pocos no son suficientes, si son muchos los costos pueden aumentar desproporcionadamente -como podría ser el caso de insectos polinizadores cuyas larvas comen los frutos de la planta. Adicionalmente, las poblaciones ocupan espacios heterogéneos, donde otro conjunto de efectos densodependientes entra en acción. Cuando en una localidad las tasas de crecimiento poblacional son positivas, los excedentes pueden migrar y compensar déficits en ambientes con tasas negativas. Esto puede prevenir extinciones globales, o promover coexistencia regional, a pesar de que ocurran extinciones o exclusiones locales. Y todo puede depender de la escasez o abundancia de individuos en las poblaciones.

Entonces, el desenlace de dinámicas poblacionales: *persistencia* o *extinción*, y de las poblaciones que interactúan: *coexistencia* o *exclusión*, estará determinado por el balance de estos procesos, unos que se refuerzan, otros se contrarrestan, en tiempo y en espacio, modulado por efectos densodependientes propios de las bajas y las altas densidades poblacionales. El ensamblaje de esta variedad de enfoques dinámicos, con sus propiedades emergentes en el paso de niveles y escalas, son la base de este ensayo. Hago énfasis en la contextualidad de los procesos

densodependientes en las dinámicas de interacciones poblacionales, en escala metapoblacional y metacomunitaria. Como plataforma preliminar presento un recuento general de los diferentes enfoques y tipos de modelos desarrollados para analizar dinámicas espaciales; luego una revisión breve de estudios de dinámicas espaciales de interacciones poblacionales apoyados en estos modelos, y un repaso de algunos conceptos y procesos densodependientes. Todo confluye en la última sección, donde estas tres tramas se entrelazan dinámicamente en el ámbito de cada tipo de asociación poblacional. Aunque todos estos tópicos tienen gran impacto y desarrollo en el escenario evolutivo, me referiré principalmente a los aspectos demográficos enmarcados en la escala de tiempo poblacional, a veces referida como escala ecológica.

LA ESCALA ESPACIAL: UNA VARIEDAD DE MODELOS

Modelo metapoblacional de Levins: el modelo clásico. La propuesta original del modelo de Levins (1969; 1970) es la génesis del concepto de metapoblación y su definición como *población de poblaciones*. La dinámica en estudio es la de los parches que *nacen* y *mueren* por eventos de colonización y extinción. El modelo supone un gran número de poblaciones locales, en parches discretos, conectadas por migraciones. Se cuantifica sólo la fracción de parches ocupados y vacíos (*presencia/ausencia*);

el tamaño de los parches y las densidades poblacionales dentro de estos es irrelevante (Caja 1a). Las ecuaciones expresan la dinámica de colonización y extinción de parches (*recambio*) y la escala de tiempo de la dinámica local se supone mucho mayor que aquella de la dinámica metapoblacional. El modelo predice que para que una metapoblación persista, las recolonizaciones de parches desocupados deben ocurrir a una tasa suficientemente alta, de manera de compensar las extinciones locales; en otras

Caja 1: Modelos clásicos de Levins y Lotka-Volterra.

a. Modelo de metapoblaciones de Levins: presencia/ausencia, ocupado/desocupado

$$\frac{dP}{dt} = cP(1-P) - eP \quad \text{en equilibrio: } P^* = 1 - \frac{e}{c}$$

P : fracción de parches ocupados; c : tasa de colonización de parches, e : tasa de extinción de parches.

b. Modelo genérico tipo Lotka-Volterra: Dos especies, interacción facultativa, y densodependencia.

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{K_1} + \alpha_{12} \frac{N_2}{K_1} \right]$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{K_2} + \alpha_{21} \frac{N_1}{K_2} \right]$$

N_i : densidad poblacional, r_i : tasa intrínseca de crecimiento, K_i : capacidad de carga, de especie i ; α_{ij} : coeficiente, o $\alpha_{ij} = f(N_i, N_j)$: función, de interacción poblacional, $i, j = 1, 2$.

Mutualismo (+ +): $\alpha_{12}, \alpha_{21} > 0$; Competencia (- -): $\alpha_{12}, \alpha_{21} < 0$;

Victima-explotador (+ -): $\alpha_{12} < 0, \alpha_{21} > 0$;

Interacción Variable ($\pm \pm$): $\alpha_{12} = f(N_1, N_2)$, $\alpha_{21} = f(N_1, N_2)$

palabras, existe un umbral de densidad de parches necesario para la persistencia de la metapoblación. De forma equivalente una *metacomunidad* es una comunidad de metapoblaciones (Gilpin y Hanski, 1991), o de comunidades (Wilson, 1992). Estos modelos permiten estudiar dinámicas espaciales de poblaciones que interactúan en las localidades.

Variaciones al modelo clásico: modelos con estructura y modelos espacialmente explícitos. El modelo clásico de Levins es un modelo sin estructura y espacialmente implícito, y sirve de marco para la incorporación de variaciones en aspectos espaciales:

El modelo metapoblacional sin estructura supone todos los parches iguales; la dinámica metapoblacional resulta de la relación entre tasas de extinción y colonización. En el modelo metapoblacional con estructura se considera que los parches se distinguen por alguna característica como tamaño, calidad del ambiente, etc, lo cual determina las tasas de colonización y extinción de estos. Estos modelos muestran que pueden existir equilibrios múltiples, y por lo tanto efectos umbrales drásticos: pequeños cambios ambientales pueden causar cambios enormes en los niveles de equilibrio de las especies; esto es relevante para planes de conservación o manejo de poblaciones (Gyllemberg *y col.*, 1997; Shurin *y col.*, 2004). La presencia de equilibrios múltiples se ha demostrado, por ejemplo, en metapoblaciones de la mariposa *Melitaea cinxia* donde las tasas de migración son altas (Hanski *y col.*, 1995).

El modelo metapoblacional espacialmente implícito supone que todas las poblaciones locales están igualmente conectadas. El modelo espacialmente explícito considera que la migración depende de la distancia entre parches. En esta categoría se incluyen los llamados modelos de grilla, autómatas celulares, mapas acoplados, entre otros, siendo los más comunes los parches en arreglos espaciales regulares en los que se registra sólo presencia-ausencia de especies (ocupado/desocupado) en cada celda (Hanski y Gilpin, 1997).

Modelos con dinámicas locales explícitas. Los modelos con *dinámicas locales explícitas* incorporan procesos de nacimiento, mortalidad, emigración e inmigración de individuos, dentro de cada parche, además de las interacciones entre poblaciones de parches cercanos. Estos modelos permiten estudiar las interacciones entre las dinámicas locales y las metapoblacionales (o regionales). A diferencia del modelo clásico, se considera que las dinámicas locales y las regionales

operan a escalas comparables. Normalmente estos modelos consideran un número finito de parches, y con ellos se estudia el efecto de las migraciones sobre las dinámicas poblacionales locales, particularmente sobre su sincronización y estabilización. La versión más elemental de este tipo de modelo usa dos parches acoplados. En la Caja 2 se presentan dos de estos modelos.

Algunos modelos con dinámicas locales explícitas consideran que las poblaciones tienen mecanismos eficientes de regulación (dinámicas locales estables) de manera que no existen procesos de extinción y recolonización en los parches, sólo variaciones en sus dinámicas poblacionales internas moduladas por las migraciones. Otros modelos consideran dinámicas poblacionales locales inestables y se estudia cómo los procesos migratorios o de dispersión promueven la estabilidad de la metapoblación, a pesar de que ocurran eventos de extinción local. Los modelos con dinámicas locales explícitas

pueden ser espacialmente implícitos o explícitos, y también puede incorporarse en ellos estructura de parches (Hanski y Gilpin, 1997).

Caja 2: Modelo espacialmente explícito, con dinámicas locales explícitas: Arreglo de parches en grilla.

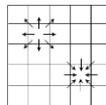
Arreglo espacial de n parches o celdas, en grilla regular, o autómata celular. Modelo discreto. N_t, P_t densidades de especies en tiempo t , específicas para cada parche. Entre t y $t+1$, para cada parche, se computan dos procesos:

(i) Densidades poblacionales según dinámica poblacional intra e inter-específica, son funciones de ambas densidades en unidad de tiempo anterior:

$$N'_{t+1} = f(N_t, P_t) \quad P'_{t+1} = g(N_t, P_t)$$

(ii) Densidades poblacionales después del proceso de migración. Por ejemplo, si fracciones constantes, μ_N, μ_P , de cada especie N, P , migran desde cada celda y se reparten equitativamente a las ocho celdas vecinas (k), el modelo se define como:

$$N_{t+1} = (1 - \mu_N)N'_{t+1} + \frac{1}{8}\mu_N \sum_k N'_{k,t+1}$$



$$P_{t+1} = (1 - \mu_P)P'_{t+1} + \frac{1}{8}\mu_P \sum_k P'_{k,t+1}$$

Las migraciones en los bordes pueden ser absorbentes (individuos desaparecen al cruzar el borde), periódicas (individuos que salen del espacio por un borde entran de nuevo por el borde opuesto), o reflectivas (individuos rebotan al chocar contra un borde).

DINÁMICAS ESPACIALES DE LAS INTERACCIONES POBLACIONALES.

La investigación de dinámicas espacio-temporales abarca los niveles propios de la ecología poblacional: una sola especie, interacciones entre dos especies, y entre varias especies (comunidades). Los estudios de una sola especie se orientan a migraciones entre parches que permiten la recolonización en áreas donde ha ocurrido extinción. En general, para una

especie sola, la migración entre parches promueve la persistencia. Estas teorías tienen variedad de enfoques y aplicaciones en el ámbito ecológico. Se han utilizado en la toma de decisiones en epidemiología, una de las teorías de metapoblaciones más desarrolladas. Un individuo de una especie hospedera es un parche de ambiente adecuado para un parásito, la infección es un evento de colonización, y la recuperación, o muerte del hospedador, es un evento de extinción. A partir de estos modelos pueden entenderse procesos y evaluarse medidas específicas para el control de enfermedades infecciosas (Anderson y May, 1991; Nee 1994; Nee *y col.*, 1997; Torres-Sorando y Rodríguez, 1997; Rodríguez y Torres-Sorando, 2001). En programas de conservación estos modelos se pueden utilizar para estimar la cantidad de hábitat destruido que resultaría en la erradicación de una especie, la cual puede ser sorprendentemente pequeña (Lande 1988; Hanski y Thomas, 1994). Wilbur (1996) estudia la dinámica espacio-temporal de una especie con ciclo de vida complejo en el cual los individuos ocupan secuencialmente ambientes diferentes.

En estudios de más de una especie - dinámica de metapoblaciones multi-específica - el énfasis ha sido en cómo la fragmentación del ambiente permite la estabilidad de sistemas biológicos que son inestables en parches aislados, y su efecto sobre las condiciones de coexistencia, exclusión o extinción de las especies. Estudios empíricos y de campo revelan que algunas asociaciones depredador-presa, y de competencia, son estables debido a dinámicas metapoblacionales (Katz 1985; Walde 1991; 1994). Se observa que la interacción es inestable localmente, pero hay estabilidad y persistencia a escala regional. La teoría acompaña estas ideas: los modelos permiten concluir que la estructura espacial de la interacción facilita la coexistencia de las especies. Esta fue la idea que originalmente impulsó al desarrollo de estas teorías.

Para especies que interactúan se han desarrollado modelos metapoblacionales con dinámicas locales implícitas y explícitas. En el primer caso son extensiones del modelo de Levins en los cuales se incorporan relaciones de competencia, o de depredación, o de mutualismo. Se considera la dinámica de parches ocupados, o no, por una de las dos especies, o por las dos, y se estudian las condiciones de estabilidad metapoblacional dadas ciertas tasas de colonización y extinción, para diferentes arreglos espaciales. Las tasas a las cuales una especie coloniza otros parches, y las tasas de extinción locales, dependen principalmente de la presencia o ausencia de otras especies. Por lo general, hay al menos un equilibrio metapoblacional estable, de manera que las metapoblaciones

persisten aunque haya extinciones locales (Nee y May, 1992; Nee *y col.*, 1997). Los modelos con dinámicas locales explícitas analizan la dinámica de la interacción poblacional dentro de los parches, y luego el efecto de las migraciones sobre estas dinámicas locales y sobre la metapoblación. Cuando los sistemas locales son estables, usualmente la metapoblación también lo es. Sin embargo, en interacciones depredador-presa o parasitismo, la dispersión muy asimétrica entre las especies puede ser desestabilizadora aún cuando localmente los sistemas sean estables (Neubert *y col.*, 1995; Rohani *y col.*, 1996). Otros estudios parten de situaciones de inestabilidad local, y examinan las condiciones que conducen a estabilidad a nivel metapoblacional. Los modelos predicen de manera general que la heterogeneidad espacial y la dispersión de las especies, aumenta la estabilidad y persistencia del sistema biológico, aunque un alto grado de migración puede producir también inestabilidad (Hassell *y col.*, 1991a; 1994; Comins *y col.*, 1992; Hanski y Zhang, 1993; Nee *y col.*, 1997; Hassell, 2000).

Estos estudios proveen una plataforma para el análisis de redes ecológicas con dinámicas poblacionales explícitas en ambientes heterogéneos, un tema de punta en este momento en la ecología teórica. La consideración de múltiples especies interactuando a todos los niveles tróficos introduce una gran complejidad en los modelos. Surgen así interacciones indirectas entre las especies, y otras propiedades emergentes debido al cambio de escala. Se estudian principalmente la persistencia y la diversidad de las redes. Se identifica la relevancia de los patrones de dispersión de las especies, en relación a su importancia dentro de la estructura comunitaria (si son especies clave, o depredadores tope), a su estatus trófico (si son depredadores, presas, o competidores), y a su condición de especie generalista o especializada (mayor o menor número de conexiones). Los modelos nos muestran cómo la extinción de una especie clave, o un depredador tope, o de una especie que es presa de depredadores especialistas, pueden desencadenar la pérdida de muchas otras especies, y cómo este proceso es acelerado por la fragmentación del espacio. Excelentes revisiones de este tópico en Solé y Montoya (2005), y Amarasekare (2008). El estudio de las dinámicas espacio-temporales con interacciones poblacionales y dinámicas espaciales explícitas aumenta en complejidad a medida que se incorporan mayor cantidad de elementos en los modelos. Jansen y Lloyd (2000) proponen una metodología teórica que facilita el estudio de sistemas espaciales complejos, basándose en extrapolaciones de los resultados de sistemas más simples (sistemas

desacoplados). Esto permite estudiar sistemas de k especies en n parches, con dinámicas de interacción explícitas dentro de cada parche, y la interacción entre especies de otros parches, reduciendo enormemente el esfuerzo numérico. Es la expresión más general de un modelo espacial con estructura, multi-parche, multi-específico, que permite determinar si la configuración espacial en parches produce variación en las propiedades de estabilidad con respecto al sistema en ambiente homogéneo. Los autores demuestran esta metodología en sistemas depredador-presa; y en problemas epidemiológicos (Lloyd y Jansen, 2004). Esta ha permitido estudiar patrones de sincronía observados en brotes de enfermedades infantiles.

El desarrollo de estas teorías ha tenido un impacto importante en los estudios empíricos. Los modelos metapoblacionales muestran claramente que se requiere un estudio cuidadoso de tasas de colonización y extinción en el campo, y detalles de la fragmentación del ambiente. Experimentales u observacionales, los estudios empíricos deben tomar en cuenta los diferentes tipos de estructura metapoblacional, y quizá considerarlos como posibles hipótesis distintas (revisiones en Harrison y Taylor, 1997; Amarasekare, 2003).

CONCEPTOS Y PROCESOS DENSODEPENDIENTES, LOS FUNDAMENTOS.

En esta sección refrescamos brevemente los fundamentos de algunos conceptos y procesos densodependientes relevantes en la discusión de las dinámicas de interacciones poblacionales, metapoblacionales y metacomunitarias.

Efecto Allee. En su expresión más general, el efecto Allee se refiere a la disminución de tasas de crecimiento poblacional con al aumento de la densidad que ocurre en poblaciones pequeñas o escasas. Es una densodependencia positiva a densidades poblacionales bajas, consecuencia de la importancia de procesos de cooperación intraespecífica en el desempeño de la población (Figura 1). Su contraparte, a altas densidades, es la densodependencia negativa, que ocurre por la aparición de competencia intraespecífica con el aumento de densidad.

Esta relación positiva con la densidad puede ocurrir a través de la disminución en la tasa reproductiva, o del aumento en la tasa de

mortalidad, o ambos. Ocurre, por ejemplo, por la dificultad de encontrar pareja en poblaciones pequeñas, o por la ineficiencia de estrategias de defensa grupal ante depredadores cuando el grupo de presas es bajo. Cuando el efecto es fuerte, existe un umbral o densidad crítica poblacional por debajo de la cual la tasa de crecimiento se hace negativa y la población se extingue. Se han dado muchas definiciones, interpretaciones, y discusiones alrededor de este concepto desde que fue propuesto por W.C. Allee (1931) (revisiones, por ejemplo, en Courchamp *et al.*, 1999; 2008; Berec *et al.*, 2007; Lidicker 2010). Lidicker (2010) conviene en que la definición más adecuada para el efecto Allee es la más sencilla: "son consecuencias demográficas de las acciones colectivas de influencias anti-reguladoras".

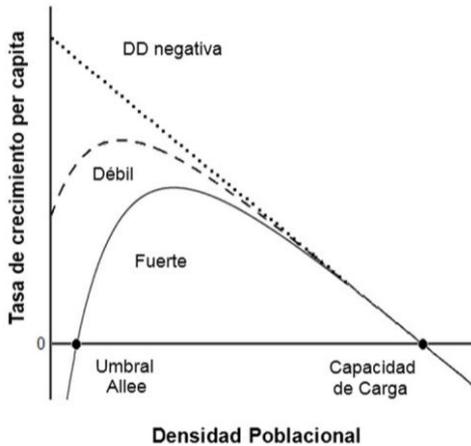


Figura 1. Relación de la tasa de crecimiento poblacional *per capita* con la densidad poblacional. La línea de puntos muestra una relación de densodependencia negativa a todas las densidades. La línea sólida y la línea de trazos muestran densodependencia positiva a bajas densidades: el efecto Allee. El efecto Allee puede ser débil o fuerte; en este último caso existe un umbral de densidad mínimo para el crecimiento poblacional.

A pesar de que el efecto Allee se define originalmente como un fenómeno intraespecífico, este se ha extendido de manera natural hacia el nivel de comunidades, con participación importante en la comprensión de procesos en ciertas interacciones poblacionales. De igual manera, como proceso densodependiente, ha encontrado cabida en el estudio de las dinámicas espaciales de estas comunidades.

Coefficientes y funciones de interacción densodependiente. El coeficiente de interacción, α_{ij} , en un modelo tipo Lotka-Volterra (Caja 1b), representa la intensidad y la naturaleza (detrimental o beneficiosa) del tipo de interacción entre dos poblaciones; lo primero cuantificado por su valor absoluto, y lo segundo por su signo. En las ecuaciones, la presencia de la población asociada se hace explícita en el término que contiene α_{ij} . El signo de este coeficiente determina si la presencia de la especie j causa un aumento o una disminución en la tasa de crecimiento de la población i . A nivel individual, α_{ij} representa la manera como un individuo de la especie j experimenta la presencia de uno de la especie i .

En un ambiente densodependiente, tanto la intensidad como la naturaleza de la interacción pueden tener diferentes desenlaces. Esto ocurre cuando reconocemos que existen costos y beneficios para cada especie en una asociación, y que estos pueden variar con sus abundancias (Bronstein, 1994). El balance neto define una función de interacción $\alpha_{ij} = \alpha_{ij}(N_i, N_j)$ que sustituye al coeficiente constante (Hernandez, 1998; Hernandez y Barradas, 2003). Dependiendo de la forma particular de variación de costos y beneficios con las densidades, esta función podrá tomar valores a lo largo del continuo de los negativos y los positivos, de manera que las interacciones entre las poblaciones variarán de manera correspondiente, pasando por diversidad de tipos y naturalezas (Figura 2). La interacción entre las especies en coexistencia quedará definida unívocamente como: mutualismo, o competencia, o depredación, etc. Esto permite representar, por ejemplo, casos de asociaciones que incluyen aspectos mutualistas y antagónicos, como la polinización, o la epibiosis, cuyo desenlace puede ser mutualismo o parasitismo dependiendo de las densidades poblacionales (Duffy, 1990; Wahl y Hay, 1995; Addicott y Bao, 1999; Holland *y col.*, 2002); o los casos de cambios de rol en la interacción, como las hormigas mutualistas de áfidos que cambian a depredadoras cuando estos son abundantes y cuando existen fuentes alternativas de néctar (Cushman y Addicott, 1991; Sakata, 1995; Del-Claro y Oliveira, 2000; Offenberg, 2001), o el intercambio en roles depredador-presa entre langostas y caracoles marinos en islas surafricanas (Barkay y McQuaid, 1988).

Se puede demostrar que en modelos tipo Lotka-Volterra (Caja 1b) la magnitud y signo de α_{ij} para una configuración dada de N_i y N_j , determina unívocamente el tipo de interacción de las poblaciones en esas densidades (Hernandez, 2009).

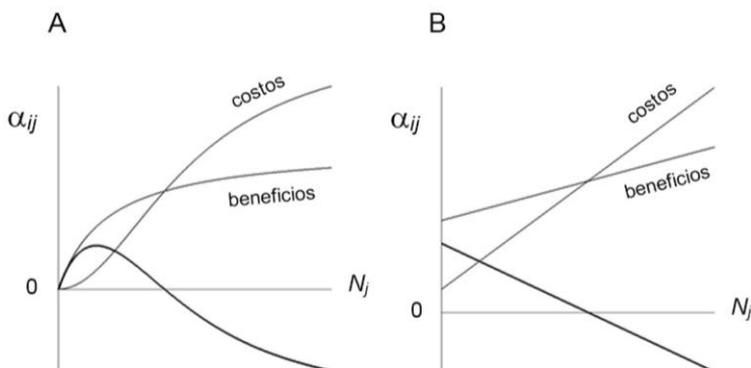


Figura 2. Dos ejemplos de Funciones de Interacción $\alpha_{ij} \equiv \alpha_{ij}(N_i, N_j; b_i, c_j)$ (línea gruesa), que resultan del balance neto de los costos y beneficios densodependientes, para la especie i por interacción con la especie j . En estos casos α_{ij} toma valores positivos para bajas densidades y negativos para altas. A) $\alpha_{ij} = (b_i N_j - N_j^2)/(1 + c_i N_j^2)$; B) $\alpha_{ij} = b_i - c_i N_j$ (modificado de Hernandez y Barradas 2003).

Fuentes y sumideros, y el efecto rescate. Pulliam (1988; 1996) considera una metapoblación espacialmente subdividida en parches discretos o localidades. En cada uno de ellos tienen lugar procesos de nacimiento y muerte, inmigraciones y emigraciones de individuos. En una localidad fuente los nacimientos exceden las muertes y la emigración excede la inmigración; en una localidad sumidero ocurre lo contrario. También se asigna el término directamente a las poblaciones; así, en ausencia de dispersión, las poblaciones fuente son aquellas con tasas de crecimiento poblacional positiva, y las poblaciones sumidero tienen tasas de crecimiento poblacional negativa. Si no se permiten las migraciones entre ellos, las poblaciones sumidero declinan y se extinguen, y las poblaciones fuente crecen indefinidamente. Sin embargo, cuando el excedente de nacimientos en las localidades fuente emigra compensando el déficit en parches sumidero, se alcanza un equilibrio dinámico; el número neto de individuos en cada localidad, y por ende en la metapoblación, no cambia en el tiempo.

Se han definido también poblaciones o localidades pseudo-sumideros (Watkinson y Sutherland, 1995; Pulliam, 1996); en estas las muertes exceden los nacimientos y la inmigración excede la emigración, pero a diferencia de un sumidero real, la población pseudo-sumidero mantiene

una tasa de crecimiento positivo en ausencia de inmigraciones. Esto ocurre, por ejemplo, cuando se conectan dos localidades fuente con emigración desde el parche de mejor calidad ambiental a uno de menor calidad. En equilibrio el ambiente más rico alcanza una abundancia menor a la que alcanzaría sin migración, y el ambiente más pobre puede resultar sobrepoblado, en cuyo caso presenta un patrón equivalente al de un sumidero. Sin embargo, si la inmigración cesa, la población no se extingue sino que declina hasta un nivel más bajo en el cual se mantiene.

A través de los modelos de dinámicas fuente-sumidero, se estudia el efecto de migraciones entre estos tipos de parches sobre las dinámicas locales y sobre las regionales. Este enfoque puede además considerar específicamente que estas tasas de crecimiento positivas o negativas, de fuentes y sumideros, se refieren a las tasas de crecimiento a bajas densidades poblacionales, es decir, en ausencia de densodependencia intraespecífica (Hanski y Simberloff, 1997).

El efecto sobresaliente en las dinámicas fuente-sumidero es que la dispersión de individuos de poblaciones fuente puede rescatar de la extinción a las poblaciones sumidero, y también puede prevenir el crecimiento ilimitado en localidades fuente. Así, este 'efecto rescate' (Brown y Kodric-Brown, 1977) proporciona el mecanismo para la persistencia de especies en ambientes espacialmente heterogéneos, o localidades poco favorables.

COEXISTENCIA, EXCLUSIÓN Y EXTINCIÓN: DINÁMICAS LOCALES EXPLÍCITAS Y PROCESOS DENSODEPENDIENTES

Los conceptos y procesos densodependientes, definidos originalmente para dinámicas de una sola especie, se adaptan y reinterpretan para su incorporación en el estudio de interacciones poblacionales. Por ejemplo, una localidad puede ser fuente para una población y sumidero para la especie asociada. O, algunos efectos solo se manifiestan en presencia de más de una especie. En algunos casos de depredación o de competencia, la coexistencia es posible debido a que la dispersión ofrece un "efecto de refugio" para la especie víctima o el competidor débil. Esto ocurre desde ambientes de baja intensidad de interacción a los de alta, modulados por diferencias en tamaños de parche o calidad de hábitat, o en las densidades del depredador o del competidor superior (Katz, 1985; Hassell *y col.*, 1991a; 1991b; 1994; Walde, 1991; 1994; Hochberg y Holt, 1995). Es claro

que los tópicos expuestos en las secciones anteriores están fuertemente conectados, y que sus perspectivas pueden tomar giros diferentes cuando se consideran en conjunto. Habiendo mostrado que la literatura es vasta en estos temas, para esta sección he seleccionado solo un pequeño grupo de trabajos en los cuales confluyen estas ideas. A través de ellos podremos apreciar la contextualidad de los procesos densodependientes en dinámicas de poblaciones que interactúan, en ambientes heterogéneos.

Una grilla para víctimas y explotadores. Entre los modelos de dinámicas espacio-temporales con interacciones poblacionales y dinámicas espaciales explícitas se destaca el de interacciones parasitoide-hospedador de Hassell, Comins y May (1991), debido las novedades que introduce en patrones espaciales de tipo grilla o malla regular (Caja 2). Este modelo supone el ambiente como un arreglo de celdas o parches rectangulares; dos procesos afectan la dinámica en cada generación. Primero, las poblaciones de hospedadores y parasitoides en cada parche interactúan de acuerdo al modelo discreto de depredador-presa de Nicholson y Bailey (1935):

$$N_{t+1} = \lambda N_t \exp(-aP_t), \quad P_{t+1} = N_t [1 - \exp(-aP_t)],$$

donde N_t y P_t son los tamaños poblacionales de hospedadores y parasitoides en la generación t , respectivamente, λ es la progenie promedio producida por un hospedador no parasitado, y a es una constante de proporcionalidad que mide la eficiencia de búsqueda del parasitoide. La forma de la ecuación del modelo para P_{t+1} implica que el parasitismo tiene un punto de saturación: los parasitoides cada vez encuentran menos hospedadores libres. El modelo supone que el patrón de búsqueda de los parasitoides es aleatorio e independiente. La dinámica resultante es inestable, con oscilaciones divergentes que en última instancia conducen a la extinción de ambas poblaciones. Segundo, hay una fase de dispersión en la cual una fracción fija de hospedadores (μ_N) y de parasitoides (μ_P) en cada parche se distribuye por igual entre los ocho parches más cercanos. Para diferentes conjuntos de valores de los parámetros λ , μ_N y μ_P , este arreglo espacial estructurado arroja una variedad de resultados: desenlaces de persistencia y estabilidad regional, a pesar de las inestabilidades locales, así como la extinción global. La probabilidad de persistencia global aumenta con el tamaño y complejidad del arreglo espacial (mayor número de celdas), y disminuye a medida que los hospedadores se hacen más móviles (mayor μ_N). Cuando la interacción

persiste, resultan patrones espaciales dinámicos diferentes: ondas en espiral de densidades cambiantes de hospedadores y parasitoides (para valores medios de μ_N y μ_P), mallas cristalinas en densidades completamente estáticas (para valores muy bajos de μ_N y muy altos de μ_P), y variación puramente caótica (valores bajos de μ_N y altos de μ_P) con un patrón de cambio espacialmente errático e impredecible. Los autores hacen énfasis en el hecho de que estos patrones espaciales complejos (que son estrictamente determinísticos) surgen aún cuando el ambiente en los diferentes parches es el mismo, es decir, son intrínsecamente generados por la interacción entre la dispersión local y la dinámica local.

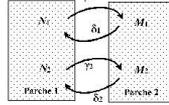
Competidores en fuentes y sumideros. Según el modelo metapoblacional clásico, si una especie es competitivamente superior en todos los parches (competencia asimétrica) y además es capaz de dispersarse, esta especie invade cada uno de los parches conduciendo a la extinción de la especie competidora inferior en toda la región. Sin embargo, si existen trueques entre las habilidades de competencia y dispersión en las especies, puede ocurrir coexistencia regional. Si sólo la especie competidora inferior se dispersa, o sólo esta tiene acceso a algunos parches, esta podrá colonizar y persistir en parches inicialmente vacíos. Se predice así, coexistencia a nivel regional, con las dos especies ocupando subespacios mutuamente excluyentes en la metapoblación. Aunque algunas evidencias empíricas apoyan estas ideas, numerosos estudios muestran que es también común encontrar situaciones en las que los competidores coexisten localmente, al menos en algunos de los parches del ambiente, junto a parches ocupados solo por una u otra especie. Motivados por estas evidencias Amarasekare y Nisbet (2001) desarrollan un modelo con un enfoque diferente, un modelo de dinámica fuente-sumidero para especies competidoras.

El modelo de Amarasekare y Nisbet (2001) es un modelo de competencia Lotka-Volterra para dos especies (sp_1 y sp_2), en dos parches, con dinámicas locales (Caja 3). Se estudian situaciones en las que cada especie es superior en unos parches e inferior en otros. Esto es resultado de diferencias en los parches, vía factores extrínsecos - microclima, disponibilidad de recursos - o intrínsecos - variabilidad genética, plasticidad fenotípica - reflejado en los parámetros del modelo; esto define la heterogeneidad espacial (Caja 4). Los autores investigan las condiciones bajo las cuales la existencia de trueques entre competencia y dispersión pueden conducir a la coexistencia local de competidores superiores e inferiores, es decir, el enfoque central no es ahora si una habilidad

superior para colonizar parches vacíos previene la exclusión regional, sino si una habilidad superior para inmigrar entre parches ocupados previene la exclusión local. Se estudian metódicamente todas las combinaciones posibles de dos aspectos: (a) habilidades competitivas, en: (i) ambiente homogéneo: en todos los parches sp1 es competitiva superior y sp2 competitiva inferior, (ii) ambiente heterogéneo: sp1 es competitiva superior en un parche, sp2 es competitiva superior en el otro; (b) habilidades dispersivas: (i) ninguna especie se dispersa, (ii) sólo la competitiva superior se dispersa, (iii) sólo la competitiva inferior se dispersa, (iv) ambas se dispersan.

Caja 3: Modelo espacialmente explícito, con dinámicas locales explícitas: Arreglo de dos parches.

Arreglo de dos parches, dos especies, dinámica local tipo Lotka-Volterra, migración denso-independiente y conservativa. Modelo en tiempo continuo.



$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{K_1} + \alpha_{12} \frac{N_2}{K_1} \right] - \gamma_1 N_1 + \delta_1 M_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{K_2} + \alpha_{21} \frac{N_1}{K_2} \right] - \gamma_2 N_2 + \delta_2 M_2 \\ \frac{dM_1}{dt} &= s_1 M_1 \left[1 - \frac{M_1}{L_1} + \beta_{12} \frac{M_2}{L_1} \right] - \delta_1 M_1 + \gamma_1 N_1 \\ \frac{dM_2}{dt} &= s_2 M_2 \left[1 - \frac{M_2}{L_2} + \beta_{21} \frac{M_1}{L_2} \right] - \delta_2 M_2 + \gamma_2 N_2 \end{aligned}$$

Parche 1: N_i , r_i , K_i , α_{ij} , como en Caja 1b.
 Parche 2: M_i : densidad poblacional, s_i : tasa intrínseca de crecimiento, L_i : capacidad de carga, de especie i , β_{ij} : coeficiente o función de interacción poblacional; $i, j=1, 2$.
 γ_i , δ_i , fracción de migración de individuos de especie i del parche 1 al 2, y del parche 2 al 1, respectivamente (modificado de Hernandez 2008).

De forma muy resumida comento algunos resultados. En el ambiente homogéneo, si no hay dispersión de ninguna de las dos especies, los parches con la sp1 son sumidero para la sp2, previniendo la coexistencia local. Pero si la sp2 coloniza un parche vacío persistirá en él porque la sp1 no migra, entonces, habrá coexistencia regional, con unos parches ocupados por sp1 y otros por sp2. Si sólo la sp2 se dispersa (trueque entre habilidades de competencia y dispersión) entonces los parches ocupados sólo por la sp2 son fuente para esta especie, es decir, actúan como parches refugio (efecto rescate) para la especie competitiva inferior. Los parches ocupados por la sp1 pueden ser invadidos por la sp2 y coexistir siempre que se cumplan ciertas relaciones entre los coeficientes de dispersión y los de competencia. Entonces, existe coexistencia regional, con algunos parches ocupados por ambas especies (coexistencia local) y otros ocupados sólo por la sp2. Finalmente, si ambas especies tienen capacidad de dispersión, no existen parches refugio para la competitiva inferior, quedando ésta excluida por completo. En el ambiente heterogéneo, la

coexistencia local no está determinada por mecanismos de trueque entre habilidades de competencia y dispersión, como en el caso anterior. Si no hay dispersión, cada parche es sumidero para la especie inferior, es decir, cada especie ocupará sola el parche donde es superior, excluyendo a la otra (coexistencia regional, no local). Pero si hay dispersión de ambas, lo que determina la coexistencia local, y por ende, la regional, es la condición de concentración de la intensidad de la competencia intraespecífica en relación a la interespecífica. Esto lo definen a su vez los valores relativos de los coeficientes de interacción α_{ij} locales, y el promedio aritmético regional, α_{ij}° , para cada especie. Es decir, a pesar de que cada especie es competidora superior en uno de los parches, sus coeficientes promedio determinan si alguna es competidora superior o inferior a escala regional. En principio, bajo cualquier caso es posible la coexistencia local; el resultado final está determinado por valores umbrales en los parámetros de dispersión y/o los coeficientes de competencia. Si ninguna es superior en promedio, cada especie puede invadir el parche donde la otra es superior, es decir, cada parche es fuente para la especie superior y sumidero para la inferior. Es interesante el caso en el cual hay efecto de

Caja 4: Heterogeneidad espacial y migración en los modelos.

Heterogeneidad espacial. La heterogeneidad espacial puede presentarse de dos maneras:

a. Parches con ambientes iguales: la heterogeneidad espacial viene dada por discontinuidad entre los parches, es decir, son islas habitables dentro de una matriz no habitable;

b. Parches con ambientes diferentes: los parches pueden ser contiguos y la heterogeneidad espacial la provee las diferencias ambientales entre parches; es decir, todos pueden ser habitables pero con diferencias de calidad.

En los modelos de dinámica poblacional, los parámetros son la expresión de las condiciones ambientales, entonces, en parches con ambientes iguales los parámetros son iguales, de manera que los resultados demográficos locales, sin migración - soluciones de equilibrio, condiciones de estabilidad, etc - serán idénticos para cada parche. En parches con ambientes diferentes, algunos parámetros varían, de manera que los desenlaces locales podrán ser distintos.

Migración. ¿Quiénes migran? Reconocemos dos categorías de migración entre parches de acuerdo a los siguientes criterios:

a. Migración determinada por la geografía: la dirección e intensidad de las migraciones están determinadas por características geográficas o espaciales del ambiente que contiene los parches. Por ejemplo, corrientes de aire o agua, gradientes, barreras geográficas, corredores, etc.

b. Migración determinada por la especie: sólo algunas de las especies migran entre los parches, mientras que otras permanecen, debido a características intrínsecas a las especies involucradas. Por ejemplo, en los casos de polinización solo el polinizador se dispersa, si las plantas no tienen estrategias de dispersión de semillas u otro.

prioridad global: cuando para ambas especies el coeficiente de interacción interespecífico global, α_{ij}° , es menor que el intraespecífico, α_{ii}° (condición equivalente a la de coexistencia inestable en el modelo original de Lotka-Volterra). En este caso cada especie invade el parche donde es inferior en tanto se disperse, pero para ambas la tasa de dispersión tiene un valor umbral crítico que no debe superar. Si estas condiciones no se cumplen hay exclusión global de la especie con menor valor umbral.

Resumiendo, en los casos de homogeneidad espacial en habilidades competitivas, es precisa la condición de trueque entre competencia y dispersión

para que ocurra la coexistencia local; en los casos de heterogeneidad espacial el elemento determinante es la condición de concentración de la intensidad de la competencia intraespecífica en relación a la interespecífica, dado que hay dispersión. En un modelo similar Nguyen Ngoc *y col.* (2010) muestran adicionalmente que migraciones rápidas y asimétricas pueden llevar a la exclusión global del competidor superior.

Modelos clásicos para los mutualistas. Armstrong (1987) desarrolla un modelo metapoblacional para la interacción mutualista obligada entre planta y polinizador. Considera localidades de parches que pueden estar: desocupados, ocupados por plantas solamente, u ocupados por ambas especies mutualistas, y estudia las condiciones de coexistencia o exclusión en la localidad. Para esto utiliza un modelo clásico de ocupación/desocupación (Caja 1a), definiendo como variables la fracción de parches ocupados por plantas, y la fracción ocupada por plantas y polinizadores. Con base en este modelo metapoblacional Amarasekare (2004b) desarrolla un modelo metacomunitario, es decir, estudia la dinámica de un conjunto de estas localidades conectadas por dispersión.

En el modelo se establecen dos condiciones: hay movilidad de una sola de las especies (siendo el caso de una planta y su polinizador, sólo este último se dispersa); y en la dinámica local existe efecto Allee, es decir, si dentro de una localidad la abundancia de parches con plantas y/o de polinizadores es muy baja las poblaciones decrecen y se extinguen - los polinizadores no pueden sobrevivir sin la planta, y la planta sola sobrevive pero no se reproduce sin el polinizador. Presento primero los resultados de la dinámica dentro de las localidades (Armstrong, 1987) y luego los de la metacomunidad (Amarasekare, 2004b).

Las soluciones estables del modelo a nivel de localidad son: (a) una solución única de extinción de ambas especies, (0,0); ó (b) dos soluciones alternativas estables: (0,0) y coexistencia en mutualismo. La primera sucede cuando la tasa de colonización del polinizador es muy baja, ninguna especie persiste. El efecto Allee y el carácter obligatorio del mutualismo son los responsables de que la extinción sea una posibilidad. La segunda solución corresponde a una tasa de colonización mayor; existe un umbral de tasa de colonización del polinizador que permite la persistencia y coexistencia de las especies. Esto ocurre porque altas tasas de colonización del polinizador contrarrestan la fuerza del efecto Allee, es decir, reducen la abundancia de parches requerida para cambiar la

naturaleza de la densodependencia de la tasa de crecimiento poblacional de positiva a negativa. Entonces, existe coexistencia estable posible en tanto la tasa de colonización del polinizador no sea muy baja, y las abundancias, tanto de la planta como del polinizador, excedan un valor umbral crítico (Armstrong, 1987).

A nivel de metacomunidad, es decir, considerando un conjunto de localidades conectadas por dispersión del mutualista móvil, Amarasekare (2004b) analiza las condiciones de estabilidad en extinción o coexistencia bajo tres situaciones: (a) una localidad conectada al 'continente', (b) dispersión de polinizadores que son 'excedentes' en localidades (no intervendrían de todas maneras en la dinámica local), y (c) polinizadores 'reproductivos' (intervendrían en la dinámica local si no emigraran). Los resultados muestran que en las tres situaciones el efecto Allee se ve mitigado permitiendo que las especies aumenten desde bajas densidades, de manera que el desenlace puede ser de coexistencia global y/o local, bajo condiciones particulares a cada situación. En el caso (a) el equilibrio estable global de coexistencia está garantizado en tanto haya inmigración de polinizadores desde el continente. Esto sucede porque siendo la tasa de dispersión del polinizador independiente de su abundancia en la localidad, su tasa de crecimiento per capita es alta cuando la abundancia local es baja y viceversa. Es decir, la densodependencia negativa inducida por la dispersión del polinizador contrarresta la densodependencia positiva a bajas densidades de planta y de polinizadores. En el caso (b) la dinámica de fuente-sumidero puede permitir la persistencia local y global de la interacción mutualista, ya que puede ocurrir invasión y establecimiento de polinizadores en localidades vacías o que tienen tasas de crecimiento per capita negativas. En este caso se requiere heterogeneidad espacial en el ambiente, de manera que al menos una localidad tenga abundancias de planta y polinizadores por encima del umbral de acción del efecto Allee; y además, que la fracción de sobrevivientes que llega a la otra localidad exceda un valor umbral crítico. Por último, en el caso (c) se predice la persistencia de la interacción planta-polinizador, en tanto la fracción que emigra tome valores entre un umbral crítico mínimo y uno máximo. Mucha emigración puede causar que la tasa de crecimiento per capita de la localidad fuente se haga negativa, lo cual resultaría en extinción de la interacción mutualista.

Del trabajo de Amarasekare (2004b) se concluye que el efecto de la dispersión sobre la reproducción local de comunidades fuente puede ser tanto promotor como obstaculizador de la persistencia de interacciones

mutualistas en espacios fragmentados. En este modelo el umbral de extinción del efecto Allee surge como consecuencia directa de la interacción mutualista; es un umbral dinámico que depende de las interacciones locales y de la dispersión. Así, un aumento en la tasa de dispersión del mutualista que reduzca su abundancia por debajo de este valor crítico puede conducir a extinción a una comunidad que de otra manera sería viable. Esto significa que la dinámica de fuente-sumidero no garantiza la persistencia a largo plazo de las interacciones mutualistas sino que depende del balance entre el beneficio del efecto rescate de comunidades sumidero, y el costo de las comunidades fuente en términos de pérdida de potencial reproductivo. En otras palabras, tasas bajas de dispersión promueven la diversidad aumentando el beneficio a sumideros por un efecto rescate en relación a los costos reproductivos de las fuentes, mientras que altas tasas de dispersión implican una relación opuesta de costos y beneficios con un efecto adverso a la diversidad.

Efecto Allee en mutualismo y en competencia. Resulta interesante contrastar este resultado con los del modelo de Zhou *y col.* (2004) en el cual se estudia la dinámica metapoblacional (enfoque clásico) en una interacción de competencia con efecto Allee. Al igual que en el modelo de Amarasekare (2004b), para una localidad sola, este efecto de densodependencia positiva puede conducir a la extinción de la metapoblación cuando los niveles de ocupación son bajos. Los resultados del modelo de Zhou *y col.* (2004) predicen cuatro estados estables posibles: coexistencia a escala regional (cada especie ocupando parches diferentes), exclusión regional de una u otra especie, o extinción global de ambas. El resultado final depende de la configuración inicial de ocupación de parches. Al igual que en el modelo de Amarasekare (2004b), si el efecto Allee es fuerte, puede ocurrir la extinción de ambas especies aún en ambientes que de otra manera permitirían la coexistencia regional. Adicionalmente, una especie competidora inferior puede excluir a una competidora superior, aún cuando el efecto Allee sobre la inferior sea más fuerte, si los niveles de ocupación inicial de esta son suficientemente altos.

Interacciones variables, fuentes y sumideros variables. Las interacciones con desenlace variable o condicionado son asociaciones que pueden ser beneficiosas o perjudiciales para las especies asociadas, dependiendo de factores como abundancias, edad o tamaño de los individuos, condiciones ambientales, etc. (Abrams, 1987; Thomson, 1988; Bronstein, 1994). El desenlace o tipo de interacción resultante puede

variar a lo largo de un continuo de valores positivos y negativos, que dependen del balance neto de los costos y beneficios involucrados en la asociación para cada especie. Estas dinámicas han sido estudiadas con modelos matemáticos. El enfoque conceptual propuesto por Hernandez (1998), y Hernandez y Barradas (2003), incorpora funciones de interacción densodependientes, $\alpha_{ij} = \alpha_{ij}(N_i, N_j)$, en un modelo tipo Lotka-Volterra (Caja 1b). Los parámetros que modulan esta función de interacción (Figura 2), y las capacidades de carga (K_i , K_j), representan las condiciones ambientales locales para las poblaciones que interactúan. Para diferentes conjuntos de parámetros las mismas dos especies pueden coexistir bajo diferentes tipos de interacción, o una de las especies puede excluir a la otra y alcanzar su capacidad de carga. Puede existir un solo equilibrio estable global, o múltiples estados estables en iguales o diferentes tipos de interacción (fenómeno de histéresis, con posibles catástrofes cuspidales entre equilibrios estables alternativos). Otros modelos en la literatura reciente presentan enfoques y resultados equivalentes: Zhang (2003) estudia interacciones que transitan de competencia a mutualismo entre bajas y altas densidades poblacionales; Neuhasser y Fargione (2004) modelan la interacción micorriza-planta, cuyo desenlace entre mutualismo o parasitismo lo definen las densidades poblacionales y las condiciones ambientales; Holland y DeAngelis (2009) y Wang y DeAngelis (2011) incorporan respuestas funcionales consumidor-recurso densodependientes, de forma equivalente a los costos y beneficios en la asociación, permitiendo el desenlace variable.

El efecto de la heterogeneidad espacial en interacciones variables entre dos especies se ha estudiado con un modelo de dinámicas locales explícitas en dos parches (Hernandez 2008) (Caja 3), utilizando la función α_{ij} de interacción lineal $\alpha_{ij} = b_i - c_i N_j$ (Figura 2). Se analizan cuatro casos que abarcan una variedad de condiciones ambientales y soluciones estables en los parches, sin migración (punto de partida). Esto es, combinaciones de: (a) coexistencia de las especies, o exclusión de una de ellas, (b) igual en ambos parches, o una solución en cada uno, o con intercambio de roles entre los parches, (c) soluciones estables únicas, o múltiples, (d) parches con ambientes iguales, o diferentes.

El foco de análisis es el efecto que tienen las migraciones (diferentes intensidades, dirección y especificidad; Caja 4) sobre: (i) variaciones en el desenlace de la interacción, y (ii) variaciones en el número de soluciones estables, por bifurcaciones o aniquilaciones de equilibrios. Resumo las tendencias generales: (i) Cuando se incorporan migraciones entre

parches se observa que una víctima se puede convertir en mutualista o explotadora, una especie excluida puede invadir, y una buena competidora puede sobrepasar su propia capacidad de carga. Esto ocurre cuando las migraciones implican un aumento proporcional de individuos de su misma especie en su localidad, bien sea por emigración o inmigración. Es decir, en este caso la heterogeneidad espacial y la dispersión favorecen el desempeño demográfico de la población, esto es, un "efecto de promoción de la dispersión". La situación inversa es también cierta: la dispersión es detrimental cuando involucra una disminución proporcional en la densidad local de la especie. (ii) Independientemente de cuál especie migre, en los parches que reciben las migraciones ocurren bifurcaciones de equilibrio, y en los parches que aportan las migraciones ocurren aniquilaciones; el número de soluciones de equilibrio aumenta o disminuye correspondientemente. Existen umbrales críticos inferiores y superiores de tasas de migración para la ocurrencia de bifurcaciones y aniquilaciones; es decir, no ocurren si las tasas son muy bajas o muy altas. Este resultado coincide con otros trabajos, por ejemplo, Gylleberg y Hanski (1992), Hanski y Zhang (1993), Hanski *y col.* (1995), Shurin *y col.* (2004).

Costos y beneficios en escala local y regional: dos dinámicas superpuestas. Ni la extinción ni el crecimiento ilimitado de las poblaciones son soluciones estables en este modelo, de manera que las localidades no se pueden definir estrictamente como fuentes o sumideros. No obstante, por sus propiedades dinámicas se considera que una localidad o población fuente es la que aporta migraciones que causan efecto de promoción de la dispersión, es decir, de forma equivalente al efecto rescate que previene la extinción. Las localidades o poblaciones que ven disminuido su desempeño se comportan como sumideros, o más precisamente, como pseudo-sumideros, *sensu* Watkinson y Sutherland (1995).

A escala local, sin migraciones, el desenlace de las interacciones variables es determinado por el balance de costos y beneficios densodependientes, a través de las funciones de interacción α_{ij} . La naturaleza misma de estas funciones provee una suerte de efecto rescate entre una población y otra: a bajas densidades toman valores positivos, lo cual redundaría en un aumento en la tasa de crecimiento de la otra población; a altas densidades toman valores negativos, restringiendo el crecimiento ilimitado. El desenlace es de coexistencia como mutualistas, o como víctima-explotador. Para otros parámetros la solución local estable

es la exclusión de una de las especies; una u otra dependiendo de las abundancias iniciales. En este caso las poblaciones se comportan como competidoras. A nivel regional, cuando se incorporan las migraciones, estos efectos se ven modulados por funciones de interacción globales, α_{ij}^o , obviamente también densodependientes, pero que responden a las abundancias metapoblacionales. Esto causa variaciones en los valores umbrales de densidad que delimitan los efectos beneficiosos (a bajas densidades) y detrimentales (a altas densidades) de la asociación, con desenlaces que pueden ser concordantes, o no, con los locales. Así, la dinámica regional se analiza con base en mecanismos y procesos equivalentes al modelo de competencia de Amarasekare y Nisbet (2001), con diferencias importantes ya que los coeficientes de interacción locales y globales en el caso de estos no son densodependientes sino constantes. En las interacciones variables, para la coexistencia regional estable no se requieren trueques entre habilidades de dispersión y competencia; tampoco se requieren fuentes externas fijas de individuos para que la invasión de una población sea estable y persista.

Por otra parte, a pesar de que la migración sea densoindependiente, se ha establecido que existen efectos densodependientes asociados a la dispersión *per se*. Para poblaciones sumidero con abundancia local baja, es beneficioso recibir individuos pues aumenta sus tasas de crecimiento (efecto rescate o efecto de promoción); no obstante, esto representa costos para las poblaciones fuente, por la pérdida de individuos reproductivos (Amarasekare, 2004a;b). Entonces, a nivel regional la dispersión incorpora relaciones de costo-beneficio sobre las tasas de crecimiento, las cuales en el contexto de las interacciones variables, pueden reforzar o contrarrestar el balance de costos-beneficios que ocurre a nivel local.

De este juego dinámico entre funciones α de interacción locales y globales, y balances de costos y beneficios locales y globales, surge un fenómeno interesante: así como el rol de víctima, explotador, mutualista, o competidor, de la especie, puede variar localmente; el rol de fuente o sumidero del parche también es dinámico y puede variar.

RECAPITULACIÓN Y COMENTARIOS FINALES

En el estudio de dinámicas espaciotemporales de interacciones poblacionales con el enfoque de fuentes y sumideros, se reconocen una variedad de procesos densodependientes asociados: efecto Allee, efecto

rescate, coeficientes de interacción variables. Todos participan en el juego dinámico, con efectos que se apoyan o que se enfrentan, con mayor o menor preponderancia dependiendo del tipo de interacción, para determinar el desenlace de coexistencia, exclusión, o extinción, de las poblaciones involucradas. Para cada situación los conceptos y procesos encuentran interpretaciones y adaptaciones en su definición.

En los modelos de mutualismo - metapoblacional de Armstrong (1987) y metacomunitario de Amarasekare (2004b) - las localidades sumidero son aquellas en las que las densidades del polinizador y/o de la planta están por debajo del valor umbral crítico que permite la polinización y por ende la persistencia de las poblaciones (efecto Allee). La dispersión de polinizadores desde localidades fuente (por encima del umbral) a poblaciones sumidero previene la extinción local (efecto rescate). Sin embargo, un grado de dispersión muy alto puede causar la extinción de la metacomunidad por los costos asociados a la pérdida de individuos reproductivos de localidades fuente. Las variables en estudio en estos modelos son las fracciones de parches de un tipo y otro.

Los modelos con dinámicas locales explícitas permiten estudiar el desempeño de las poblaciones locales y sus migraciones en escalas de tiempo equivalentes; las variables en estudio son las abundancias. En el modelo metapoblacional de competencia de Amarasekare y Nisbet (2001) los parches con competidores superiores son sumidero para los competidores inferiores, los cuales se extinguen localmente. No obstante, parches ocupados por competidores inferiores solamente, o por ambos competidores en coexistencia, son fuente de competidores inferiores que emigran y rescatan poblaciones sumidero, permitiendo la coexistencia de las especies en localidades donde esto no sería posible. Cuando ambas especies se dispersan la coexistencia regional requiere que las intensidades de competencia interespecífica global sean menores que las intraespecíficas. El modelo, metapoblacional clásico, de Zhou *y col.* (2004) señala que la presencia de efecto Allee en la metapoblación de competidores puede causar la extinción de las especies, que de otra manera coexistirían.

En estos modelos de mutualismo y competencia, los resultados estables locales, sin migración, pueden ser de extinción o coexistencia. En el modelo metapoblacional de víctima-explotador de Hassell, Comins y May (1991) la coexistencia no es una solución estable local; ambas poblaciones

tienen crecimiento indefinido que las lleva a extinción. Aunque no se utilizan estos conceptos en el trabajo original, desde el punto de vista de las dinámicas fuente-sumidero estas localidades estarían definidas como fuentes para ambas poblaciones. La coexistencia regional ocurre por efecto rescate de los parches donde suceden extinciones locales.

Por el contrario, en el modelo metapoblacional de interacción variable o desenlace condicional (Hernandez, 2008) la extinción de especies no es una solución local estable. O bien las poblaciones coexisten, o alguna es excluida mientras la residente alcanza su capacidad de carga. Los desenlaces varían por el efecto de retroalimentación densodependiente de las funciones α_{ij} de interacción, el cual promueve el aumento de tasas de crecimiento a bajas densidades y regula las poblaciones a altas densidades. En la escala regional, el balance de costos y beneficios incluye además efectos densodependientes asociados a la dispersión y a los coeficientes α de interacción globales. Así, los desenlaces son dinámicos, no sólo en la condición de coexistencia o exclusión, y en el tipo de interacción poblacional, sino también en los roles de fuente y sumidero de las localidades. No sorprende que en el análisis de este modelo emerjan todos los procesos y mecanismos de los modelos de competencia, mutualismo y víctima-explotador. Las poblaciones con desenlaces variables se pasean por todas estas, respondiendo a las diferentes fuerzas densodependientes que operan sobre su desenlace en su ruta dinámica hacia la condición de estabilidad.

En estos modelos de víctima-explotador y de interacciones variables, aunque sus localidades no se ajustan exactamente a las definiciones originales de fuentes y sumideros (Pulliam, 1988), las dinámicas globales responden a procesos y mecanismos equivalentes. Es posible analizarlos desde esa perspectiva ajustando y redefiniendo los conceptos, como los pseudo-sumideros de Watkinson y Sutherland (1995), o el efecto de promoción de la dispersión (Hernandez, 2008).

AGRADECIMIENTOS

Mis agradecimientos van a Roberto Cipriani y Harold De Vladar por su invitación a participar con este artículo en un libro de Ecología y Evolución. Agradezco también a José M. Montoya por sus valiosos comentarios y sugerencias en la revisión de este trabajo (y por firmarla), y a un revisor anónimo; ambos contribuyeron a mejorar este trabajo. Deseo

agradecer a mis compañeros del Laboratorio de Evolución y Ecología Teórica, al Instituto de Zoología y Ecología Tropical, a la Facultad de Ciencias, y al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, de la Universidad Central de Venezuela, por su apoyo incondicional en la realización de nuestras tareas de investigación de cada día.

LITERATURA CITADA

- Abrams, P. 1987. On classifying interactions between populations. *Oecologia* 73(2):272-281.
- Addicott, J. y T. Bao. 1999. Limiting the costs of mutualism: multiple modes of interaction between yuccas and yucca moths. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266(1415):197-202.
- Allee, W. 1931. *Animal Aggregations, a Study in General Sociology*. Chicago, Chicago Univ. Press.
- Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecol. Lett.* 6(12):1109-1122.
- Amarasekare, P. 2004a. The role of density-dependent dispersal in source-sink dynamics. *J. Theor. Biol.* 226(2):159-168.
- Amarasekare, P. 2004b. Spatial dynamics of mutualistic interactions. *J. Anim. Ecol.* 73(1):128-142.
- Amarasekare, P. 2008. Spatial dynamics of foodwebs. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39:479-500.
- Amarasekare, P. y R. Nisbet. 2001. Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *Am. Nat.* 158(6):572-584.
- Anderson, R. y R. May. 1991. *Infectious Diseases of Humans: Dynamics and Control*. Oxford, Oxford Univ. Press.
- Armstrong, R. 1987. A patch model of mutualism. *J. Theor. Biol.* 125(2):243-246.
- Barkai, A. y C. McQuaid. 1988. Predator-prey role reversal in a marine benthic ecosystem. *Science* 242(4875):62-64.
- Berec, L., E. Angulo y F. Courchamp. 2007. Multiple Allee effects and population management. *Trends Ecol. Evol.* 22(4):185-91.
- Bronstein, J. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends Ecol. Evol.* 9(6):214-217.
- Brown, J. y A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58(2):445-449.
- Comins, H., M. Hassell y R. May. 1992. The spatial dynamics of host-parasitoid systems. *J. Anim. Ecol.* 61(3):735-748.
- Courchamp, F., L. Berec y J. Gascoigne. 2008. *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford, Oxford Univ. Press.
- Courchamp, F., T. Clutton-Brock y B. Grenfell. 1999. Inverse density dependence and the Allee Effect. *Trends Ecol. Evol.* 14(10):405-410.
- Cushman, J. y J. Addicott. 1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms. En: *Ant-Plant Interactions* (C. Huxley y D. Cutler, Eds), Oxford, Oxford Univ. Press, pp. 92-103
- Del-Claro, K. y P. Oliveira. 2000. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia* 124(2):156-165.
- Duffy, J. 1990. Amphipods on seaweeds: partners or pests? *Oecologia* 83(2):267-276.

- Gilpin, M. y I. Hanski. 1991. *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. London, Academic Press.
- Gylleberg, M. y I. Hanski. 1992. Single-species metapopulation dynamics: a structured model. *Theor. Pop. Biol.* 42(1):35-61.
- Gylleberg, M., I. Hanski y A. Hastings. 1997. Structured population models. En: *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution* (I. Hanski y M. Gilpin, Eds), London, Academic Press, pp. 93-122.
- Hanski, I. y M. Gilpin. 1997. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. London, Academic Press.
- Hanski, I. y D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. En: *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution* (I. Hanski y M. Gilpin, Eds), London, Academic Press, pp. 5-26.
- Hanski, I. y C. Thomas. 1994. Metapopulation dynamics and conservation: A spatially explicit model applied to butterflies. *Biol. Cons.* 68(2):167-180.
- Hanski, I. y D. Zhang. 1993. Migration, metapopulation dynamics and fugitive coexistence. *J. Theor. Biol.* 163(4):491-504.
- Hanski, I., J. Pöyry, T. Pakkala y M. Kuussaari. 1995. Multiple equilibria in metapopulation dynamics. *Nature* 377(6550):618-621.
- Harrison, S. y A. Taylor. 1997. Empirical evidence for metapopulation dynamics. En: *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution* (I. Hanski y M. Gilpin, Eds), London, Academic Press, pp. 27-42.
- Hassell, M. 2000. *The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions*. Oxford, Oxford Univ. Press.
- Hassell, M., H. Comins y R. May. 1991a. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature* 353(6341):255-258.
- Hassell, M., H. Comins y R. May. 1994. Species coexistence and self-organizing spatial dynamics. *Nature* 370(6487):290-292.
- Hassell, M., R. May, S. Pacala P. y Chesson. 1991b. The persistence of host-parasitoid associations in patchy environments. I. A general criterion. *Am. Nat.* 138(3):568-583.
- Hernandez, M.J. 1998. Dynamics of transitions between population interactions: a non-linear interaction alpha-function defined. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 265(1404):1433-1440.
- Hernandez, M.J. y I. Barradas. 2003. Variation in the outcome of population interactions: bifurcations and catastrophes. *J. Math. Biol.* 46(6):571-594.
- Hernandez, M.J. 2008. Spatiotemporal dynamics in variable population interactions with density-dependent interaction coefficients. *Ecol. Modell.* 214(1):3-16.
- Hernandez, M.J. 2009. Disentangling nature, strength and stability issues in the characterization of population interactions. *J. Theor. Biol.* 261(1):107-119.
- Hochberg, M. y R. Holt. 1995. Refuge evolution and the population dynamics of coupled host-parasitoid associations. *Evol. Ecol.* 9(6):1-29.
- Holland, J. y D. DeAngelis. 2009. Consumer-resource theory predicts dynamic transitions between outcomes of interspecific interactions. *Ecol. Lett.* 12(12):1357-1366.
- Holland, J., D. DeAngelis y J. Bronstein. 2002. Population dynamics and mutualism: functional responses of benefits and costs. *Am. Nat.* 159(3):231-244.
- Jansen, V. y A. Lloyd. 2000. Local stability analysis of spatially homogeneous solutions of multi-patch systems. *J. Math. Biol.* 41(3):232-252.
- Katz, C. 1985. A nonequilibrium marine predator-prey interaction. *Ecology* 66(5):1426-1438.

- Lande, R. 1988. Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia* 75(4):601-607.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15:237-240.
- Levins, R. 1970. Extinction. En: *Some Mathematical Problems in Biology* (M. Gerstenhaber, Ed.), Providence, Am. Math. Soc., pp. 75-107.
- Lidicker Jr, W. 2010. The Allee effect: its history and future importance. *Open Ecol. J.* 3:71-82.
- Lloyd, A. y V. Jansen. 2004. Spatiotemporal dynamics of epidemics: synchrony in metapopulation models. *Math. Bios.* 188(SI):1-16.
- Nee, S. 1994. How populations persist. *Nature Lond.* 367(6459):123-124.
- Nee, S. y R. May. 1992. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. *J. Anim. Ecol.* 61(1):37-40.
- Nee, S., May, R. y Hassell, M., 1997. Two-species metapopulation models. En: *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution* (I. Hanski y M. Gilpin, Eds), London, Academic Press, pp. 123-147.
- Neubert, M., M. Kot y M. Lewis. 1995. Dispersal and pattern formation in a discrete-time predator-prey model. *Theor. Pop. Biol.* 48(1):7-43.
- Neuhasser, C. y J. E. Fargione. 2004. A mutualism-parasitism continuum model and its application to plant-mycorrhizae interactions. *Ecol. Model.* 177(3-4):337-352.
- Nguyen Ngoc, D., R. Bravo de la Parra, M. Zavala y P. Auger. 2010. Competition and species coexistence in a metapopulation model: Can fast asymmetric migration reverse the outcome of competition in a homogeneous environment? *J. Theor. Biol.* 266(2):256-263.
- Nicholson, A. y V. Bailey. 1935. The balance of animal populations. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 3:551-598.
- Offenberg, J. 2001. Balancing between mutualism and exploitation: the symbiotic interaction between *Lasius* ants and aphids. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49(4):304-310.
- Pulliam, H. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.* 132(5):652-661.
- Pulliam, H. 1996. Sources and sinks: empirical evidence and population consequences. En: *Population Dynamics in Ecological Space and Time* (O. Rhodes, R. Chesser y M. Smith, Eds.), Chicago, Chicago Univ. Press, pp. 45-69.
- Rodríguez, D. y L. Torres-Sorando. 2001. Models of infectious diseases in spatially heterogeneous environments. *Bull. Math. Biol.* 63(3):547-571.
- Rohani, P., R. May y M. Hassell. 1996. Metapopulations and equilibrium stability: the effects of spatial structure. *J. Theor. Biol.* 181(2):97-109.
- Sakata, H. 1994. How an ant decides to prey on or to attend aphids. *Res. Pop. Ecol.* 36(1):45- 51.
- Shurin, J., P. Amarasekare, J. Chase, R. Holt, M. Hoopes y M. Leibold. 2004. Alternative stable states and regional community structure. *J. Theor. Biol.* 227(3):359-368.
- Solé, R.V. y J.M. Montoya. 2006. Ecological network meltdown from habitat loss and fragmentation. En: *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs* (M. Pascual y J. Dunne, Eds.), Oxford, Oxford Univ. Press, pp. 305-323.
- Thompson, J. 1988. Variation in interspecific interactions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19:65-87.
- Torres-Sorando, L. y D. Rodríguez. 1997. Models of spatio-temporal dynamics in malaria. *Ecol. Model.* 104(2-3):231-240.
- Wahl, M. y M. Hay. 1995. Associational resistance and shared doom: effects of epibiosis on herbivory. *Oecologia* 102(3):329-340.

- Walde, S. 1991. Patch dynamics of a phytophagous mite population: effect of number of sub-populations. *Ecology* 72(5):1591-1598.
- Walde, S. 1994. Immigration and the dynamics of a predator-prey interaction in biological control. *J. Anim. Ecol.* 63(2):337-346.
- Wang, Y. y D. DeAngelis. 2011. Transitions of interaction outcomes in a uni-directional consumer-resource system. *J. Theor. Biol.* 280(1):43-49.
- Watkinson, A. y W. Sutherland. 1995. Sources, sinks and pseudo-sinks. *J. Anim. Ecol.* 64(1):126-130
- Wilbur, H. 1996. Multistage life cycles. En: *Population Dynamics in Ecological Space and Time* (O. Rhodes, R. Chesser y M. Smith, Eds.), Chicago, Chicago Univ. Press, pp. 75-108.
- Wilson, D. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73(6):1984-2000.
- Zhang, Z. 2003. Mutualism or cooperation among competitors promotes coexistence and competitive ability. *Ecol. Modell.* 164(2-3):271-282.
- Zhou, S., C. Liu y G. Wang. 2004. The competitive dynamics of metapopulations subject to the Allee-like effect. *Theor. Popul. Biol.* 65(1):29-37.