

ASOCIACIONES POBLACIONALES CON INTERACCIONES VARIABLES POPULATION ASSOCIATIONS WITH VARIABLE INTERACTIONS

Maria Josefina Hernández

Laboratorio de Biología Teórica, Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Apartado 47058, Caracas 1041-A, Venezuela. Email: mjhernan@strix.ciens.ucv.ve

RESUMEN

Algunas poblaciones naturales pueden coexistir bajo diferentes tipos de asociación – mutualismo, parasitismo, depredación – y además sufrir transiciones entre un tipo y otro, en el tiempo y en el espacio. En esta charla se discute el análisis de la dinámica y la estabilidad de un modelo tipo Lotka-Volterra, en el cual se considera que los coeficientes de interacción son funciones de las densidades poblacionales, modulados por parámetros que representan las condiciones ambientales. Estos coeficientes pueden tomar valores positivos y negativos. El análisis de estabilidad muestra que existen soluciones estables múltiples de: *coexistencia*, bajo diferentes regímenes de interacción, para las mismas dos especies, o *exclusión* de una de las especies. Análisis de bifurcaciones muestran que factores ambientales *extrínsecos*, e *intrínsecos* a la asociación, actúan de manera antagónica sobre las densidades de equilibrio, y como consecuencia las transiciones entre distintos tipos de interacción pueden suceder de manera *catastrófica*. Se ilustra cada aspecto de la representación teórica con casos naturales reportados en la literatura.

ABSTRACT

Some natural populations can coexist under different associational regimes – mutualism, parasitism, predation – and also transit between them in time and space. In this work we analyze the dynamics and stability properties of a Lotka-Volterra model with density-dependent interaction coefficients (functions), modulated by parameters that represent environmental conditions. The interaction coefficients can take positive and negative values. The stability analysis shows that multiple stable solutions are possible for: coexistence – under different interaction regimes for the same two species; or, exclusion of one species. Bifurcation analysis shows that extrinsic and intrinsic to the association environmental factors act in conflicting ways upon equilibrium densities, and consequently transitions between different types of interaction may occur in a catastrophic fashion. Each theoretical aspect is illustrated with natural situations reported in the literature.

Palabras clave: interacciones variables, interacciones condicionadas, costos y beneficios, coeficientes de interacción denso-dependientes, catástrofes, simbiosis, mutualismo, parasitismo, modelo de interacción poblacional.

Keywords: variable interactions, conditional interactions, costs and benefits, density-dependent interactions, catastrophes, symbiosis, mutualisms, parasitism, population interaction model.

INTRODUCCION

La realidad natural: hoy coopera... mañana se aprovecha...?

La naturaleza nos muestra que en algunas especies, las mismas dos poblaciones pueden coexistir asociadas bajo diferentes regímenes de interacción–beneficioso o detrimental – dependiendo de las condiciones del ambiente, de las edades o tamaños de los individuos, de las densidades poblacionales, etc. Es posible además que sufran transi-

ciones entre un tipo y otro, en el tiempo y en el espacio, si estas condiciones cambian. La clasificación estática de las interacciones – mutualismo, competencia, depredación – resulta entonces inadecuada para estas asociaciones. En la literatura se han referido a este fenómeno como: *interacciones condicionadas* o *de resultado variable* (Bronstein 1994, Cushman y Addicott 1991). Se conocen numerosos ejemplos de poblaciones con interacciones condicionadas. Relataremos algunos con el fin de ilustrar los mecanismos biológicos subyacentes en los modelos que veremos luego.

La característica principal y común en los casos de interacciones condicionadas reportadas en la literatura, es que la presencia de la especie asociada involucra tanto *costos* como *beneficios* para la otra especie – medidos en términos de la contribución negativa o positiva a la *tasa de crecimiento poblacional* – de manera que, en última instancia, el resultado de la asociación depende del balance neto de estos (Thompson 1988, Bronstein 1994).

Veamos los detalles:

Interacción epibionte–hospedador. Las asociaciones epibióticas son comunes en ambientes acuáticos. Los epibiontes – algas, esponjas, y otros – viven y crecen de manera permanente o facultativa, sobre la superficie del hospedador – cangrejos, insectos, algas, etc. Los beneficios para el epibionte son obvios. Por ejemplo, si su hospedador es móvil tienen mayor acceso a los nutrientes; sin embargo, epibiontes fototrópicos son perjudicados si se fijan a un hospedador negativamente fotoactivo. Por otra parte, la presencia del epibionte conlleva costos para el hospedador: daño mecánico a la superficie, movimiento restringido, disminución en la disponibilidad de luz y de nutrientes, etc. No obstante, los hospedadores también reciben beneficios de la asociación ya que los epibiontes proveen protección contra depredadores – por camuflaje óptico o químico, o por defensa activa. El grado de daño causado – o de beneficio obtenido – depende principalmente del número de individuos epibiontes por hospedador o de la proporción de superficie del hospedador cubierta por el epibionte (Vance 1978, Threlkeld *et al.* 1993, Wahl y Hay 1995). Adicionalmente, se ha reportado que algunos depredadores pueden rechazar, o más bien sentirse más atraídos, por el simbiote epibionte-hospedador, dependiendo de si el epibionte es no-palatable, o es presa preferida. Según Wahl y Hay (1995): ‘*resistencia en asociación*’ o ‘*condena compartida*’.

Interacción hormiga–homóptero. Las hormigas se benefician de la asociación con áfidos y otros homópteros herbívoros ya que estos proveen excreciones o secreciones (*néctar*) ricos en azúcares y aminoácidos, los cuales utilizan como alimento. A su vez, los herbívoros obtienen protección de las hormigas contra sus depredadores naturales. Sin embargo, investigaciones de campo y

de laboratorio han demostrado que la magnitud de estos beneficios depende de las densidades relativas de las dos poblaciones involucradas: cuando la densidad de los herbívoros es baja, los beneficios de la asociación para éstos son altos, pero a mayores densidades la presencia de hormigas puede aportar pocos beneficios, ninguno, o ser más bien detrimental. Las condiciones ambientales particulares del herbívoro también influyen en este balance: por una parte, si la densidad de depredadores es baja el requerimiento de protección de los herbívoros es menor; y por otra, si la calidad del fluido de la planta hospedadora es alta, la calidad de las excreciones de los homópteros es también alta, de modo que un mayor número de hormigas es atraído; esto representa un mayor *fitness* para los herbívoros. No obstante, cuando la calidad del fluido es baja, también lo es la del néctar producido, en cuyo caso las hormigas pueden escoger depredar directamente a los herbívoros! Este es un caso claro de intercambio de roles entre beneficioso y detrimental en la asociación (Addicott 1979, Cushman y Whitman 1989, Cushman 1991, Cushman y Addicott 1991, Stadler y Dixon 1998, Del-Claro y Oliveira 2000).

Interacción langosta–caracoles marinos. El intercambio de roles en asociaciones tipo víctima-explotador ha sido cubierto en la literatura. Una situación sorprendente fue reportada en Sur Africa: en la Isla de Malgas los caracoles marinos son la presa favorita de una población abundante de langostas; en la Isla de Marcus – a 4 Km de distancia, con iguales condiciones ambientales – hay una ausencia total de langostas, mientras que los caracoles se encuentran presentes a altas densidades. Mil langostas fueron introducidas en la Isla de Marcus; éstas fueron masivamente atacadas y consumidas hasta su completa exclusión por los caracoles en el término de una semana (Barkai y McQuaid, 1988).

La representación formal: dinámicas de interacción en modelos matemáticos

La representación teórica general de la dinámica de interacciones condicionadas fue propuesta en Hernandez (1998). El caso particular en el cual estas interacciones son facultativas es analizado con mayor detalle en Hernandez y Barradas (2003); en este

trabajo se hace énfasis en la influencia de las condiciones ecológicas sobre los resultados de la asociación. Los aspectos formales pueden leerse en estos artículos. En esta charla presentaré un compendio de estos análisis, ilustrando cada aspecto de la representación teórica con los casos biológicos mencionados anteriormente. Es decir, el énfasis será en la comprensión conceptual más que en la justificación formal de la teoría propuesta.

Se utiliza como modelo básico un sistema de ecuaciones diferenciales del tipo Lotka-Volterra-representación clásica para el estudio de la dinámica de poblaciones que interactúan. En forma genérica este puede escribirse como:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{K_1} + \alpha_{12} \frac{N_2}{K_1} \right] \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{K_2} + \alpha_{21} \frac{N_1}{K_2} \right] \end{aligned} \tag{1}$$

donde N_i es la densidad poblacional, r_i es la tasa intrínseca de crecimiento, y K_i es la capacidad de carga, de la especie i ; α_{ij} es el coeficiente de interacción entre la especie i (spi) y la especie j (spj). Es importante señalar que este modelo representa el caso de *interacciones facultativas*; es decir, si la especie asociada está ausente, la otra especie puede existir sola y alcanzar la densidad correspondiente a su capacidad de carga.

El aspecto crucial del modelo, para nuestro tema en discusión, es que el signo de los coeficientes de interacción, α_{ij} , señala la naturaleza de la interacción: detrimental, si es negativo, y beneficiosa, si es positivo. Así, si de manera natural la asociación presenta cambios de detrimental a beneficiosa ante la variación de condiciones ambientales o poblacionales, se impone un modelo en el cual los signos de los coeficientes de interacción tengan la propiedad de cambiar de negativo a positivo como función de estas condiciones.

Función- α de Interacción: lo bueno y lo malo de cuántos socios.

La formulación matemática de la *Función- α de Interacción* propuesta es:

$$\alpha_{12} = \frac{b_1 N_2 - c_1 N_2^2}{1 + d_1 N_2^2} \tag{2}$$

b_1, c_1, d_1 , son parámetros de la función. En la Fig. 1 se muestra la forma gráfica.

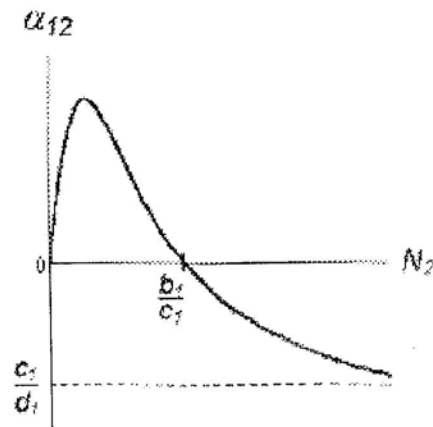


Figura 1. Función- α de Interacción. Coeficiente de interacción: $\alpha_{ij}(N_j; b_i, c_i, d_i)$.

Esta función define la dependencia de α_{12} con la densidad poblacional de la $sp2$, o sea, con N_2 . Es decir, si suponemos que de manera independiente tanto los *beneficios* como los *costos* se pueden representar por curvas monótonicas crecientes con N_2 ; entonces α_{12} corresponde a la curva que resulta de la resta de estas. La forma de α_{12} en la Fig. 1 se interpreta así: para la $sp1$, cuando la densidad de la $sp2$ es baja, los beneficios de la asociación superan los costos de modo que el balance neto es positivo. A mayores magnitudes de N_2 la relación se invierte, de modo que el balance neto se hace cero y luego negativo.

Ilustremos el concepto biológico subyacente con el caso de los epibiontes (sea, $sp2$) que ofrecen camuflaje óptico a sus hospedadores ($sp1$) al cubrir su superficie: la protección es más eficiente a medida que la cobertura (N_2) aumenta (curva de beneficios), aún a expensas de cierto daño mecánico causado a la superficie. Ahora bien, este daño

también es progresivo con la cobertura (curva de costos), de manera que puede alcanzar niveles en los cuales supera los beneficios que el hospedador obtiene por protección. Entonces, en términos netos, la asociación se hace detrimental. Por analogía, α_{21} debe ser función de N_1 , ya que para el epibionte, la asociación con el hospedador también conlleva beneficios y costos.

Generalizando, si entendemos que el coeficiente α_{ij} mide el valor de cada individuo de la especie j en términos de un individuo de la especie i ; entonces, la *función- α* indica que el efecto de cada individuo de la *spj* sobre la tasa de crecimiento poblacional de la *spi* depende de la densidad poblacional de la *spj*. Podemos imaginar numerosas formas resultantes para α_{ij} – lineales y no-lineales – pero para que representen las interacciones condicionadas, tal como se han definido aquí, deben tener la propiedad de cambiar de signo cuando las condiciones varían.

Primer resultado: soluciones estables múltiples

Sustituyendo la expresión de α_{12} – Ec. (2) – y la equivalente α_{21} , en las ecuaciones del modelo general (1), se obtiene la formulación explícita para la dinámica de interacciones variables facultativas entre dos especies. Queda:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{K_1} + \left(\frac{b_1 N_2 - c_1 N_2^2}{1 + d_1 N_2^2} \right) \frac{N_2}{K_1} \right]$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{K_2} + \left(\frac{b_2 N_1 - c_2 N_1^2}{1 + d_2 N_1^2} \right) \frac{N_1}{K_2} \right]$$

(3)

El análisis de estabilidad de este sistema lo presentaré en su forma gráfica; esto ofrece la ventaja de poder visualizar soluciones globales – ver Fig. 2. Las nulclinas correspondientes a cada ecuación se representan en el espacio de fases N_1, N_2 . Estas son las isoclinas correspondientes a valores de densidad para los cuales no hay crecimiento poblacional ($dN_i/dt = 0$); de manera que los puntos de intersección corresponden a

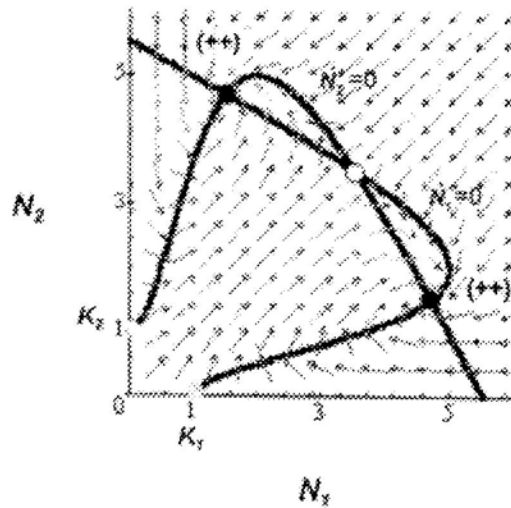


Figura 2. Nulclinas del modelo (3). Puntos de equilibrio: coexistencia estable (oscuros), coexistencia inestable (blanco), exclusión de una especie (grises).

puntos de equilibrio (N_1^*, N_2^*) del sistema. Para la situación presentada en la Fig. 2 se observa que existen equilibrios múltiples: *tres* en los cuales las poblaciones *coexisten* y *dos* en los cuales una especie es *excluida* por la otra. Estos dos últimos corresponden a puntos de corte de las nulclinas con los ejes; obviamente, son los puntos $(K_1, 0)$ y $(0, K_2)$ – una especie no está presente y la otra está en el valor que corresponde a su capacidad de carga.

El campo vectorial en la figura indica la dirección de cambio poblacional – (dN_1/dt) y (dN_2/dt) = 0. Este muestra claramente que de los tres puntos de *coexistencia*, dos son estables – puntos oscuros– y uno es inestable – punto blanco. Los puntos de *exclusión de una especie* son también inestables–puntos grises. La estabilidad de estos puntos de equilibrio puede confirmarse analíticamente a través del cálculo de los autovalores asociados a la matriz Jacobiana del sistema, evaluada en el equilibrio (detalles en Hernández y Barradas 2003).

El primer indicio de acercamiento a la realidad biológica que nos ocupa aparece: el modelo predice la posibilidad de encontrar las poblaciones *coexistiendo* bajo dos configuraciones estables distintas.

¿... cuán distintas?

La próxima tarea es establecer bajo qué régimen de interacción se encuentran las poblaciones en cada punto de equilibrio estable. En este trabajo definimos una interacción como *beneficiosa, neutral, o detrimental* para la sp_i , cuando asociada a una sp_j alcanza densidades de equilibrio, N_i^* , que son *mayores, iguales o menores*, respectivamente, a las que alcanzaría si estuviera sola, es decir, a su capacidad de carga K_i . Se utiliza la notación convencional de los símbolos $(++)$, $(--)$, $(+-)$, $(-+)$. El primer signo se refiere al efecto de la sp_1 sobre la sp_2 , y viceversa para el segundo signo. Un signo *positivo* o *negativo* en estos símbolos siempre corresponde a $\alpha_{ij} > 0$ ó < 0 , respectivamente; es decir, el de α_{21} en el primer signo, y α_{12} en el segundo. Esto es consecuencia directa de la definición del resultado o tipo de la interacción que se está utilizando en este trabajo, y que no debe confundirse con otras clasificaciones de tipo de interacción usadas en la literatura (por ej., Odum 1953, May 1973, Travis y Post 1979). En la Fig. 2 podemos fácilmente determinar que ambas situaciones de equilibrio estable corresponden al tipo $(++)$, es decir, las poblaciones pueden coexistir bajo dos configuraciones distintas pero en ambas la asociación es *mutualista*.

Nótese que en el gráfico de espacio de fases N_1, N_2 , los puntos de equilibrio pueden caracterizarse unívocamente de acuerdo a su posición en cuadrantes definidos por líneas rectas que parten de K_1 y de K_2 .

Segundo resultado: varían los parámetros... varían los patrones

Aún cuando la forma de las nulclinas se mantiene básicamente igual, la variación de los parámetros del modelo - K_i, b_i, c_i, d_i - produce cambios en los patrones de resultados. En la Fig. 3 se muestra cómo la gráfica de la Fig. 2 - ahora Fig. 3(a) - se modifica: primero con una disminución del parámetro b_1 - Fig. 3(b) - y luego con un aumento en K_1 - Fig. 3(c).

La disminución de b_1 causa un 'movimiento hacia la izquierda' de la nulclina de la sp_1 lo cual conlleva dos consecuencias relevantes: (i) en vez de tres equilibrios en *coexistencia* ahora se tiene

uno. Este es estable; ocurrió una *aniquilación* entre el otro equilibrio estable y el inestable; (ii) la solución de *coexistencia* es ahora de tipo $(+-)$, es decir, una relación de *depredación - 0 parasitismo, o herbivoría* - de la sp_2 a la sp_1 , donde antes había un *mutualismo*.

El aumento de K_1 produce ahora un 'movimiento hacia la derecha' de la nulclina de la sp_1 . Se destacan también dos efectos importantes: (i) ocurre una *bifurcación* que genera una nueva pareja de equilibrios estable e inestable; (ii) la posibilidad de *coexistencia* en régimen de *depredación, (+-)*, se mantiene, pero el nuevo equilibrio estable es la *exclusión de la sp_2* , o sea, $(K_1, 0)$.

Estos resultados indican que a través de la variación de los parámetros del modelo, el sistema se modifica: en el número de equilibrios, en la condición de estabilidad de estos, y más importante aún, en el tipo de interacción resultante! Con esto satisfacemos, desde el punto de vista teórico, la representación deseada de las interacciones poblacionales condicionadas y la dinámica que rige las transiciones entre ellas.

El significado biológico: factores extrínsecos e intrínsecos a la asociación

Es preciso ahora darle sentido biológico a este 'movimiento' de nulclinas que ocurre como respuesta a la variación de los parámetros. Los parámetros del modelo son expresiones del ambiente en el sentido más amplio y cabal:

- K_1 y K_2 reflejan la calidad del ambiente para la sp_1 y la sp_2 , respectivamente. Esto incluye elementos bióticos y abióticos. Mientras mayor es K_i mejor es el desempeño de la sp_i si está sola. Evidentemente, su magnitud es independiente de la asociación con la otra especie, es un elemento *extrínseco* a la interacción; sin embargo, los valores relativos del desempeño de la especie sola y asociada son los que indican cuál es el efecto neto de la interacción.

- b_i, c_i, d_i , los parámetros de la función- α , definitivamente están relacionados con propiedades inherentes a la asociación; miden el grado de respuesta y de sensibilidad del coeficiente de interacción α_{ij} ante cambios en la densidad de la especie asociada, y el valor del umbral entre

asociaciones negativas y positivas. La Fig. 4 muestra el efecto de un aumento en b_1 sobre la función $\alpha_{12}(N_2)$: la curva se mueve hacia arriba como un todo; de modo que (A) todos los valores, tanto negativos como positivos, aumentan para un mismo N_2 , (B) el umbral para $\alpha_{12}=0$ aumenta, lo cual implica que el intervalo de valores de N_2 para el cual la interacción es positiva, también aumenta. Entonces, como apreciación global puede afirmarse que mayores magnitudes de b_1 se traducen en contribuciones de la *sp2* a la *sp1* más eficientes y más beneficiosas. De manera análoga se pueden interpretar los efectos de los parámetros c_1 y d_1 . En última instancia, una combinación dada de b_1 , c_1 , d_1 determina una función α_{12} particular, lo cual a su vez expresa la manera como la *sp1* percibe la presencia de la *sp2* a diferentes densidades de ésta. Es una

propiedad *intrínseca* de la interacción entre las dos especies, modulada por el contexto ecológico; la interacción *acusa recibo* de los cambios ambientales a través de la variación de b_1 , c_1 y d_1 .

Regresemos ahora a la secuencia de situaciones de la Fig. 3. Esta puede comprenderse mejor especulando un poco con el caso de las interacciones entre hormigas y homópteros. Supongamos que las hormigas son la *sp2* y los homópteros la *sp1*; y que la calidad del ambiente del homóptero está principalmente determinada por la densidad de sus depredadores naturales ante los cuales las hormigas brindan protección. Esto define la magnitud de K_1 . Si para ambas poblaciones la calidad ambiental no es buena, el resultado probable de la interacción es de *mutualismo* – como se muestra

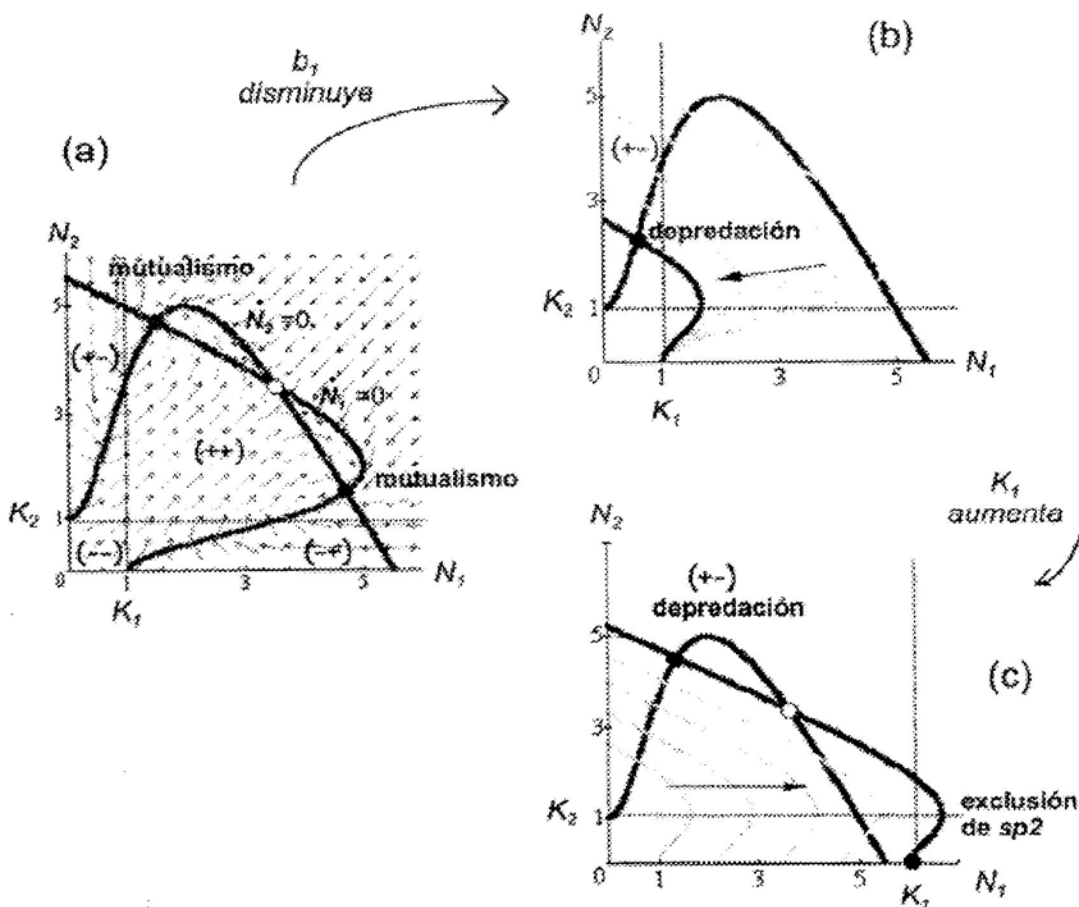


Figura 3. Efectos de la variación de los parámetros b_1 y K_1 en los patrones de nulclinas y en los tipos de interacción.

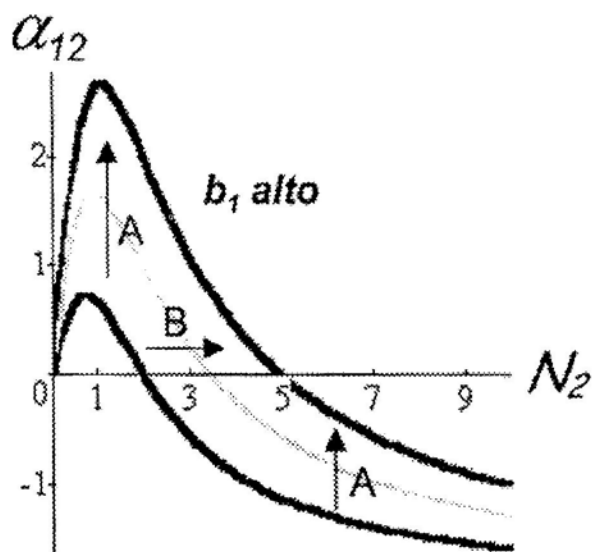


Figura 4. Interpretación del efecto de la disminución del parámetro b_1 sobre la función $\alpha_{12}(N_2)$.

en la Fig. (a). Ahora bien, si el balance costo-beneficio para el homóptero cambia reflejándose en una magnitud menor de b_1 – por ejemplo, la calidad del fluido de la planta hospedadora es menor, y por ende, la del néctar producido – entonces las hormigas pueden transformarse en *depredadoras* de los homópteros – Fig. (b). Por último, consideremos que la densidad de depredadores de las hormigas disminuye. Esto implica que su calidad ambiental mejora – K_1 aumenta – de modo que existe ahora la posibilidad de *exclusión* de la población de hormigas. Los tres resultados mencionados – mutualismo en ambientes limitados, depredación ante la disminución de calidad del fluido, y exclusión de hormigas en ambientes propicios para los homópteros – han sido reportados en la literatura en casos naturales. Sin embargo, es necesario hacer la salvedad de que esta es una interpretación especulativa, muy simplificada, cuya única intención es la de ilustrar la conexión entre el modelo y la situación natural. Para realizar una adaptación formal de un caso natural dentro del modelo aquí presentado, haría falta tomar en consideración una mayor variedad de elementos y de conexiones posibles entre los distintos parámetros.

Dentro de las situaciones planteadas, podemos categorizar dos tipos de transiciones posibles entre tipos de interacción:

Transiciones del 1er Tipo. Tienen lugar cuando el sistema transita entre dos equilibrios estables debido a una perturbación en las densidades poblacionales que hace que éste traspase de un dominio de atracción a otro. No hay cambio ambiental involucrado. Por ejemplo, de la situación de *depredación* a la de *exclusión* dentro de la misma figura, como en 3(c); los valores de todos los parámetros son iguales en un punto y en el otro. Es obvio que para que estas transiciones puedan ocurrir se requiere que existan múltiples estados de equilibrio estable para el conjunto de parámetros dado.

Transiciones del 2do Tipo. Inducidas por cambios ambientales que causan variación en los valores de los parámetros. De acuerdo con la naturaleza de esta variación, se reconocen dos posibilidades:

1. Vía los parámetros de la función- α : b_i , c_i , d_i . Este es un *efecto intrínseco*: una modificación en las sensibilidades e intensidades de las interacciones como se mencionó antes; por ejemplo, del *mutualismo* en la Fig. 3(a) a la *depredación* en la Fig. 3(b).

2. Vía las capacidades de carga: K_i . Este es un *efecto extrínseco*; las funciones- α de interacción son las mismas, pero lo que la especie lograría sola es diferente; por ejemplo, de la *depredación* en la Fig. 3(b) a la *exclusión* en la Fig. 3(c).

Bifurcaciones y cúspides: si hay factores en conflicto hay catástrofes

La manera idónea de representar los efectos de los cambios ambientales – a través de los parámetros del modelo – sobre las densidades de equilibrio, es utilizando *diagramas de bifurcación*. En estos se grafica la respuesta de valores de equilibrio de una variable ante variaciones de los parámetros.

En la Fig. 5 se muestra el diagrama de bifurcación de la densidad de equilibrio de la *spl*, N_1^* , con respecto al parámetro K_1 ; los demás parámetros se mantienen constantes. La curva exhibe dos ramas de equilibrio estable unidas por una inestable. Los valores de N_2^* no aparecen explícitamente; sin embargo, es obvio que a menos que

Supongamos que la situación en ambas islas, Malgas y Marcus, originalmente es en el punto *i*; es decir, las langostas (*sp2*) depredan a los caracoles marinos (*sp1*) en un régimen de coexistencia estable. Una remoción repentina de la especie depredadora en la Isla de Marcus puede inducir una transición del *1er Tipo* como la indicada con la flecha en el gráfico (hacia arriba desde *i*). O, alternativamente, la perturbación puede traducirse en un aumento en K_1 que promueve una transición del *2do Tipo* al llegar a *iii* (nótese que el sólo hecho de la ausencia del depredador significa una mejora en las condiciones ambientales de los caracoles). En ambos casos la nueva situación estable en la Isla de Marcus es la exclusión de las langostas; la población de caracoles en su capacidad de carga. Entonces, para que las langostas puedan reinvidir la Isla de Marcus como depredadores principales, la magnitud de K_1 tendría que disminuir hasta un valor que conduzca al sistema al punto de retorno; donde otro salto

catastrófico permitiría de nuevo la situación original. Nótese que el valor de K_1 en este punto de retorno, es menor que aquél en el cual ocurrió la primera transición. Adicionalmente, observen que para la transición en *iii*, K_1 toma un valor que supera el valor crítico (b_2/c_2) – aún antes de alcanzar el punto de retorno. Esto hace que la transición vaya de una (+) a una *exclusión* directamente.

Aunque esto es una inferencia especulativa, sería deseable poder evaluar las posibilidades naturales del sistema. Por ejemplo, si la calidad del ambiente para los caracoles se deteriorara hasta un grado que coloca el sistema en un punto estable en la región (-+), digamos alrededor de *iv*; entonces, en vez de la exclusión total de las langostas, debería haber una *coexistencia* estable de caracoles depredando a las langostas. Sin duda esto sería una situación ecológica muy interesante: roles depredador-presa alternos y estables separados tan sólo por 4 Km de distancia.

LITERATURA CITADA

- ADDICOTT, J. F.
1979. A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects. *Canadian Journal of Zoology*, 57: 558-569.
- BARKAI, A., Y C. MCQUAID
1988. Predator-prey role reversal in a marine benthic ecosystem. *Science*, 242: 62-64.
- BRONSTEIN, J. L.
1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 214-217.
- CUSHMAN, J. H.
1991. Host-plant mediation of insect mutualisms: variable outcomes in herbivore-ant interactions. *Oikos*, 61: 138-144.
- CUSHMAN, J.H., Y J. F. ADDICOTT
1991. Conditional interactions in ant-plant-herbivore mutualisms. En C. R. Huxley and D. F. Cutler (Eds) *Ant-Plant Interactions*. Oxford, Oxford University Press, pp. 92-103.
- CUSHMAN, J.H., Y T.G. WHITMAN
1989. Conditional mutualism in a membracid-ant association: temporal, age-specific, and density-dependent effects. *Ecology*, 70: 1040-1047.
- DEL-CLARO, K., Y P.S. OLIVEIRA
2000. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia*, 124: 156-165.
- HERNANDEZ, M. J.
1998. Dynamics of transitions between population interactions: a nonlinear interaction a-function defined. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 265: 1433-1440.
- HERNANDEZ, M.J., Y I. BARRADAS
2003. Variation in the outcome of population interactions: bifurcations and catastrophes. *Journal of Mathematical Biology*, 46: 571-594.
- MAY, R.M.
1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Monographs in Population Biology Nr. 6. Princeton, Princeton University Press, 265 pp.
- NOY-MEIR, I.
1975. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *Journal of Ecology*, 63: 459-483.
- ODUM, E. P.
1953. *Fundamentals of Ecology*, Philadelphia, Saunders.
- STADLER, B., Y A. F. G. DIXON
1998. Costs of ant attendance for aphids. *Journal of Animal Ecology*, 67: 454-459.
- THOMPSON, J. N.
1988. Variation in interspecific interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 65-87.
- THRELKELD, S.T., D.A. CHIAVELL Y R.L. WILLEY
1993. The organization of zooplankton epibiont communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 317-321.

TRAVIS, C.C., Y W. M. POST

1979. Dynamics and comparative statics of mutualistic communities. *Journal of Theoretical Biology*, 78: 553-571.

VANCE, R.

1978. A mutualistic interaction between a sessile marine clam and its epibionts. *Ecology*, 59: 679-685.

WAHL, M., Y M. E. HAY

1995. Associational resistance and shared doom: effects of epibiosis on herbivory. *Oecologia*, 102: 329-340.

ZEEMAN, E.C.

1977. *Catastrophe Theory. Selected papers 1972-1977*, London, Addison-Wesley.