



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**ECOLOGÍA**

**EFFECTO DE LA FACILITACIÓN INTRAGREMIO SOBRE LAS PROPIEDADES DE  
ESTABILIDAD DE LAS COMUNIDADES**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**María Fernanda Herce Sánchez**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Carlos Martorell Delgado, Facultad de Ciencias UNAM**

**COMITÉ TUTOR: Dra. Mariana Benítez Keinrad, Instituto de Ecología UNAM**

**Dr. Luis Zambrano González, Instituto de Biología UNAM**

**CIUDAD DE MÉXICO**

**JUNIO, 2019**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**ECOLOGÍA**

**EFFECTO DE LA FACILITACIÓN INTRAGREMIO SOBRE LAS PROPIEDADES DE  
ESTABILIDAD DE LAS COMUNIDADES**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**María Fernanda Herce Sánchez**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Carlos Martorell Delgado, Facultad de Ciencias UNAM**

**COMITÉ TUTOR: Dra. Mariana Benítez Keinrad, Instituto de Ecología UNAM**

**Dr. Luis Zambrano González, Instituto de Biología UNAM**

**CIUDAD DE MÉXICO**

**JUNIO, 2019**



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/0445/2019

ASUNTO: **Oficio de Jurado**

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
**Directora General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **28 de enero de 2019** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la alumna **HERCE SÁNCHEZ MARÍA FERNANDA** con número de cuenta **408008208** con la tesis titulada **"Efecto de la facilitación intragremio en las propiedades de estabilidad de las comunidades"**, realizada bajo la dirección del **DR. CARLOS MARTORELL DELGADO**:

Presidente: **DR. DAVID PHILIP SANDERS**  
Vocal: **DR. FAUSTINO SÁNCHEZ GARDUÑO**  
Secretario: **DRA. MARIANA BENÍTEZ KEINRAD**  
Suplente: **DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA**  
Suplente: **DR. ALFONSO VALIENTE BANUET**

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 03 de junio de 2019

**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**  
COORDINADOR DEL PROGRAMA



# Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada durante mis estudios de maestría. Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT/DGAPA UNAM) por el financiamiento para la realización de este proyecto (PAPIIT IN220514 a cargo del Dr. Carlos Martorell Delgado).

Al Dr. Carlos Martorell Delgado por la dirección de la tesis.

A la Dra. Mariana Benítez Keinrad y al Dr. Luis Zambrano González, por sus contribuciones al trabajo a lo largo de todo el proyecto y por sus revisiones al manuscrito final.

# Agradecimientos a título personal

A Carlos, por enseñarme tantas cosas en tantos sentidos. Para empezar, nunca me hubiera atrevido a hacer una tesis como ésta sin tu apoyo y tu acompañamiento.

A Mariana, por todas las porras, los consejos y por salvarme la vida varias veces durante esta tesis. A Luis, por su entusiasmo y las porras en todos los tutorales. A David, por su ayuda altruista y con la mejor actitud para poder llevar a cabo esta tesis; definitivamente no hubiera salido igual sin ti.

A Marco A. Romero por el apoyo técnico en cómputo y a Diego García por el apoyo técnico en las últimas etapas de la tesis.

A Ale, Diego, Gonzalo, Luis, Marce, Melbi y Vero, por todo el cariño y tanta diversión. Me aguantaron en todas mis crisis, de todo tipo, y fueron muy pacientes con todas mis ocurrencias, ¡gracias mil! Al resto de los integrantes del laboratorio de Ecología: Andrés, Betito, Cris, Daniel, Eunice, Fruts, Gina, Joni, Piña y Yaz, porque mi estancia en el laboratorio fue uno de los momentos más divertidos de mi vida gracias a ustedes.

A mis padres, porque lo han dado todo por nosotras. A Beatriz, por ser mi compañera de vida. Gracias, además, por tu tesón, tu fuerza y tu decisión. A Patito, porque llegó a redoblar mis fuerzas llenándome de amor. Al resto de mi familia extendida, aunque ese límite es más bien difuso, gracias por todo su amor y acompañamiento. Va para ustedes otra tesis, con todo mi amor, después de un duro camino lleno de crecimiento y aprendizajes.

A David, por todo el amor, el apoyo, la comprensión, las palabras de aliento, la compañía, el apapacho... No me alcanzan las palabras para describir todo lo que te agradezco.

A Cris, Adri y Andrea, por estar ahí siempre y para todo. Gracias por ser mis hermanas. Esta tesis también va para ustedes. Al Molote, que siempre me brindó un hogar colectivo lleno de amor. Gracias por sostenerme y levantarme tantas veces cuando sentía que ya no podía más.

A Lau y Aldo, porque con ustedes compartí los momentos más duros, pero también pude construir el hogar más bonito. Gracias por tantas, tantas cosas.

A todos mis alumnos, en especial a los de área II, porque con ustedes sí que entendí que en una verdadera relación maestro-alumno, ninguno de los dos sabe quién es quién.

A los 43 maestros que no están con nosotros.

Me cimbraron en lo más profundo y

me enseñaron a caminar distinto

para construir un mundo

con justicia y dignidad.

# Índice

<b>Resumen</b> .....	1
<b>Abstract</b> .....	3
<b>1. Introducción</b> .....	4
1. 1. <i>Facilitación intragremio</i> .....	4
1. 2. <i>Consecuencias de la facilitación en la diversidad y estabilidad de las comunidades</i> .....	6
1. 3. <i>Conceptos relacionados con la estabilidad</i> .....	9
<b>2. Objetivos</b> .....	15
<b>3. Métodos</b> .....	16
3. 1. <i>Esquema metodológico de la tesis</i> .....	16
3. 2. <i>Incorporación de facilitación a un modelo de competencia</i> .....	18
3. 3. <i>Escenarios de interacción</i> .....	22
3. 4. <i>Búsqueda de estados estables alternativos</i> .....	27
3. 5. <i>Medición de la estabilidad</i> .....	33
3. 6. <i>Riqueza de especies de las comunidades</i> .....	36
3. 7. <i>Análisis estadístico</i> .....	36
<b>4. Resultados</b> .....	40
4. 1. <i>Efectos sobre la estabilidad de las comunidades</i> .....	40
4. 2. <i>Efectos sobre la estabilidad a nivel de biota</i> .....	44
4. 3. <i>Riqueza de especies</i> .....	46
<b>5. Discusión</b> .....	48
5. 1. <i>Efecto de la facilitación intragremio en la estabilidad de las comunidades</i> .....	48
5. 2. <i>Efecto de la facilitación intragremio en la estabilidad a nivel de biota</i> .....	50
5. 3. <i>Efecto de la facilitación intragremio sobre la riqueza de especies</i> .....	52
5. 4. <i>Efecto de la riqueza de especies sobre la estabilidad</i> .....	54

<b>6. Conclusión .....</b>	<b>56</b>
<b>7. Literatura citada .....</b>	<b>57</b>
<b>Apéndice 1. Construcción de biotas artificiales .....</b>	<b>66</b>
<b>Apéndice 2. Dinámica ponderada de Lyapunov .....</b>	<b>69</b>
<b>Apéndice 3. Medición de las propiedades de estabilidad .....</b>	<b>76</b>
<b>Apéndice 4. Construcción de índices de la estructura de la comunidad .....</b>	<b>84</b>
<b>Apéndice 5. Efecto de la facilitación en la resiliencia .....</b>	<b>88</b>
<b>Apéndice 6. Cálculo de puntos fijos estables y factibles para un modelo con competencia .....</b>	<b>89</b>

# Resumen

La facilitación es una interacción que se refiere a los efectos positivos que ejercen algunos individuos sobre la adecuación y el desempeño de sus vecinos. En esta tesis se estudia un tipo particular de facilitación que ocurre entre individuos de un mismo gremio ecológico, es decir, especies que explotan los mismos recursos. Lo anterior significa que cuando la densidad de individuos aumenta, inevitablemente habrá competencia que reducirá la adecuación y el desempeño de los individuos. Entonces, la facilitación intragremio tiene dos componentes: uno negativo (competencia) y uno positivo (facilitación).

Aunque la facilitación es una interacción ubicua en la naturaleza, sus efectos a nivel de las comunidades apenas se están conociendo mejor. Además, hay pocos modelos de competencia en los que se ha incorporado facilitación para ver los efectos de una interacción con dos componentes. Un problema aún menos estudiado es el del efecto de la facilitación sobre la estabilidad de las comunidades. Los resultados empíricos y teóricos apoyan posturas contrarias: por un lado, están quienes argumentan que la facilitación aumenta la estabilidad de las comunidades, mientras que hay quienes dicen que desestabiliza a las comunidades. Esta falta de consenso existe, en parte, por el conflicto aún vigente de cómo definir estabilidad en ecología.

En este trabajo se evaluó el efecto que tiene la facilitación intragremio sobre tres propiedades de estabilidad de un sistema ecológico. La dinámica de las poblaciones se modeló matemáticamente incorporando de forma separada los efectos positivos de la facilitación y los negativos de la competencia. Para ello, se construyó un modelo de competencia basado en el de Beverton-Holt al que se le añadió un componente facilitativo. Se consideraron dos escenarios de facilitación: obligada, donde las especies dependían de la presencia de sus facilitadores para sobrevivir, y facultativa, donde la presencia de los facilitadores aumentaba la densidad de la especie, pero no era indispensable para su persistencia. Ambos escenarios se compararon con un tercero en el cual no había facilitación. Primero se generaron al azar biotas iniciales de 10 especies en estos tres escenarios. Para cada biota se buscaron los estados estables alternativos (EEA) en cada una de ellas. Cada

estado estable se consideró como una comunidad distinta, entendida como una configuración única y estable de especies a partir de la biota inicial.

Para cada estado estable se midieron diferentes propiedades de estabilidad: a nivel de biota, se identificaron el número y tipo de EEA; a nivel de comunidad, se midió la estabilidad a través de algunos de sus propiedades: constancia, medida como una alta incidencia de atractores puntuales con respecto a atractores que muestran periodicidad; la elasticidad, medida como la tasa de retorno al estado estable después de una perturbación; la resistencia a la invasión, medida como la proporción de invasiones fallidas de un total de intentos de invasión; y resiliencia, medida como el tamaño de la cuenca de atracción de cada estado estable. Adicionalmente se analizó cómo la facilitación afectaba a la riqueza de especies y cómo ésta, a su vez, determinaba la estabilidad.

Los resultados muestran que es importante considerar ambos componentes (negativo y positivo) de la facilitación intragremio puesto que cada uno tiene efectos distintos en las propiedades de estabilidad de las comunidades. Además, la facilitación tuvo efectos distintos sobre cada una de las propiedades de estabilidad: en general, aumentó la elasticidad y la constancia, pero redujo la resistencia a la invasión y tuvo efectos complejos sobre la resiliencia. Ante esta variedad de efectos, concluir que la facilitación estabiliza o desestabiliza a los sistemas ecológicos parece una simplificación injustificada.

Los resultados del trabajo concuerdan con lo observado en otros estudios, pero también discrepan de ellos dependiendo de la propiedad de estabilidad y el tipo de facilitación. Los otros modelos muestran también discordancias entre ellos. Por un lado, esto puede revelar que los efectos de la facilitación dependen muy fuertemente de los mecanismos subyacentes, los cuales son distintos en cada modelo. Otra fuente de posible discrepancia entre el modelo propuesto en esta tesis y los demás es la imposibilidad de proyectar lo que ocurre en un par de especies a lo que sucede en comunidades más ricas. Como lo señalan los resultados, la riqueza tiene un impacto sobre la estabilidad que no puede ser ignorado, y que también depende fuertemente de la propiedad de estabilidad que se esté analizando.

# Abstract

Despite the vast evidence that demonstrates that facilitation is a ubiquitous interaction, its inclusion in ecological theory is still uncommon, and we barely know its effects in community ecology. In this thesis I studied facilitation that happens when interacting individuals belong to the same ecological guild, *i.e.* consume the same resources. Hence, intraguild facilitation is an interaction with two components that are mediated by density: when densities are low, facilitation occurs, but when density increases, individuals compete. My objective was to determine the effect that intraguild facilitation has in the stability of communities. Current evidence has opposing views on this aspect: some authors show that facilitation promotes stability, while others show that this interaction lessens it. Determining stability is a problematic aspect by itself caused, in part, due to the difficulty to define the concept. I used a competition difference equation that was modified to incorporate facilitation, and then modeled groups of species (biotas) in different scenarios in which facilitation can occur. For each biota, I found the alternative stable states (communities) and determined their stability by estimating its properties: constancy (the occurrence of point attractors in contrast with attractors that show some periodicity), elasticity (the rate of return to the original state of the system after a small perturbation), resistance to invasion (the proportion of unsuccessful attempts of invasion by an exotic species), and resilience (the size of the basin of attraction). I also examined the effect of facilitation on species richness and the effect of the latter variable on stability. The results of this thesis suggest that it is important to consider both interaction components since each of them has different effect in the properties of stability of communities. Moreover, facilitation had varied effects on stability: in general, it increased elasticity and constancy, but reduced resistance to invasion and had complex effects on resilience. My results show that there is no easy way to state that facilitation stabilizes or destabilizes ecological systems. Another important finding is that the results of this thesis both agree and dissent with some of the previous reports in literature, depending on the property of stability that is being measured and the type of facilitation. This could mean that there is a strong dependency on the underlying mechanisms that lead to facilitation. It could also mean that rich communities show behaviors that are not displayed by simpler communities.

# 1. Introducción

## 1.1. *Facilitación intragremio*

Se conoce como *facilitación* a los efectos positivos que ejercen algunos individuos, comúnmente llamados *benefactores*, sobre el crecimiento, la supervivencia o la reproducción de sus individuos vecinos al modificar las características del medio biótico y abiótico (Bertness & Callaway 1994; Callaway 1997, 2007). La evidencia acumulada durante más de 30 años demuestra que este fenómeno ocurre en prácticamente todos los ambientes e involucra a grupos taxonómicos muy diferentes (Callaway 2007; Brooker *et al.* 2008).

Es bien reconocido que las interacciones *facilitativas* conllevan efectos negativos y positivos gracias a la popularidad de la hipótesis del *gradiente de estrés*. De acuerdo con ésta, la *facilitación* coocurre con la *competencia*, y el balance entre los costos y los beneficios de ambos componentes depende de la severidad del *estrés abiótico* y del *disturbio* a lo largo de un *gradiente ambiental*, de modo que el efecto positivo de los *facilitadores* se vuelve predominante cuando las condiciones son más severas, en contraste con la predominancia del efecto negativo cuando las condiciones son más benignas (Bertness & Callaway 1994; Callaway & Walker 1997; Holmgren *et al.* 1997; Brooker & Callaghan 1998; Stachowicz 2001; Brooker *et al.* 2008). Sin embargo, recientemente se ha reconocido que un modulador muy importante de la importancia de los componentes negativos y positivos de la *facilitación* es la *densidad de las poblaciones* (Lutscher & Iljon 2013; Assaneo *et al.* 2013; Gerla & Mooij 2014).

La *facilitación intragremio* (Crowley & Cox 2011) es una forma de *facilitación* que ocurre entre individuos que pertenecen a un *gremio ecológico*. Por *gremio* se entiende a un conjunto de especies *simpátricas* que explotan los mismos recursos (Root 1965). Ya que todos los individuos involucrados en la interacción consumen los mismos recursos, inevitablemente habrá *competencia* que reducirá la *adecuación* y el *desempeño* de los individuos cuando la *densidad de vecinos* es grande. Sin embargo, en la *facilitación intragremio*, la presencia de vecinos en densidades medias puede contribuir al aumento de la *adecuación* y del *desempeño*. Por consiguiente, la *facilitación intragremio* es una interacción con dos componentes: uno negativo, consecuencia de la *competencia*, y uno positivo,

resultado de la facilitación (Assaneo *et al.* 2013). En este sentido, cuando la facilitación intragremio se da entre individuos de una misma especie, el efecto demográfico de la interacción es idéntico al que produce el efecto Allee según lo definen Stephens *et al.* (1999).

Aunque teóricamente ha sido poco estudiada, hay evidencia de que la facilitación intragremio ocurre en una gran variedad de situaciones. Muchas de éstas suceden cuando diferentes depredadores se facilitan mutuamente, aumentando la eficiencia de captura cuando ambos depredadores coexisten, en contraste con la eficiencia cuando cazan individualmente. Por ejemplo, el mero caza en aguas abiertas, por lo que sus presas se refugian en las grietas donde las morenas gigantes pueden capturarlas. La actividad de las morenas, a su vez, dirige a las presas al agua abierta, aumentando la probabilidad de que sean consumidas por los meros (Bshary *et al.* 2006). Algo similar sucede con los búhos y los halcones (Charnov *et al.* 1976): los búhos cazan de noche y obligan a sus presas a forrajear durante el día, cuando son más visibles para los halcones, mientras que la caza de los halcones obliga a las presas a forrajear durante la noche.

En plantas, hay evidencia de que las especies que necesitan polinización de forma obligada pueden verse facilitadas si sus vecinos atraen a más polinizadores (Schemske 1981; Hegland *et al.* 2009; Lutscher & Iljon 2013). También se puede reconocer facilitación intragremio en el nodricismo, donde existe un efecto positivo ejercido por el sombreado del benefactor, pero, al mismo tiempo, un efecto negativo debido a que las raíces de los vecinos compiten por nutrientes con las raíces del benefactor (Callaway 2007). De hecho, todos los casos de facilitación entre plantas son, por definición, ejemplos de facilitación intragremio, aunque tiende a pasarse por alto que el signo de la interacción debe necesariamente volverse negativo cuando las densidades poblacionales son muy grandes. Siendo así, entonces, se pone de manifiesto que es fundamental considerar los efectos que este tipo de interacción, una facilitación con signos contrarios operando simultáneamente, puede tener en la teoría ecológica.

## *1. 2. Consecuencias de la facilitación en la diversidad y estabilidad de las comunidades*

Dada la ubicuidad de la facilitación en la naturaleza, esta interacción se ha intentado incluir en la teoría ecológica y se ha puesto cierto énfasis en sus efectos a nivel de la comunidad, especialmente en el número de especies presente en la comunidad, lo que se conoce como riqueza (Bruno *et al.* 2003; Lortie *et al.* 2004; Callaway 2007; Brooker *et al.* 2008; Brooker & Callaway 2009; Cavieres & Badano 2009; Díaz-Sierra *et al.* 2010; Silliman *et al.* 2011; McIntire & Fajardo 2014). Se ha hipotetizado que la facilitación promueve la diversidad a intensidades medias y altas de los gradientes de estrés, especialmente cuando la relación entre las especies es obligada, es decir, cuando una o ambas especies necesitan de la otra para estar presentes en un comunidad; pero cuando las condiciones ambientales son extremas, la densidad de los benefactores disminuye y, por lo tanto, la diversidad también (Michalet *et al.* 2006; Callaway 2007; Brooker *et al.* 2008; Holmgren & Scheffer 2010). La facilitación aumentaría la diversidad cuando los benefactores aumentan el nicho realizado de sus vecinos al mitigar los factores que les son adversos, como el estrés o la depredación (Bruno *et al.* 2003). De este modo, la comunidad puede enriquecerse con especies que, de no ser facilitadas, no estarían presentes en la comunidad (Valiente-Banuet *et al.* 2006; Callaway 2007; Cavieres & Badano 2009). Por otro lado, en ambientes con alta productividad, donde la facilitación directa no es tan importante, la facilitación indirecta puede ser predominante y promover la coexistencia. Por ejemplo, cuando un competidor A inhibe a otro B, impidiendo que B suprima a un tercero C, entonces A facilita a C y las tres especies pueden coexistir (Callaway 2007; Brooker *et al.* 2008). Esto recalca la necesidad de analizar los efectos comunitarios de la facilitación en sistemas con más de dos especies.

El análisis de cómo es que las interacciones determinan la coexistencia ha sido uno de los puntos más activos de la ecología en escenarios donde sólo hay competencia (Chesson 2000; Adler *et al.* 2007; Levine *et al.* 2009; HilleRisLambers *et al.* 2012). El requisito fundamental para la coexistencia estable es que las especies se autorregulen más fuertemente de lo que las regulan las demás, es decir, que interactúen más fuertemente consigo mismas de lo que interactúan con otras especies (Chesson 2000). En escenarios de competencia, esto implica que la competencia intra es más fuerte que la interespecífica.

El estudio formal de los efectos de la facilitación sobre la coexistencia y, por ende, sobre la diversidad está en sus inicios. Uno de los primeros modelos matemáticos que exploró cómo la incorporación de interacciones positivas en modelos de competencia influye en la coexistencia de las especies en una comunidad fue el de Gross (2008). Al suponer que la presencia de una especie puede reducir la tasa de mortalidad *per cápita* o los requerimientos del recurso, este autor modeló una red de interacciones positivas operando simultáneamente con interacciones negativas, sin necesidad de que el signo de la interacción neta fuera positivo. Sus resultados mostraron que la facilitación permite la coexistencia de dos especies cuando la mejor competidora es, también, la que facilita a la otra especie, lo que contrarresta los efectos de la competencia. Este autor concluyó que el estudio de las interacciones considerando sólo el signo neto evita detectar mecanismos más sutiles que permiten la coexistencia de especies.

Con el trabajo de Gross como antecedente, Assaneo y colaboradores (2013) propusieron un modelo matemático que incorpora facilitación dentro de un mismo gremio de dos consumidores y un recurso y fue el primer trabajo en nombrar a la interacción como mutualismo intragremio. En este modelo, las interacciones positivas aumentan la eficiencia de consumo de los competidores, aunque el efecto se satura cuando alcanza cierta densidad de consumidores. El trabajo explora distintos escenarios de interacción, todos ellos factibles en la naturaleza: cuando los consumidores son idénticos y el sistema se reduce a una especie con autofacilitación; cuando sólo una de las especies facilita a la otra; y cuando ambas especies se facilitan mutuamente. Los resultados muestran que la facilitación, por poca que sea, promueve que las especies coexistan. Por otro lado, Lutscher e Iljon (2013) modelaron dos mecanismos de facilitación intragremio: un sistema de dos plantas autoincompatibles que necesitaban a su polinizador para reproducirse y un sistema de dos presas y un depredador. En el primer caso, la presencia de una planta facilitó a la otra, atrayendo más polinizadores dependiendo del número de flores producidas. En el segundo caso, una de las especies presa facilitó a la otra saciando al depredador y evitando que se comiera a la otra especie de presa. Estos autores encontraron que, en el caso de las plantas y su polinizador, la facilitación otorgada por un competidor puede ayudar a que la otra especie persista cuando no puede persistir por sí sola (un caso de facilitación obligada). En el caso de los depredadores, los autores encontraron que la presencia del depredador contribuye a que las dos especies de

presas coexistan puesto que el depredador reduce la densidad del competidor dominante, permitiendo que la otra especie invada a densidades bajas.

Aún menos estudiado resulta el efecto de la facilitación sobre la estabilidad de las comunidades. Los resultados obtenidos hasta ahora, ya sea empíricos o teóricos, apoyan posturas contrarias. Por un lado, están quienes argumentan que la facilitación aumenta la estabilidad porque mantiene la diversidad con poca variación a lo largo del tiempo (Butterfield 2009; Silliman *et al.* 2011). Dado que se ha especulado que las comunidades más diversas son más estables (Tilman *et al.* 2006; Ives & Carpenter 2007), el efecto positivo de la facilitación sobre la riqueza contribuiría a hacer que las comunidades fueran más estables (Callaway 2007). En general, hay una relación positiva entre la diversidad y la estabilidad, la cual puede variar dependiendo del aspecto de estabilidad que se esté considerando (Ives & Carpenter 2007). Por ende, la riqueza como una medida de la diversidad es un factor clave al momento de analizar la estabilidad de las comunidades. También se mantiene que la facilitación aumenta la estabilidad evitando la extinción (Valiente-Banuet *et al.* 2006; Callaway 2007; Gross 2008; Verdú & Valiente-Banuet 2008; Soliveres *et al.* 2011; Assaneo *et al.* 2013) o amortiguando los efectos de la variabilidad temporal de las condiciones ambientales (Butterfield 2009). Por otro lado, la relación estabilidad–facilitación podría ser negativa ya que la pérdida de una especie promovería la extinción de otras o, bien, la densidad de ciertos grupos de mutualistas podría aumentar desplazando a otras especies de la comunidad (May 1973b; Ives 2007). También hay evidencia de que las interacciones positivas pueden promover cambios súbitos entre diferentes estados estables de la comunidad (Scheffer *et al.* 2001, 2003; Scheffer 2009; Díaz-Sierra *et al.* 2010; Takimoto 2011; Assaneo *et al.* 2013; Gerla & Mooij 2014; Kéfi *et al.* 2016) y el ‘suicidio evolutivo’, o la evolución de adaptaciones que se acumulan en la población hasta que ésta deja de ser viable (Kéfi *et al.* 2007).

Los modelos que exploran la relación de la facilitación y la estabilidad a nivel de la comunidad son todavía muy escasos. Butterfield (2009) utilizó observaciones empíricas para modelar cómo cambia el balance entre la competencia y la facilitación debido al cambio del estrés ambiental en el espacio y en el tiempo. Aunque no incluye una definición precisa de lo que entiende por estabilidad, los resultados de este trabajo muestran que la facilitación es un factor importante para estabilizar a las comunidades cuando el estrés es bajo o moderado,

puesto que reduce el impacto en las poblaciones al desacoplarlas de las variaciones espaciotemporales, pero sucede el efecto contrario cuando el estrés es alto. Takimoto (2011) utilizó un modelo de metacomunidades para explorar la relación entre la facilitación y la riqueza. Este autor mostró que, cuando la severidad ambiental es alta, la facilitación promueve que aparezcan estados estables alternativos (EEA) a nivel local cuando la riqueza es alta.

El efecto conjunto de las interacciones positivas y negativas dependientes de la densidad que caracteriza a la facilitación intragremio en la estabilidad de las comunidades prácticamente no se ha estudiado. Más recientemente, Gerla y Mooij (2014) utilizaron un modelo de competencia entre dos especies de tipo Lotka-Volterra para incorporar el efecto de las interacciones positivas intra e interespecíficas en la tasa intrínseca de crecimiento de las especies. En este trabajo, el signo de la interacción neta estaba mediado por la densidad, de forma que las interacciones pasaban de ser positivas a negativas cuando la densidad aumentaba. Estos autores encontraron que la facilitación puede dar lugar a EEA y promueve la coexistencia, aunque esto depende del balance entre las interacciones intraespecíficas e interespecíficas. En el modelo de Assaneo *et al.* (2013), la facilitación intragremio contribuyó a que aparecieran EEA y a que las poblaciones mostraran comportamientos periódicos que podían ser inestables. El trabajo de Robert May en la década de 1970 no considera que el signo de la interacción entre individuos cambia cuando la densidad de individuos es alta. Sin embargo, sí analiza el efecto de interacciones de signos positivos y negativos actuando simultáneamente en una comunidad. May construyó comunidades donde asignó aleatoriamente el signo y la intensidad de las interacciones entre especies, y logró demostrar que interacciones con signos contrarios estabilizan a la comunidad, en contraste con interacciones exclusivamente negativas, y agregó que este resultado estaría modulado por la riqueza de especies y por la fuerza de las interacciones (May 1971, 1972, 1973a).

### *1. 3. Conceptos relacionados con la estabilidad*

Es necesario tener en mente que los sistemas ecológicos están compuestos por un gran número de componentes que se relacionan entre sí de manera no lineal. Esto implica que el sistema se puede describir de manera distinta dependiendo de las variables, estados de

referencia o perturbaciones que se elijan (Grimm & Wissel 1997). Por lo tanto, el cambio en un componente del sistema no se puede explicar como la suma de los cambios en otras partes de éste (Lewontin & Levins 2007; Janson 2012). Para estudiar a los sistemas ecológicos, entonces, ha resultado útil echar mano de herramientas matemáticas como la teoría de sistemas dinámicos, que describe el estado de un sistema y su evolución en el espacio-tiempo (Scheffer 2009). Para representar un sistema ecológico se define un conjunto de ecuaciones que describe los componentes constantes del sistema (los parámetros) y los componentes que van cambiando en el tiempo (las variables); la ecuación, entonces, es la regla que determina el cambio en el sistema. Todas las posibles combinaciones de valores de las variables del sistema pueden graficarse en un espacio multidimensional que se conoce como espacio fase, con tantos ejes como variables hay. Por lo tanto, un punto en el espacio fase representa un posible estado del sistema en un momento dado, de forma que es posible visualizar el cambio en el tiempo del estado del sistema como una trayectoria en el espacio fase del estado del sistema.

El cambio, sin embargo, no es el mismo a lo largo de toda la trayectoria. Después de cierto tiempo, el estado del sistema se mantiene dentro de un conjunto de valores determinado. Se dice, entonces, que se superó la dinámica transitoria y el sistema se ha estabilizado. Cuando esto pasa, típicamente se observa alguno de los siguientes comportamientos: (1) los valores de las variables permanecen constantes en el tiempo; (2) ocurre una dinámica cíclica, donde el sistema retorna al mismo estado reiteradamente; o (3) la dinámica del sistema parece cambiar aleatoriamente; en este caso, las trayectorias de dos puntos relativamente parecidos terminan divergiendo, aunque generalmente se mantienen acotadas en una región. Este tipo de dinámica se conoce como caos (Janson 2012). Dado que en el largo plazo el sistema se ve ‘atraído’ hacia ciertas regiones del espacio fase, éstas son conocidas como atractores que, en los tres casos mencionados anteriormente, son puntos, trayectorias cerradas (órbitas periódicas) o fractales. El conjunto de posibles estados del sistema cuyas trayectorias se dirigen al mismo estado estable es la cuenca de atracción. Las regiones del espacio fase que delimitan las cuencas de atracción son conocidas como separatrices (Janson 2012). En ecología, los sistemas que tienen más de un atractor son sistemas con estados estables alternativos (EEA; Scheffer 2009; Petraitis 2013). Es útil,

entonces, determinar el número y tipo de atractores para conocer la dinámica del sistema en el largo plazo.

Una discusión recurrente en diversas disciplinas es que la estabilidad no puede definirse de una manera única. Esta es una consideración importante porque el concepto que se elija para definir la estabilidad y la forma en la que se mida define fuertemente el resultado obtenido (Szebehely 1984; Grimm & Wissel 1997; Ives & Carpenter 2007). En la teoría de sistemas dinámicos tampoco hay una única manera de caracterizar la estabilidad de un sistema. Por ejemplo, está el sentido de estabilidad de Lyapunov y el de Poincaré (Magiros 1965; Szebehely 1984). Para explicar estos conceptos es útil visualizar la estabilidad de un sistema mediante un paisaje de estabilidad compuesto de crestas y valles (May 1974; Scheffer 2009). Las soluciones de las ecuaciones de la dinámica poblacional de una comunidad de  $m$  especies se pueden pintar en un espacio  $m$  dimensional, algo equivalente al espacio fase. En este paisaje hay dos tipos de equilibrios: las zonas planas en las crestas y en los valles. Para explorar cómo es cada equilibrio, se puede colocar una pelota en distintas regiones del paisaje y seguir su trayectoria después de una perturbación. Las crestas son equilibrios inestables porque cualquier perturbación, por pequeña o grande que sea, moverá la pelota de lugar. Eventualmente la pelota tenderá hacia el fondo de alguno de los valles, donde permanecerá sin movimiento. Los valles, entonces, son los equilibrios estables.

Hay distintas maneras de medir qué tan estables son los valles. Si la perturbación es pequeña y el efecto en la pelota es pequeño, entonces el valle es estable. En cambio, si la perturbación es pequeña y el efecto en la pelota tiende a desaparecer con el tiempo, el valle es asintóticamente estable. Estas medidas que analizan únicamente la vecindad de los valles se conocen como la estabilidad local y también permiten conocer, por ejemplo, con qué velocidad regresa la pelota al valle después de una perturbación, lo que a su vez indica cuánta pendiente tiene el valle. La estabilidad global, en cambio, permite caracterizar el paisaje de estabilidad completo. Esto permite saber si el fondo de alguno de los valles está encima de una montaña, de forma que este valle es un mínimo local, o si el fondo del valle está en la parte más baja de todo el paisaje de estabilidad, por lo que es el mínimo absoluto del paisaje. Esta forma de medir la estabilidad global permite, por ejemplo, estimar de qué tamaño tendría que ser la perturbación para sacar a la pelota de un mínimo local y llevarla al mínimo absoluto. Otra manera de medir la estabilidad de un sistema es la estabilidad estructural, que

es una forma cualitativa de saber cómo cambia el paisaje de estabilidad si se cambian gradualmente los parámetros de las ecuaciones que caracterizan a las poblaciones.

Si se visualiza la trayectoria de la pelota en el paisaje de estabilidad como una solución de un sistema de ecuaciones, el efecto de una perturbación genera ahora una trayectoria perturbada, de forma que se puede calcular la distancia entre un punto cualquiera de la trayectoria original y un punto cualquiera de la trayectoria perturbada. Un sistema dinámico es estable en el sentido de Lyapunov si la distancia inicial  $\delta$  entre estos dos puntos se mantiene dentro de un intervalo  $\varepsilon$  tal que  $\varepsilon < \delta$  para todo tiempo. El sistema es asintóticamente estable si la distancia  $\delta$  tiende a hacerse 0 conforme el tiempo tiende al infinito. Además, el sistema es globalmente estable si es asintóticamente estable y la perturbación inicial,  $\delta$ , es grande (Magiros 1965; Murray *et al.* 1993). La definición de estabilidad en el sentido de Poincaré es muy similar a la de Lyapunov, excepto que, en este caso, la distancia entre los puntos de la trayectoria original y la trayectoria perturbada es la mínima distancia de la trayectoria perturbada con respecto a todos los puntos de la trayectoria original (Magiros 1965).

La definición de estabilidad en ecología es especialmente problemática y ha sido muy discutida (Grimm *et al.* 1992; Grimm & Wissel 1997). Un problema surge, en parte, porque se importan conceptos de los sistemas dinámicos, que son sistemas relativamente simples, para caracterizar sistemas ecológicos, que son sistemas mucho más complicados. Por ello, resulta conveniente delimitar claramente algunos aspectos del sistema ecológico, como la variable de interés, la escala temporal y espacial a la que se estudia, el tipo de perturbación y el estado de referencia, de forma que se delimite la validez de la situación ecológica que está siendo estudiada con las herramientas de los sistemas dinámicos (Grimm & Wissel 1997). Además, la estabilidad ecológica no es un concepto en sí mismo, sino un término que engloba distintas propiedades fundamentales (Grimm & Wissel 1997). De esta manera, es conveniente considerar varias propiedades de estabilidad para caracterizar la estabilidad del sistema ecológico. Por ejemplo, una medida de estabilidad es el número de atractores: los sistemas con menos EEA son más estables. Otra medida de estabilidad es la resiliencia, definida por Holling (1973) como una propiedad que mide el tamaño de la cuenca de atracción y que indica la máxima perturbación que el sistema puede soportar antes de

cambiar a otro EEA (Scheffer 2009). También se puede medir el tiempo que tarda el sistema en recuperar su estado original después de una perturbación, propiedad que se conoce como elasticidad (Grimm & Wissel 1997). El evento que provoca la perturbación puede ser, por ejemplo, la invasión por una especie exótica. Un sistema se considera más estable si es resistente a la invasión, es decir, cuando la probabilidad de que una especie exótica invada el sistema es muy baja (Pimm 1979). La constancia, por otro lado, mide la propiedad de permanecer relativamente sin cambio a lo largo del tiempo. Esto sucede cuando el atractor del sistema es puntual, o, si hay EEA, cuando la incidencia de atractores puntuales es elevada con respecto a la aparición de otro tipo de atractores (Grimm & Wissel 1997; Ives & Carpenter 2007).

En este trabajo se evalúa el efecto que tiene la facilitación intragremio sobre las propiedades de estabilidad de un sistema ecológico. Para ello, la dinámica de las poblaciones se modeló incorporando de forma separada los efectos positivos de la facilitación y los negativos de la competencia. Se consideran dos escenarios de facilitación: obligada, donde las especies dependen de la presencia de sus facilitadores para sobrevivir, y facultativa, donde la presencia de los facilitadores aumenta la densidad de la especie, pero no es indispensable para su persistencia. Ambos escenarios se comparan con un tercero en el cual no había facilitación. Se identifican el número y tipo de EEA en los diferentes escenarios, y se miden sus propiedades de estabilidad: elasticidad, resistencia a la invasión y resiliencia. Adicionalmente se analiza cómo la facilitación afecta a la riqueza de especies y cómo ésta, a su vez, determina la estabilidad. Todo el método de la tesis se resume en la Figura 1.

En el siguiente capítulo se explica, primero, cómo se modificó el modelo de Beverton-Holt para lograr reflejar los efectos negativos y positivos que conlleva la facilitación intragremio (sección 3.1). En la sección 3.2 se explica cómo se delimitaron los escenarios de interacción a partir de intervalos de parámetros definidos con base en valores estimados para un modelo semejante (paso 1 en la Figura 1). La sección 3.3 explica cómo se encontraron los estados estables alternativos para conjuntos iniciales de 10 especies, cuya dinámica fue iterada de acuerdo con el modelo definido en la sección 3.1 (paso 2 en la Figura 1); el conjunto inicial de especies se definió como la biota, mientras que los estados estables

alternativos se definieron como las comunidades. Se definió el tipo de cada estado estable, es decir, si este era un atractor puntual, un ciclo cuasiperiódico o un atractor desordenado (paso 3 en la Figura 1). En la sección 3.4 se describe cómo, para cada estado estable, se midió la estabilidad mediante las propiedades de elasticidad (la tasa de retorno al estado estable tras una perturbación), resistencia a la invasión (proporción de intentos de invasión no exitosos) y resiliencia (el tamaño de la cuenca de atracción) (paso 4 en la Figura 1). En las últimas secciones del método se registró la riqueza de especies (sección 3.5) y el análisis estadístico de los datos (sección 3.6). En el capítulo 4 se exponen los resultados obtenidos del efecto de la facilitación intragremio sobre la estabilidad de las comunidades (sección 4.1), sobre la estabilidad a nivel de biota (sección 4.2) y sobre la riqueza de especies (sección 4.3). Por último, en el capítulo 5 se discuten estos resultados.

## 2. Objetivos

### *General*

Evaluar el efecto del tipo (obligada y facultativa), la frecuencia e intensidad de la facilitación intragremio sobre la riqueza y las propiedades de estabilidad de sistemas ecológicos.

### *Particulares*

- Determinar el número y tipo de estados estables alternativos (EEA) que presenta una biota en diferentes escenarios de facilitación intragremio.
- Evaluar los efectos de la facilitación intragremio sobre la riqueza de las comunidades.
- Determinar cómo la facilitación intragremio y la riqueza de especies afectan a la elasticidad, la resistencia a la invasión y la resiliencia de las comunidades.

## 3. Métodos

### 3.1. Esquema metodológico de la tesis

En la Figura se esquematizan los principales pasos llevados a cabo en esta tesis. Lo primero que se hizo fue modificar un modelo de competencia basado en el modelo de Beverton-Holt para incorporarle un componente facilitativo que reflejara los dos componentes de la facilitación intragremio. Una vez definido el modelo, se delimitaron los parámetros para construir tres escenarios de interacción: competencia (donde todos los parámetros de facilitación eran 0), facilitación obligada (donde hay especies que no pueden persistir solas y necesitan de la presencia de sus facilitadores persistir en la comunidad) y facilitación facultativa (donde las especies pueden persistir por sí solas, por lo que la facilitación sólo aumenta los tamaños poblacionales). En cada escenario se construyeron biotas de 10 especies tomando conjuntos aleatorios de parámetros (paso 1). El siguiente paso fue que, para cada biota de 10 especies, se buscaron los estados estables alternativos (EEA) mediante la dinámica ponderada de Lyapunov (paso 2). Los EEA se identificaron como las comunidades, entendidas como subconjuntos de la biota en los que las especies podían aparecer repetidas. Un siguiente paso fue identificar la riqueza de especie de cada comunidad (esto no se muestra en el esquema) y determinar el tipo de estado estable, es decir, si era un atractor puntual, cuasiperiódico, con resonancia o desordenado (paso 3). El paso 4 consistió en medir las propiedades de estabilidad. Para los atractores puntuales se midió la elasticidad, entendida como la tasa de retorno al estado estable, la resistencia a la invasión, medida como la proporción de invasiones exitosas de un conjunto de intentos de invasión, y la resiliencia, que se cuantificó como el tamaño de la cuenca de atracción. Como esta última medida era una medida de estabilidad de toda la biota, también se midió el tamaño de la cuenca de atracción de los atractores cuasiperiódicos, con resonancia y desordenados.

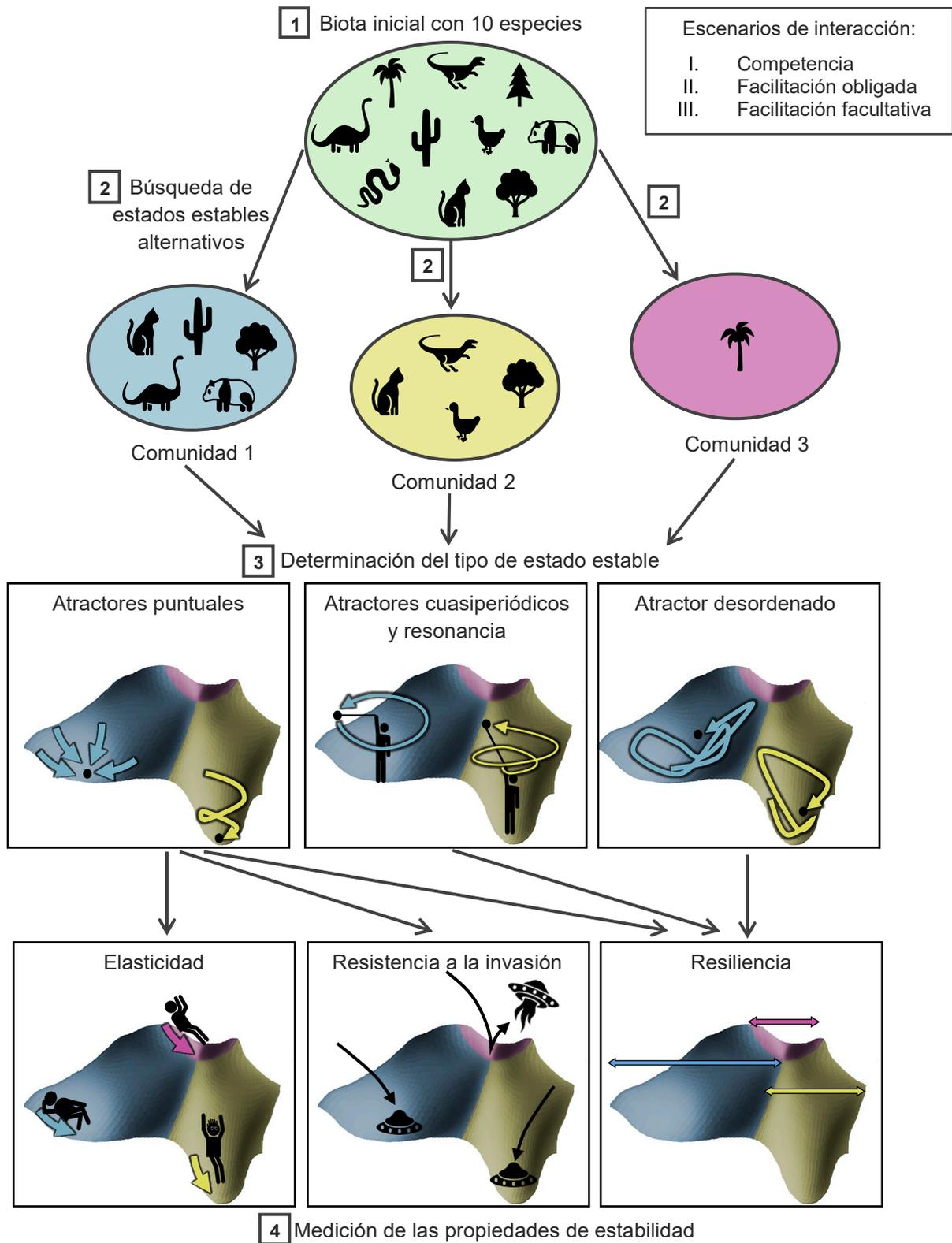


Figura 1. Esquema del método llevado a cabo en la tesis. El paso 1 muestra la generación de biotas de 10 especies en los tres escenarios de interacción, que se muestran en la caja. A partir

de la biota inicial de 10 especies, en el paso 2 se identifican los estados estables alternativos, que constituyen las tres comunidades, cada una identificada por un color. Cada comunidad es un subconjunto de especies de la biota y las especies podían aparecer en distintas comunidades. Los EEA se muestran en el paisaje de estabilidad como el fondo de los valles y se delimita sus cuencas de atracción con sus respectivos colores. Para cada comunidad se identificó el tipo de estado estable. Los atractores puntuales fueron aquellos en los que el sistema se establece en el fondo de los valles, mientras que los atractores cuasiperiódicos fueron casos en los que el sistema se quedó oscilando en una órbita, parecido a un ciclo. La resonancia es un atractor en el que se observa que los ciclos se fueron amplificando con el tiempo, mientras que los atractores desordenados eran aquellos en los que la dinámica parecía caótica. El siguiente paso fue medir las propiedades de estabilidad. En el caso de los atractores puntuales, se midieron las tres propiedades de elasticidad, mientras que para los otros atractores sólo se estimó la resiliencia. La elasticidad está representada como la pendiente de la cuenca de atracción de cada comunidad, de forma que la comunidad con mayor elasticidad fue la que tenía la pendiente más inclinada (la comunidad 2). La resistencia a la invasión se cuantificó como la proporción de invasiones exitosas de un total de intentos de invasión, por lo que la comunidad 3 sería, entonces, la más resistente. La resiliencia se definió como el tamaño de la cuenca de atracción, de forma que la comunidad 1 sería la más resiliente.

### *3. 2. Incorporación de facilitación a un modelo de competencia*

Se utilizó un modelo de tiempo discreto basado en la ecuación de Beverton-Holt (1957) para modelar la dinámica de las poblaciones. Se eligió una función de este tipo puesto que describe adecuadamente las interacciones competitivas planta—planta (Rees *et al.* 1996; Freckleton & Watkinson 2001; Brännström & Sumpter 2005; Poulsen *et al.* 2007; Duncan *et al.* 2009; Cabral & Schurr 2010; Lutscher & Iljon 2013; Martorell & Freckleton 2014). Este modelo es usado para modelar los efectos de la competencia cuando hay individuos agrupados y algunos son más exitosos que otros en obtener recursos, de forma que refleja bien el efecto densodependiente de la facilitación intragremio. El modelo propuesto en esta tesis es de tiempo discreto puesto que se basó en uno previamente utilizado para modelar la dinámica poblacional de una comunidad de plantas anuales (Martorell & Freckleton 2014).

La ecuación en diferencia que define al modelo de Beverton-Holt es

$$N_{t+1} = \frac{\lambda N_t}{1 + \alpha N_t}, \quad (1)$$

donde  $N_t$  es la densidad poblacional de la especie en el tiempo  $t$ ,  $\lambda$  es la tasa intrínseca de crecimiento poblacional y  $\alpha$  es un coeficiente que representa la magnitud de la competencia *per cápita*. Cuando  $N_t \rightarrow 0$ ,  $1 + \alpha N_t \approx 1$ , es decir, no hay competencia y la población crece a una tasa  $\lambda$ . Conforme  $N_t$  aumenta, la población sigue creciendo, aunque más lentamente, aproximándose a una asíntota en  $(\lambda - 1) / \alpha$  (Figura 2; Allman & Rhodes 2004; Brännström & Sumpter 2005; Bolker 2008).

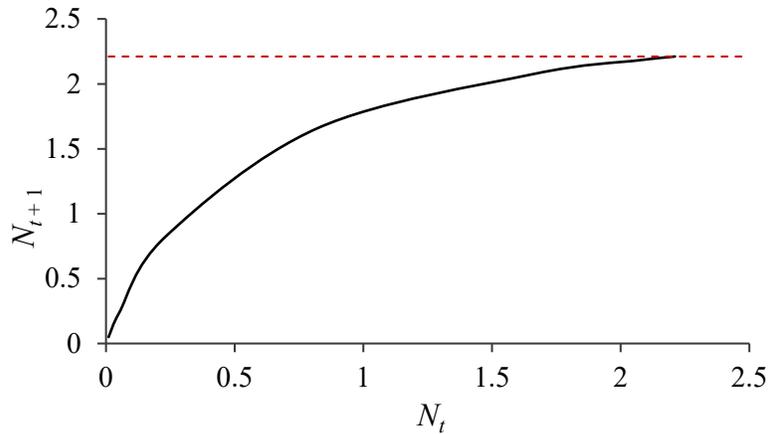


Figura 2. Gráfica de la ecuación (1). Los parámetros utilizados fueron:  $\alpha = 1.8424$  y  $\lambda = 5.073$ . La asíntota se muestra como una línea roja punteada y está en  $(5.073 - 1) / 1.8424 = 2.2107$  individuos.

En general, las ecuaciones en diferencia pueden escribirse de la siguiente manera

$$N_{t+1} = f(N_t; \mu) \quad (2)$$

donde  $\mu$  son los parámetros de (1). Estas ecuaciones se conocen también como ecuaciones de recurrencia o mapeos y se resuelven con una condición inicial  $N_0$  dada, lo que define una secuencia  $N'_1, N'_2, N'_3, \dots$ , llamada la solución de la ecuación con la condición inicial (Britton 2005). Esta solución es estable si otra solución  $N'_0, N'_1, N'_2, \dots$ , permanece cerca de la primera cuando empieza cerca, es decir, cuando  $|N'_0 - N_0|$  es pequeña. La solución es asintóticamente

estable si, además de ser estable,  $|N_0 - N_0^*| \rightarrow 0$  conforme  $t \rightarrow 0$ . La solución es un estado estable  $N^*$ , también llamado punto fijo, si  $N_t = N^*$  para toda  $t$ , de forma que la ecuación (2) se vería como  $N^* = f(N^*)$ . Una manera de saber si la solución es estable es mediante la aproximación lineal  $f'(N^*)$ , siempre y cuando la función original sea diferenciable. El punto fijo es estable cuando se cumple que  $|f'(N^*)| < 1$ , mientras que si  $|f'(N^*)| = 1$ , entonces el punto fijo es estable, pero no asintóticamente estable (Britton 2005). Por lo tanto, es posible saber cómo son los puntos de equilibrio de la ecuación (1) con sólo calcular su derivada y evaluarla en los puntos de equilibrio.

La ecuación (1) tiene dos puntos fijos, uno en  $N_1^* = 0$  y otro en  $N_2^* = (\lambda - 1)/\alpha$  y su derivada es  $\frac{dN_{t+1}}{dN_t} = \frac{\lambda}{(1 + \alpha N_t)^2}$ . La derivada evaluada en el punto fijo  $N_1^*$  es  $\left. \frac{dN_{t+1}}{dN_t} \right|_{N_1^*} = \lambda$ , de forma que el equilibrio  $N_1^* = 0$  es estable siempre y cuando  $\lambda < 1$ . Por otro lado, la derivada evaluada en el punto fijo  $N_2^*$  es  $\left. \frac{dN_{t+1}}{dN_t} \right|_{N_2^*} = 1$ , por lo que este punto fijo es no hiperbólico. En este caso, el análisis mediante la aproximación lineal no permite concluir nada sobre la estabilidad del punto fijo.

La ecuación de Beverton-Holt ha sido modificada para modelar la competencia intra e interespecífica sobre determinada especie, llamada *especie focal*, de la siguiente forma (Lutscher & Iljon 2013)

$$N_{i,t+1} = \frac{\lambda_i N_{i,t}}{1 + \sum_{j=1}^S \alpha_{ij} N_{j,t}}, \quad (3)$$

donde  $N_{i,t}$  y  $N_{j,t}$  son las densidades poblaciones de la especie focal  $i$  y de la especie acompañante  $j$  en el tiempo  $t$ ,  $\lambda_i$  es la tasa intrínseca de crecimiento poblacional de la especie focal,  $\alpha_{ij}$  es el coeficiente de competencia ejercido por la especie  $j$  sobre la especie focal y  $S$  es el número de especies en la comunidad. Así, conforme más intensa sea la competencia ejercida por cada individuo de una especie, más grande sea la población de la especie competitiva o más especies competitivas existan, más se reducirá el crecimiento de la especie

focal. Cabe notar que las interacciones intraespecíficas suceden cuando  $i = j$  y las interespecíficas cuando  $i \neq j$ .

En esta tesis, al modelo anterior de competencia se le incorporó el efecto de la facilitación sobre la especie focal mediante un factor  $F_{i,t}$  de la siguiente manera:

$$N_{i,t+1} = \frac{\lambda_i N_{i,t} F_{i,t}}{1 + \sum_{j=1}^S \alpha_{ij} N_{j,t}}, \quad (4)$$

donde  $F_{i,t}$  es un coeficiente que representa el aumento en la tasa de crecimiento poblacional de la especie focal debido a la facilitación. Esta estrategia ya ha sido empleada para modelar el efecto Allee (Fowler & Ruxton 2002; Eskola & Parvinen 2007) y la facilitación interespecífica (Martorell & Freckleton 2014), y resulta útil puesto que otorga flexibilidad en la forma en la que se incorpora el efecto facilitativo. En esta tesis se consideró de manera particular que la facilitación sólo puede tener un efecto positivo sobre la población, de forma que  $F_{i,t}$  debe ser un número mayor que uno para toda  $i, t$ . Además, la magnitud de  $F_{i,t}$  debe ser una función de la densidad poblacional de los facilitadores y, si éstos están ausentes, su valor es uno. También se tomó en cuenta que la facilitación ocurre como un fenómeno de saturación, es decir, que no puede rebasar un valor máximo (Gross 2008; Assaneo *et al.* 2013). La alternativa de  $F_{i,t}$  que se usó en este trabajo es semejante a la propuesta por Akçakaya y Ferson (1990) para el efecto Allee:

$$F_{i,t} = 1 + \frac{\varphi_i \sum_{j=1}^S \beta_{ij} N_{j,t}}{1 + \sum_{j=1}^S \beta_{ij} N_{j,t}}. \quad (5)$$

Los coeficientes de facilitación  $\beta_{ij}$  miden los efectos *per cápita* de la facilitación ejercidos por la especie acompañante  $j$  sobre la especie focal. El fenómeno de saturación del efecto facilitativo ocurre en  $\varphi_i$ , que es la cantidad máxima que la especie focal puede ser facilitada. Cuando no hay facilitación (ya sea porque  $\beta_{ij} = 0$  ó porque  $N_{j,t} = 0$ ),  $F_{i,t} = 1$  para toda  $t$  y no hay efecto en la especie focal.

Resumiendo lo anterior, la forma final del modelo utilizado fue

$$N_{i,t+1} = \frac{\lambda_i N_{i,t}}{1 + \sum_{j=1}^S \alpha_{ij} N_{j,t}} \left( 1 + \frac{\varphi_i \sum_{j=1}^S \beta_{ij} N_{j,t}}{1 + \sum_{j=1}^S \beta_{ij} N_{j,t}} \right). \quad (6)$$

donde  $i = 1, 2, \dots, S = 10$ . Este modelo también es un mapeo, excepto que éste es un sistema de 10 ecuaciones que puede escribirse como

$$\bar{X}_{n+1} = \bar{F}(\bar{X}_n; \bar{\mu}), \quad (7)$$

donde las variables, los parámetros y las funciones son vectores de 10 dimensiones. En este caso,  $\bar{X}^*$  es un punto fijo de (7) si para algún conjunto de valores de los parámetros,  $\bar{X}^*$  satisface el sistema algebraico  $\bar{F}(\bar{X}^*; \bar{\mu}) = \bar{X}^*$ . Esto es equivalente a encontrar los puntos fijos del mapeo en una dimensión de la ecuación (2). Sin embargo, en este sistema de ecuaciones es posible saber si  $\bar{X}^*$  es estable mediante la aproximación por el mapeo lineal  $\bar{X}_{n+1} = J[\bar{F}]_{\bar{X}^*} \bar{X}_n$ , donde  $J[\bar{F}]_{\bar{X}^*}$  denota la matriz jacobiana del campo vectorial  $\bar{F}$  evaluada en el punto fijo  $\bar{X}^*$  (Sánchez-Garduño, *com. pers.*). En la matriz jacobiana se representan las derivadas parciales de las variables del vector  $\bar{X}_{n+1}$  con respecto a todas las variables del vector  $\bar{X}_n$ , de forma que, en un sistema de ecuaciones de 10 especies, la matriz jacobiana es una matriz de 10 x 10.

En este caso, el criterio para definir si  $\bar{X}^*$  es estable está dado por la magnitud de los valores propios, o eigenvalores. Si la magnitud de todos los valores propios de  $J[\bar{F}]_{\bar{X}^*}$  es mayor que uno, entonces  $\bar{X}^*$  es inestable, es decir, es un repulsor; mientras que la magnitud de todos los valores propios de  $J[\bar{F}]_{\bar{X}^*}$  es menor que uno, entonces  $\bar{X}^*$  es asintóticamente estable localmente, es decir, es un atractor (Sánchez-Garduño, *com. pers.*).

### 3. 3 Escenarios de interacción

Se probó el efecto del tipo de facilitación generando biotas artificiales en tres escenarios distintos: (I) sin facilitación; (II) con facilitación obligada y (III) con facilitación obligada y facultativa. Para cada escenario se construyeron biotas de 10 especies, cada una de las cuales

estaba caracterizada por diferentes valores de los parámetros de la ecuación (6). Todo el proceso de construcción de las biotas se programó en *R* (*R* Core Team 2014; ver el apéndice 1 para consultar el código completo).

Con el objetivo de limitar el tamaño del espacio fase donde se buscaron los estados estables alternativos, las densidades poblacionales a las que llegaría una especie en el equilibrio,  $N^*$ , se acotaron en un intervalo finito  $[0, N_{\text{máx}}]$ . Para lograr mantener las densidades dentro de este intervalo fue necesario, a su vez, delimitar los valores posibles de cada uno de los parámetros. Se tomaron en cuenta también los valores biológicamente plausibles para poblaciones de plantas, con base en los valores estimados para un modelo semejante (Martorell & Freckleton 2014). La descripción detallada de los escenarios se hace a continuación y está resumida en la Tabla 1.

En ausencia de competencia ejercida por otras especies y de facilitación, la densidad de una especie focal tiende a  $(\lambda - 1) / \alpha$ , y la presencia de competidores sólo reduce esta cantidad. Por lo tanto, las  $N^*$  no superarían nunca el valor  $(\lambda - 1) / \alpha$ . Si se añade facilitación, cuyo valor máximo es  $1 + \varphi$ , ocurre que  $N^* < (1 + \varphi) (\lambda - 1) / \alpha$ .

En el escenario (I) sólo existe la competencia, es decir, todos los parámetros  $\varphi$  y  $\beta$  para todas las especies  $i$  son iguales a 0. En este escenario las  $N^*$  para las especies en ausencia de interacciones interespecíficas se mantuvieron acotadas en el intervalo  $[1, N_{\text{máx}} = 20]$ . Una condición esencial para que las especies puedan persistir en una comunidad es  $\lambda > 1$ . Esta condición se deriva del modelo lineal del tipo  $N_{t+1} = \lambda N_t$ , cuya solución es  $N_t = N_0 \lambda^t$ , de manera que lleva a crecimiento exponencial cuando  $\lambda > 1$  y decrecimiento exponencial cuando  $\lambda < 1$  (Allman & Rhodes 2004; Britton 2005). En el escenario (I) los valores de la tasa intrínseca de crecimiento  $\lambda$  se definieron aleatoriamente en el intervalo  $[3, 20]$ . Una vez asignado un valor de  $\lambda$  para cada especie, el coeficiente de competencia intraespecífica  $\alpha_{ii}$  se escogió en el intervalo  $[\lambda / 20, \lambda]$  para mantener las  $N^*$  en ausencia de competencia interespecífica dentro del intervalo  $[1, 20]$ . Tras algunos ensayos en los cuales se asignaron coeficientes de competencia interespecífica dentro del mismo intervalo usado para la competencia intraespecífica, se observó que las comunidades estables resultantes rara vez tenían más de una especie. Por lo tanto, para promover la coexistencia de las especies

(Britton 2005), los valores de  $\alpha_{ij}$  se escogieron en el intervalo  $[\lambda / 2, \lambda / 40]$ , en el cual la intensidad de la competencia interespecífica tiende a ser la mitad de la competencia intraespecífica. En todos los casos, el valor de los parámetros se seleccionó de manera aleatoria utilizando una distribución uniforme dentro del intervalo correspondiente.

En el escenario (II) se incorpora la facilitación en una forma facultativa u obligada. En este escenario, una especie con  $\lambda < 1$  puede persistir en la comunidad siempre y cuando sea suficientemente facilitada, de forma que el producto  $\lambda (1 + \varphi) > 1$ . Como en el escenario anterior, los valores de  $\lambda (1 + \varphi)$  se acotan dentro del intervalo  $[3, 20]$ . Para garantizar que en este escenario hubiese una facilitación mínimamente fuerte para que sus efectos fuesen notorios en la estabilidad de la comunidad, se le impuso un valor mínimo a  $1 + \varphi$ , de modo tal que representase al menos el 10 % del valor de  $\lambda (1 + \varphi)$ . Así, ya que el intervalo  $[3, 20]$  comprende 17 unidades, el valor mínimo de  $\varphi$  es  $17 \times 0.1 + 3 = 4.7$ . Parece biológicamente poco probable que la facilitación pueda corresponder a más del 75 % del valor de  $\lambda (1 + \varphi)$ , por lo que el límite superior de  $1 + \varphi$  sería  $17 \times 0.75 + 3 = 15.75$ . Por consiguiente, se seleccionaron valores de  $\varphi$  en el intervalo  $[3.7, 14.75]$ . Hecho esto, se seleccionaron valores de  $\lambda$  en el intervalo  $[3 / (1 + \varphi), 20 / (1 + \varphi)]$  para mantener  $\lambda (1 + \varphi)$  dentro del intervalo  $[3, 20]$ . Los valores de  $\alpha$  fueron iguales a los empleados en el escenario (I).

La selección de los valores apropiados para los coeficientes de facilitación  $\beta$  no es sencilla. En la modelación de facilitación intragremio es importante que la interacción sea predominantemente competitiva cuando la densidad de las especies interactuantes sea alta. Esto sucede siempre que el efecto facilitativo está cerca de la saturación (de su asíntota), es decir, cuando el término

$$\frac{\sum_{j=1}^S \beta_{ij} N_{j,t}}{1 + \sum_{j=1}^S \beta_{ij} N_{j,t}} \quad (6)$$

tiende a uno. Para determinar los valores de  $\beta$  que satisfacen esta condición, se realizaron simulaciones. En una de ellas se seleccionaron valores de  $\beta$  en el intervalo  $[0, 1]$  y los demás parámetros se acotaron como se indica en el párrafo anterior. Cuando el sistema llegó al

punto de equilibrio, se calculó el valor del término (6). Se observó que los valores abarcaban todo el intervalo entre  $[0, 1]$ , con una predominancia de valores entre 0.7 y 0.95 (Figura 3A), cumpliendo el requisito de que el componente facilitativo estaba perdiendo importancia ante la competencia. Por ende, para el escenario (II), las  $\beta$  se seleccionaron entre  $[0, 1]$ .

Como en el escenario (I), en el escenario (III) también se impone el requisito de que las especies pudieran persistir por sí mismas en la comunidad, es decir, que  $\lambda > 1$ . Esto corresponde a una facilitación facultativa. Para permitir la comparación entre ambos escenarios, los valores de  $\lambda$  se definieron en el intervalo  $[3, 20]$ . Los valores de  $\varphi$  se seleccionaron en el mismo intervalo que en el escenario (II), de modo que la contribución proporcional de la facilitación al crecimiento poblacional fue la misma. Los valores de  $\alpha$  se mantuvieron iguales que en los dos escenarios anteriores. Como el valor máximo posible de  $N^*$  es  $(\lambda(1 + \varphi) - 1) / \alpha$ , y en este escenario  $\lambda(1 + \varphi) - 1$  puede ser mayor que en los dos escenarios anteriores, los tamaños poblacionales en el escenario (III) pueden ser más grandes. Si  $\lambda$  y  $\varphi$  tienen sus valores máximos posibles, y la competencia intraespecífica es la menor posible ( $\lambda / 20$ ), entonces  $N^*$  se aproximaría a  $N_{\text{máx}} = (20 \times (1 + 14.75) - 1)$ , considerando los valores de  $\lambda$  y  $\varphi$  previamente definidos (ver Tabla 1). Del mismo modo, el valor de  $N^*$  al cual tendería una especie en ausencia de competencia interespecífica puede calcularse fijando  $\lambda$  y  $\varphi$  a sus valores mínimos posibles y la competencia intraespecífica en su máximo ( $\lambda$ ), es decir  $(3 \times (1 + 3.7) - 1) / 3 = 4.37$ . Así, las  $N^*$  en ausencia de competencia interespecífica, que en los escenarios (I) y (II) tomaban valores en el intervalo  $[1, 20]$ , en el escenario (III) toman valores en el intervalo  $[4.37, 315]$ . Si se comparan los valores intermedios de ambos intervalos (10.5 y 159.85 respectivamente), los tamaños poblacionales en el escenario (III) serían 15.22 veces mayores que en los otros dos.

Dadas estas diferencias en los tamaños poblacionales, si se utilizaran los mismos intervalos para las  $\beta$  que en el escenario (II), el término de facilitación (6) se encontraría siempre en su asíntota. Para que los valores del término (6) fueran semejantes a los del escenario (II), las  $\beta$  se seleccionaron en el intervalo  $[0, 1 / 15.22]$ . Para examinar si los resultados usando este intervalo eran comparables, se realizó un segundo conjunto de simulaciones equivalente al usado en el escenario (II). El resultado fue satisfactorio, aunque

hubo una mayor variación en qué tan cerca estaba la función de facilitación de la asíntota (Figura 3B).

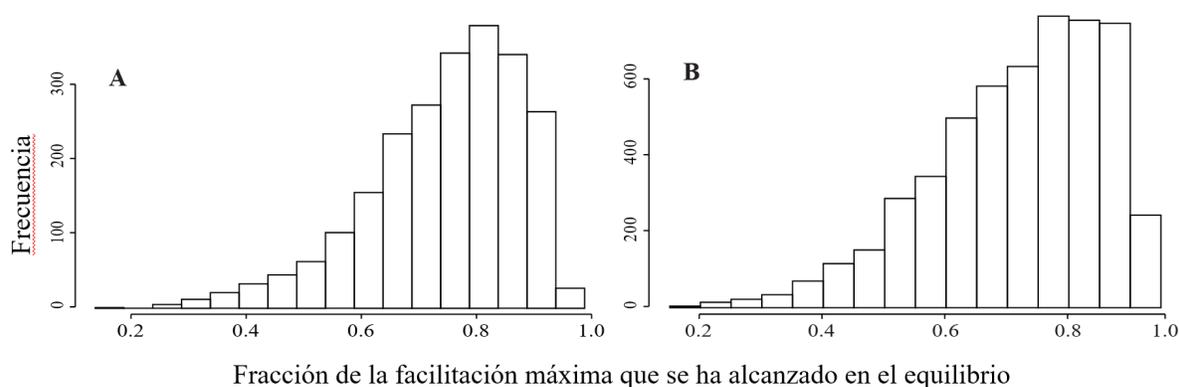


Figura 3. Histograma de la fracción de la facilitación máxima posible que alcanzaron las especies en el equilibrio en el escenario de facilitación obligada (A) y facilitación facultativa (B). La facilitación en ambos escenarios se encontró cerca de la saturación, por lo que esta interacción estaba perdiendo importancia ante la competencia.

Tabla 1. Descripción de los escenarios de ensamblaje de biotas artificiales por tipo de interacción

	Escenario (I) Competencia	Escenario (II) Facilitación obligada	Escenario (III) Facilitación facultativa
Densidad máxima de la especie en el equilibrio $N_{\text{máx}}$	[1, 20]	[1, 20]	[4.7, 315]
Condición para la persistencia de la especie	$\lambda > 1$	$\lambda (1 + \varphi) > 1$	$\lambda > 1$
Tasa intrínseca de crecimiento $\lambda$	[3, 20]	$[20 / (1 + \varphi), 3 / (1 + \varphi)]$	[3, 20]
Competencia intraespecífica $\alpha_{ii}$	[ $\lambda / 20, \lambda$ ]		
Competencia interespecífica $\alpha_{ij}$	[ $\lambda / 40, \lambda / 2$ ]		
Facilitación máxima $\varphi$	0	[3.7, 14.75]	[3.7, 14.75]

Facilitación intra e interespecífica $\beta$	0	[0, 1]	[0, 1/15.22]
--	---	--------	--------------

El efecto de la frecuencia de la facilitación en las propiedades de estabilidad se evaluó estableciendo tres grados de conectividad entre las interacciones positivas de las especies: (a) donde el 100 % de las especies interactúan positivamente entre sí; (b) donde el 66 % de las especies lo hacen y (c) donde sólo el 33 % de las especies lo hacen. Por ende, se fijó en cero una proporción de 1/3 de coeficientes de interacción positiva  $\beta$  en el caso (b) y de 2/3 en el caso (c).

En los escenarios de competencia y de interacción con conectividad al 100 % se generaron 1 000 biotas, mientras que para la conectividad al 66 % y al 33 % se hicieron 500 biotas. En total se crearon 7 escenarios de interacción.

### 3. 4. *Búsqueda de estados estables alternativos*

Una vez construidas las biotas (número 1 en la figura 3), se buscaron los estados estables alternativos (EEA) en cada una de ellas. Cada uno de los estados estables identificados se consideró como una comunidad distinta, entendida como una configuración única y estable de especies construida a partir de la biota inicial. La búsqueda de EEA en sistemas de alta dimensionalidad, como el de este trabajo, puede hacerse partiendo de distintas condiciones iniciales en el espacio fase e iterando la dinámica con modelos como el de la ecuación (6) hasta llegar a un punto fijo (donde  $N_{t+1}$  es igual a  $N_t$ ; Kaplan & Glass 1995; Tailleur & Kurchan 2007), o bien, a un estado periódico (donde la distribución estadística de las  $N_t$  permanece inalterada en el tiempo; May 1973c; Van Kampen 2007; Janson 2012).

Lo anterior implica que se debe determinar un número suficientemente grande de condiciones iniciales para asegurar una búsqueda exhaustiva en el espacio fase, la cual puede requerir una cantidad prohibitiva de tiempo y una gran capacidad de cómputo. Este tipo de problemas se pueden resolver eficientemente utilizando algoritmos de búsqueda heurísticos. Las búsquedas heurísticas no exploran el espacio fase al azar, sino que se basan en reglas de decisión dadas por el usuario, de manera que a cada paso consecutivo de búsqueda el algoritmo decide hacia dónde continuar de acuerdo con el estado anterior del sistema. Este tipo de algoritmos optimizan la búsqueda de las soluciones en el menor tiempo posible,

aunque no necesariamente realizan una búsqueda exhaustiva de todas las soluciones posibles (Rowe 1988).

El método de dinámica ponderada de Lyapunov (DPL) propuesto por Tailleur y Kurchan en 2007 es un método heurístico que resultó útil para este trabajo dado que permite encontrar las zonas de divergencia de las trayectorias seguidas por el sistema dinámico en el espacio fase, es decir, las separatrices. Éstas son objetos en el espacio fase que separan regiones con comportamientos dinámicos distintos (Janson 2012), y, por tanto, separan las cuencas de atracción de los diferentes EEA. Encontrar las separatrices es útil porque si se toman diferentes puntos en su vecindario como condiciones iniciales para buscar los EEA por iteración, es sumamente probable que los distintos puntos se dirijan hacia diferentes atractores. Esto reduce significativamente el hipervolumen del espacio fase desde el cual debe partir la búsqueda de los EEA.

La DPL comienza con la generación de puntos ubicados al azar en el espacio fase, llamados caminantes. A cada caminante se le asocia otro muy cercano, llamado acompañante. Se calcula la tasa con la que este par de caminantes diverge conforme evoluciona la dinámica del sistema. La tasa de divergencia es mayor en la proximidad de las separatrices. Ya que estas zonas son de interés, los caminantes que están en ellas se reproducen (se crea un nuevo caminante en el mismo punto del espacio fase) con cierta probabilidad, mientras que en donde las partículas convergen, los caminantes tienden a ser eliminados. Posteriormente, todos los caminantes se mueven una distancia más o menos pequeña en el espacio fase y se repite el procedimiento de cálculo de la tasa de divergencia, reproducción y eliminación. De esta forma, los caminantes se van concentrando en torno a las zonas de divergencia (Figura 4).

Concluida la fase de la DPL, los caminantes están en una vecindad de las separatrices, de manera que cada caminante puede utilizarse como un punto de inicio para encontrar los EEA por iteración (Figura 4). Para garantizar que la mayor parte del espacio fase sea explorada y la búsqueda sea más exhaustiva, ambas fases (la búsqueda de las separatrices y la identificación de los estados estables alternativos) pueden repetirse varias veces.

Para implementar el método de DPL, es necesario determinar el valor de ciertos parámetros, tales como el número de caminantes, la distancia que se mueven o cómo cambia

la probabilidad de reproducción dependiendo de la tasa de separación. Para ello, en este trabajo se ensayó con sistemas más sencillos (con entre dos y seis especies) y se corrió el algoritmo utilizando diferentes parámetros con un número muy grande de repeticiones de ambas fases de la búsqueda para garantizar que fueran hallados todos los EEA posibles. Se identificaron las combinaciones de valores de parámetros con las cuales el algoritmo encontraba todos los EEA en el menor tiempo. Finalmente, se extrapolaron las tendencias observadas a lo que parecía adecuado para un sistema con 10 especies.

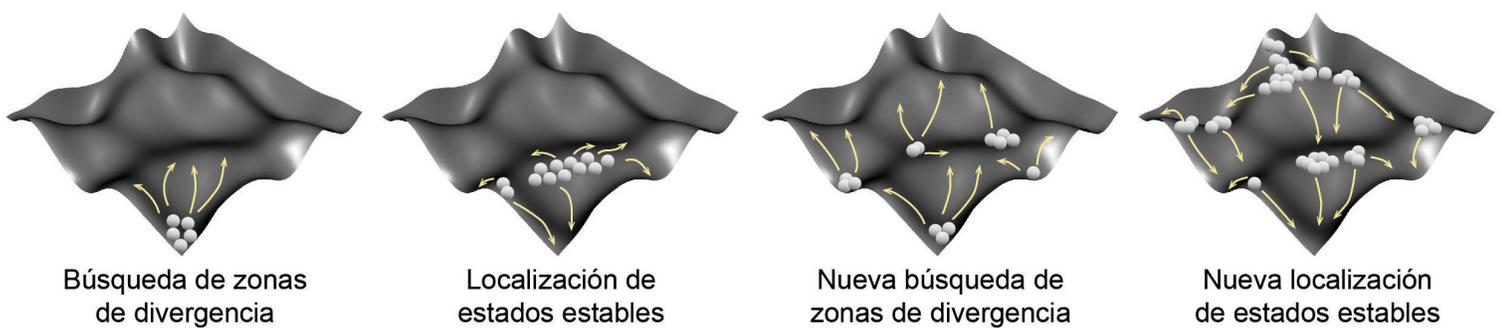


Figura 4. Esquema del procedimiento implementado para la búsqueda de estados estables alternativos que incluye la dinámica ponderada de Lyapunov (DPL) para la búsqueda de zonas de divergencia y la localización de los estados estables por iteración. Se representa un paisaje de estabilidad con valles y crestas. Las bolas blancas son los caminantes, que comienzan la búsqueda de zonas de divergencia a partir de un estado estable, un valle. Después de algunas iteraciones de la DPL, los caminantes están en una zona de divergencia y comienzan la localización de estados estables. El procedimiento continúa durante varios ciclos para maximizar la probabilidad de encontrar los estados estables.

De forma muy resumida, el algoritmo consiste en los siguientes pasos (para consultar el algoritmo completo, ver el apéndice 2):

1. Se creó una población de 2 000 caminantes de forma aleatoria con una distribución exponencial en el intervalo  $[0, 30]$  para cada especie en la biota.
2. En cada iteración, se generó un acompañante nuevo. Esto se hizo sumando a la posición del caminante un número aleatorio tomado de una distribución uniforme en el intervalo  $[-0.01, 0.01]$  para cada una de las 10 dimensiones del espacio fase.

3. Se calculó la tasa de divergencia  $D$  entre las trayectorias del caminante y su acompañante. Para ello deben calcularse, utilizando la ecuación (6), las posiciones que tendrían el caminante y su acompañante en el tiempo  $t + 1$ . Para el cálculo de  $D$ , se requiere que la distancia recorrida por el acompañante sea igual a la distancia recorrida por el caminante. Para ello, la abundancia  $\hat{N}_{i,t+1}^{(a)}$  de las especies (*i.e.*, las coordenadas en el espacio fase) en el acompañante se reescalaron usando la ecuación

$$\hat{N}_{i,t+1}^{(a)} = \frac{N_{i,t+1}^{(a)} - N_{i,t}^{(a)}}{\sqrt{\sum_{j=1}^S (N_{j,t+1}^{(a)} - N_{j,t}^{(a)})^2}} \sqrt{\sum_{j=1}^S (N_{j,t+1}^{(c)} - N_{j,t}^{(c)})^2} + N_{i,t}^{(a)}$$

donde  $N_{i,t}^{(c)}$  y  $N_{i,t}^{(a)}$  son las abundancias de la especie  $i$  en el tiempo  $t$  en el caminante y su acompañante respectivamente. La divergencia  $D$  se calcula entonces como el cociente de la distancia euclidiana entre el caminante y el acompañante en el tiempo  $t + 1$ , y la distancia correspondiente en el tiempo  $t$ :

$$D = \frac{\sqrt{\sum_{j=1}^S (\hat{N}_{j,t+1}^{(a)} - N_{j,t+1}^{(c)})^2}}{\sqrt{\sum_{j=1}^S (\hat{N}_{j,t}^{(a)} - N_{j,t}^{(c)})^2}}$$

4. Se utilizó la tasa  $D$  para seleccionar a los caminantes. Si  $D > 1$ , las partículas divergían y el caminante se reprodujo (es decir, se creó un nuevo caminante en la misma posición que el original) con una probabilidad  $p = D^\gamma - 1$ , mientras que si  $D < 1$ , las partículas se estaban acercando y el caminante se eliminó con una probabilidad  $p = 1 - D^\gamma$ .
5. Los caminantes se movieron aleatoriamente a una nueva posición cercana a donde se encontraban, para lo que se sumó una cantidad aleatoria generada con una distribución log-normal con media cero y desviación estándar 0.4 en escala logarítmica.
6. El procedimiento desde el punto 2 en adelante se repitió 200 veces.

El exponente  $\gamma$  determina la intensidad de la selección de los caminantes. En la iteración inicial se consideró un  $\gamma = 0.1$  y se recalculó durante cada iteración en función del cambio en el número de caminantes  $\delta$  (número de caminantes que había al término de la

iteración considerando muertes y reproducción entre el número de caminantes antes de la iteración) como  $\gamma = 0.2 + 5\delta$ . Por lo tanto, cuando los caminantes se aproximaban a una zona de alta divergencia  $\gamma$  crecía, y la selección se hacía más fuerte. De este modo, se buscó que los caminantes se aproximaran cada vez más a la separatriz. Un número muy elevado de caminantes podría retardar el cómputo, mientras que un número reducido de caminantes tardaría mucho en explorar el espacio fase. Para evitar esto, el número de caminantes se mantuvo entre 1 800 y 2 200 mediante reproducción o mortalidad aleatoria cuando la cifra se salía de este intervalo.

Una vez concluida la DPL, se buscaron los EEA iterando la ecuación (6) 1 000 veces. A partir de este punto, los caminantes reiniciaban la DPL para buscar los límites de las cuencas de los EEA que pudieran haber sido encontrados. Todo el proceso de búsqueda de separatrices seguida de búsqueda de EEA se repitió diez veces. Al término de estas diez repeticiones se eliminó cualquier comportamiento transitorio, entendido como la dinámica que presenta un sistema antes de establecerse en alguno de los atractores (Kaplan & Glass 1995; Allman & Rhodes 2004), iterando cada caminante 5 000 pasos más usando la ecuación (6). Todo el desarrollo de la DPL y la identificación de los EEA se hicieron en  $R$  (ver el apéndice 2).

Como es de esperarse, en cada EEA podía quedar más de un caminante al término del proceso descrito arriba. Estos caminantes “repetidos” no proporcionan ninguna información por lo que fueron eliminados. Para ello, se siguieron diferentes procedimientos dependiendo del tipo de atractor encontrado, el cual se identificó iterando la ecuación (6) 10 000 veces más y almacenando la evolución de la trayectoria de cada caminante durante este proceso.

1. Atractores puntuales: Éstos se caracterizan porque las  $N_{i,t}$  no cambian en el tiempo. Los atractores puntuales se identificaron como aquellos en los que la varianza de las  $N_{i,t}$  en las 10 000 iteraciones era esencialmente igual a cero ( $< 10^{-6}$ ) para toda  $i$  (Figura 5A). Tras seleccionar los caminantes que habían llegado a atractores puntuales, se calcularon las distancias euclidianas entre ellos. Se consideró que aquellos caminantes que estaban muy próximos entre sí (distancia  $< 0.001$ ) habían llegado al mismo atractor y todos, excepto uno, fueron eliminados.

2. Atractores cuasiperiódicos: La trayectoria en estos casos se caracterizaba porque la autocorrelación en las 10 000 iteraciones era muy elevada cuando se consideraban los valores de  $N_{i,t}$  y  $N_{i,t+\tau}$ , donde  $\tau$  es la amplitud de las oscilaciones. Esto indicaba periodicidad en las trayectorias, aunque pruebas posteriores realizadas para calcular el periodo de la órbita demostraron que el periodo no era exacto puesto que la trayectoria no regresaba exactamente al mismo punto, sino a un punto muy cercano. Este tipo de atractores en donde dos puntos inicialmente muy cercanos permanecen cercanos a lo largo del tiempo se conocen como atractores cuasiperiódicos (Kaplan & Glass 1995). Por ende, se identificaron como tales aquellos atractores que tenían una autocorrelación máxima  $> 0.98$  para toda  $\tau$  (Figura 5B). Para descartar los caminantes que estaban dentro del mismo atractor, se calcularon las correlaciones entre las  $N_{i,t}$  de un caminante y  $N_{i,t+\tau}$  del otro para los diferentes valores de  $\tau$  posibles; se consideró que aquéllos donde la autocorrelación máxima  $> 0.98$  estaban repetidos y se eliminaron.
3. Atractores desordenados y con resonancia: Estos atractores no cumplieron con ninguno de los requisitos anteriores (Figura 5C y 5D, respectivamente). Las trayectorias de los caminantes que llegaron a este tipo de atractores fueron graficadas y se identificó visualmente cuáles pertenecían al mismo atractor. Los que estaban repetidos fueron eliminados. En unos cuantos casos observamos atractores en los que alguna especie se extinguía ya que, al ir aumentando la amplitud de los ciclos, su densidad se volvía tan pequeña que era considerada como un cero por la computadora. En estos casos, al comportamiento del atractor se le llamó resonancia, aunque no se sabe exactamente qué esté pasando en esos casos. Un comportamiento similar al descrito anteriormente se observó con los atractores que se denominaron desordenados. En éstos se identificó visualmente un comportamiento aperiódico, parecido al caos, aunque no se realizaron pruebas para comprobar que el comportamiento observado era, en efecto, caótico. En ambos tipos de atractores, el subconjunto de especies restante se comportaba como si hubiese llegado a un atractor puntual y fueron inicialmente clasificados erróneamente como tales. Esta situación fue fácilmente identificable puesto que el estado al que se llega no es estable (el *eigenvalor* dominante de la matriz jacobiana era mayor a uno, ver abajo).

En todos los tipos de atractores, los resultados fueron inspeccionados visualmente para asegurar que la clasificación y eliminación de caminantes redundantes había sido correcta.

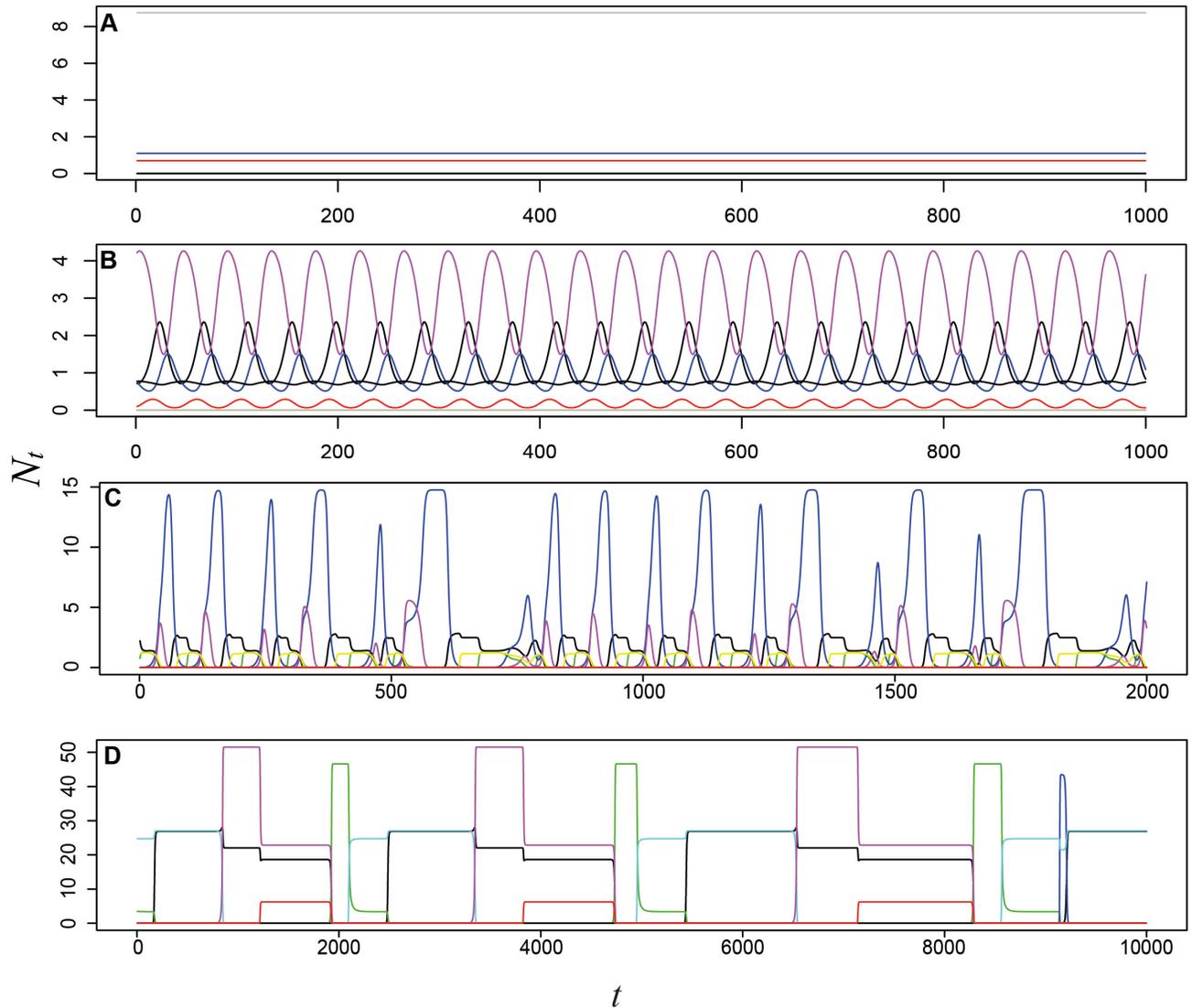


Figura 5. Ejemplos de los tipos de atractores que se encontraron con la caminata aleatoria: A, atractor puntual; B, atractor cuasiperiódico; C, atractor desordenado; D, atractor con resonancia.

### 3. 5. Medición de la estabilidad

Se registraron las propiedades de estabilidad en dos niveles: a nivel de la biota se contó el número de EEA por biota y se identificó el tipo de estado estable (puntual, cuasiperiódico,

desordenado o resonancia). Al nivel de la comunidad únicamente se trabajó con los estados estables puntuales, que representaron prácticamente el 90% de todos los EEA. Para cada uno de ellos se registró la riqueza y se midieron la elasticidad, resistencia y resiliencia. Todo esto se hizo en  $R$ ; para consultar el código completo, ver el apéndice 3.

Se midió la elasticidad como la tasa de retorno del sistema al estado estable después de una pequeña perturbación. Cuando el sistema se encuentra muy cerca del atractor, se aproxima a él de manera exponencial. Esta es una medida de estabilidad local en el sentido de Lyapunov (Magiros 1965). Para calcular la tasa de cambio instantánea del sistema descrito por la ecuación (6) en las inmediaciones del atractor, debe obtenerse la matriz jacobiana  $\mathbf{J}$ , cuyos elementos son

$$J_{i,j} = \frac{\partial}{\partial N_j} \frac{\lambda_i N_i}{1 + \sum_{j=1}^S \alpha_{ij} N_j} \left( 1 + \frac{\varphi_i \sum_{j=1}^S \beta_{ij} N_j}{1 + \sum_{j=1}^S \beta_{ij} N_j} \right) \Big|_{N_1^*, \dots, N_S^*}$$

donde  $N_i^*$  es la densidad de la especie  $i$  cuando la comunidad está en el equilibrio. Esta es una forma de aproximarse linealmente al atractor desde una distancia muy cercana y, por lo tanto, representa la aproximación del sistema al atractor después de una perturbación (Allman & Rhodes 2004).

Una vez calculada la matriz jacobiana, se obtuvo el módulo del *eigenvalor* dominante. Cuando este valor es mayor a 1, el atractor es inestable puesto que el sistema se está alejando exponencialmente de él, y lo contrario ocurre si el módulo es menor a uno (Caswell 2001; Allman & Rhodes 2004; Britton 2005). Mientras menor es el módulo del *eigenvalor*, más rápidamente se aproxima la comunidad al atractor puntual. Tomando esto en cuenta, la tasa de retorno al estado estable después de una perturbación se registró como  $1 - \text{módulo del eigenvalor}$ , de manera que valores mayores significaban una elasticidad grande.

Para medir la resistencia a la invasión de los EEA puntuales se utilizó el criterio de invadibilidad de Turelli (1978). Este criterio establece que una especie que acaba de ingresar a un sistema en el cual no estaba presente y, por lo tanto, se encuentra a muy baja densidad, puede invadir la comunidad si tiene una tasa de crecimiento mayor a 1. Se generó una especie

nueva  $k$  con parámetros seleccionados de forma aleatoria dentro de los mismos intervalos utilizados para generar a las especies originales (Tabla 1) y se calculó su tasa de crecimiento a baja densidad como

$$\frac{N_{k,t+1}}{N_{k,t}} = \frac{\lambda_k}{1 + \sum_{j=1}^{S^*} \alpha_{kj} N_{j,t}} \left( 1 + \frac{\varphi_k \sum_{j=1}^{S^*} \beta_{kj} N_{j,t}}{1 + \sum_{j=1}^{S^*} \beta_{kj} N_{j,t}} \right),$$

donde  $S^*$  y  $j$  se refieren a las especies presentes en la comunidad en su estado estable. Si  $N_{k,t+1}/N_{k,t} > 1$ , la especie podía invadir exitosamente la comunidad. Esto se repitió 1 000 veces para cada comunidad, generando una especie distinta cada vez. Se calculó la proporción de eventos de invasión que fueron exitosos y esto se definió como la invadibilidad del sistema. Para calcular la resistencia a la invasión, se calculó  $1 - \text{invadibilidad}$ . De esta forma, las comunidades más resistentes a la invasión fueron aquellas que tuvieron una menor invadibilidad.

Vale la pena mencionar que un procedimiento semejante se empleó para determinar si los atractores cuasiperiódicos encontrados eran estables. La diferencia en este caso fue que se consideró como invasoras potenciales a todas las especies que no estaban presentes en la comunidad (es decir, que tenían una densidad igual a 0) pero sí en la biota. Se calculó su tasa de crecimiento  $N_{k,t+1}/N_{k,t}$  a lo largo de todo el ciclo y se calculó la media geométrica. Si ésta hubiese sido mayor a uno, la especie hubiera podido invadir el sistema, indicando que se había extinguido indebidamente. Ninguno de los atractores cuasiperiódicos considerados en esta tesis mostró dicho problema.

La resiliencia se entiende como el tamaño de la cuenca de atracción, de forma que un punto colocado al azar en el espacio fase tiene una alta probabilidad de llegar a un atractor dado si la cuenca de atracción de éste es muy grande. Para estimar la resiliencia de los atractores se generaron 10 000 puntos con una distribución uniforme dentro del espacio fase y se calculó la proporción de puntos que llegaban a cada EEA iterando 15 000 veces la función que define la ecuación (6). Los puntos se colocaron en un intervalo del doble de tamaño de aquél donde se encontraban las densidades poblacionales de las comunidades en el equilibrio (entre [1, 40] para los escenarios (I) y (II) y entre [4.37, 630] para el escenario

(III)). Un EEA fue considerado más resiliente cuando una mayor proporción de puntos caía dentro de su cuenca de atracción.

### *3. 6. Riqueza de especies de las comunidades*

Se midió la riqueza como el número de especies presentes en un EEA puntual con una densidad mayor a  $1 \times 10^{-7}$ . Las especies con densidades menores fueron consideradas como ceros. Los análisis de estabilidad descritos anteriormente fueron realizados fijando la densidad de dichas especies en cero.

### *3. 7. Análisis estadístico*

Se analizó el número de EEA por biota en los diferentes escenarios utilizando un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución de Poisson. Ya que todas las biotas tienen al menos un EEA, para poder ajustar esta distribución, con dominio en los números enteros, los datos se transformaron restando una unidad al número de EEA. También se analizó si la proporción de EEA de distinto tipo dependía del escenario mediante un modelo GLM con distribución Poisson. En este análisis, una interacción significativa entre el tipo de EEA y el escenario indica que la proporción de EEA de cada tipo cambia según el tipo y frecuencia de interacciones involucradas (Crawley 2007). El efecto del tipo de estado estable y del escenario sobre la riqueza de la comunidad se evaluó con un GLM con error Poisson.

Puesto que la riqueza de la comunidad típicamente tiene un efecto importante sobre la estabilidad (Ives & Carpenter 2007), en todos los análisis de estabilidad se incluyó el número de especies. El efecto de la riqueza y del escenario en las propiedades de estabilidad se analizó por separado para cada propiedad. La elasticidad y la resistencia se modelaron utilizando modelos aditivos generalizados con un error Gamma y un error cuasi-binomial (debido a la presencia de sobredispersión), respectivamente. En todos los análisis, la significancia se estimó mediante la prueba del cociente de log-verosimilitudes (Burnham & Anderson 2002).

El tamaño de la cuenca de atracción depende necesariamente del número de EEA presentes en la biota. Por ejemplo, en una biota con un único estado estable, la resiliencia de éste es necesariamente de uno. Si hay más EEA, la resiliencia más pequeña no puede ser mayor que uno entre el número de EEA. Por ende, el análisis del efecto del tipo y frecuencia de facilitación sobre la resiliencia se realizó de forma separada para biotas con 2, 3, 4 y 5 estados estables. Se calculó la media observada de la diferencia entre la resiliencia de las comunidades en cada escenario con facilitación y la resiliencia del escenario con competencia. Estas diferencias se compararon con valores obtenidos a partir de una distribución teórica. Ésta se obtuvo por un método de *bootstrap* al remuestrear 5 000 veces los valores agrupados para cada escenario con facilitación y el escenario con competencia únicamente. Cuando los valores observados estuvieron fuera del intervalo de confianza al 95% de la distribución teórica, el efecto de la facilitación sobre la resiliencia fue significativo.

Para contar con más información sobre cómo los componentes negativos y positivos de la facilitación intragremio determinan la estabilidad, se determinó cuál es la relación entre los valores de los parámetros del modelo (y sus combinaciones) y los atributos de estabilidad de las comunidades por medio de un análisis de redundancia (RDA). Este análisis permite ver la relación lineal entre un conjunto de variables de respuesta que están explicadas por (o son redundantes con) un conjunto de variables explicativas. Adicionalmente, pueden incluirse otras covariables cuyo efecto desea eliminarse del análisis (ter Braak 1995; Legendre & Legendre 1998). En esta tesis se usó como covariable la riqueza de especies de la comunidad, ya que los análisis previos revelaron que tiene un efecto importante sobre la estabilidad; las variables de respuesta fueron los atributos de estabilidad de cada comunidad (elasticidad, resiliencia y resistencia a la invasión), mientras que se tomó como variables explicativas un conjunto de índices que describen los parámetros del modelo y cómo están arreglados dentro de la red de interacciones de la comunidad. En varios índices se consideran explícitamente las interacciones intraespecíficas, pues pueden determinar fuertemente la estabilidad comunitaria (Britton 2005). Dichos índices se explican a continuación y están detallados en el apéndice 4:

1. Valor promedio de  $\lambda$  de cada comunidad ( $\bar{\lambda}_c$ ). Este valor se incluyó ya que, en modelos poblacionales, la estabilidad se ve afectada por la tasa de crecimiento, por ejemplo, modificando el tipo de atractor de uno puntual a uno periódico o hasta caótico (Allman & Rhodes 2004; Britton 2005).
2. Valor promedio de  $\alpha$  en la comunidad ( $\bar{\alpha}_c$ ), como una medida del componente negativo de las interacciones.
3. Fracción de  $\beta$  que son distintas de cero ( $f_c$ ).
4. Valor promedio de  $\varphi$  y de las  $\beta$  distintas de cero de cada comunidad ( $\bar{\varphi}_c$  y  $\bar{\beta}_c$ , respectivamente), ya que la intensidad de la facilitación depende directamente de estos parámetros. Para el cálculo de  $\bar{\beta}_c$  no se consideraron los valores de cero para que esta variable no estuviera necesariamente correlacionada con  $f_c$ .
5. Las correlaciones entre los valores de  $\alpha$  y  $\beta$  en toda la comunidad ( $r_c'$ ) y considerando sólo las interacciones intraespecíficas ( $r_c^i$ ). Una correlación negativa indicaría que las diferentes especies en la comunidad son predominantemente facilitadoras o competidoras, pero un valor positivo indicaría que unas cuantas especies ejercen simultáneamente fuertes efectos positivos y negativos, mientras que otras interactúan débilmente.
6. Las diferencias entre las intensidades promedio de la competencia intra e interespecífica ( $[\bar{\alpha}_{ii} - \bar{\alpha}_{ij}]_c$ ) y entre la facilitación intra e interespecífica ( $[\bar{\beta}_{ii} - \bar{\beta}_{ij}]_c$ ). También se calcularon las diferencias entre la fracción de  $\beta$  intra e interespecíficas que son distintas de cero ( $[f_{ii} - f_{ij}]_c$ ). Los valores positivos de estos índices indican que las interacciones intraespecíficas son más fuertes que las interespecíficas.
7. Finalmente, se calcularon las diferencias entre los efectos que las especies de la comunidad ejercen sobre las demás especies de la biota y los efectos que ejercen las demás especies de la biota sobre la comunidad. Estas diferencias se calcularon para la competencia ( $\Delta\alpha$ ), la intensidad ( $\Delta\beta$ ) y la frecuencia ( $\Delta f$ ) de la facilitación. Los valores positivos de estos índices indican que las especies de comunidad tienen efectos más fuertes sobre el resto de la biota de los que recibe de ésta. Estos índices

pueden brindar información interesante, porque, por ejemplo, una comunidad que ejerce efectos competitivos fuertes sobre las especies que no forman parte de ella, pero que no es afectada competitivamente por éstas, podría ser muy estable.

De la misma manera se exploró el efecto de los parámetros del modelo sobre los atributos de estabilidad de las biotas (número de EEA y la proporción con que se presentó cada tipo de estado estable). Los índices empleados como variables explicativas equivalen a los empleados en el análisis anterior, pero se calcularon empleando todas las especies de la biota ( $\bar{\lambda}_b$ ,  $\bar{\alpha}_b$ ,  $f_b$ ,  $\bar{\phi}_b$ ,  $\bar{\beta}_b$ ,  $r_b^t$ ,  $r_b^i$ ,  $[\bar{\alpha}_{ii} - \bar{\alpha}_{ij}]_b$ ,  $[\bar{\beta}_{ii} - \bar{\beta}_{ij}]_b$ , y  $[f_{ii} - f_{ij}]_b$ ), por lo que no existen equivalentes de  $\Delta\alpha$ ,  $\Delta\beta$  y  $\Delta f$ .

Los análisis de redundancia se hicieron por separado para dos conjuntos de datos: los correspondientes al escenario (II) y los del escenario (III), cada uno con las diferentes frecuencias de facilitación. En ambos análisis se incluyeron los datos del escenario (I), correspondiente a una frecuencia de facilitación de cero. Todas las variables se estandarizaron con una transformación de  $z$  y se analizaron con el paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2017) para R.

## 4. Resultados

### 4. 1. Efectos sobre la estabilidad de las comunidades

La riqueza redujo la elasticidad de las comunidades (Tabla 2). En comunidades con pocas especies, la facilitación intragremio aumentó la elasticidad, pero la conectividad la redujo. Estas diferencias dejaron de notarse en comunidades con riqueza intermedia y alta (Figura 4). Por otro lado, las comunidades con más especies fueron menos resistentes a la invasión (Tabla 3). La facilitación intragremio redujo la resistencia a la invasión, aunque se observó un aumento marginal en la resistencia cuando la diversidad era muy baja (Figura 6).

Tabla 2. Análisis de devianza para la elasticidad según el escenario.

	$F$	$V_1$ g. l.	$V_2$ g. l.	$p$
Riqueza	1101.3	2.94	7973.0	< 0.0001
Escenario	33.286	121.47	7976.1	< 0.0001
Riqueza:Escenario	9.165	12.711	7970.1	< 0.0001

Tabla 3. Análisis de devianza para la resistencia según el escenario.

	$F$	$V_1$ g. l.	$V_2$ g. l.	$p$
Riqueza	541.53	2.11	7970.9	< 0.0001
Escenario	6.963	5.88	7970.9	< 0.0001
Riqueza:Escenario	8.75	13.77	7957.1	< 0.0001

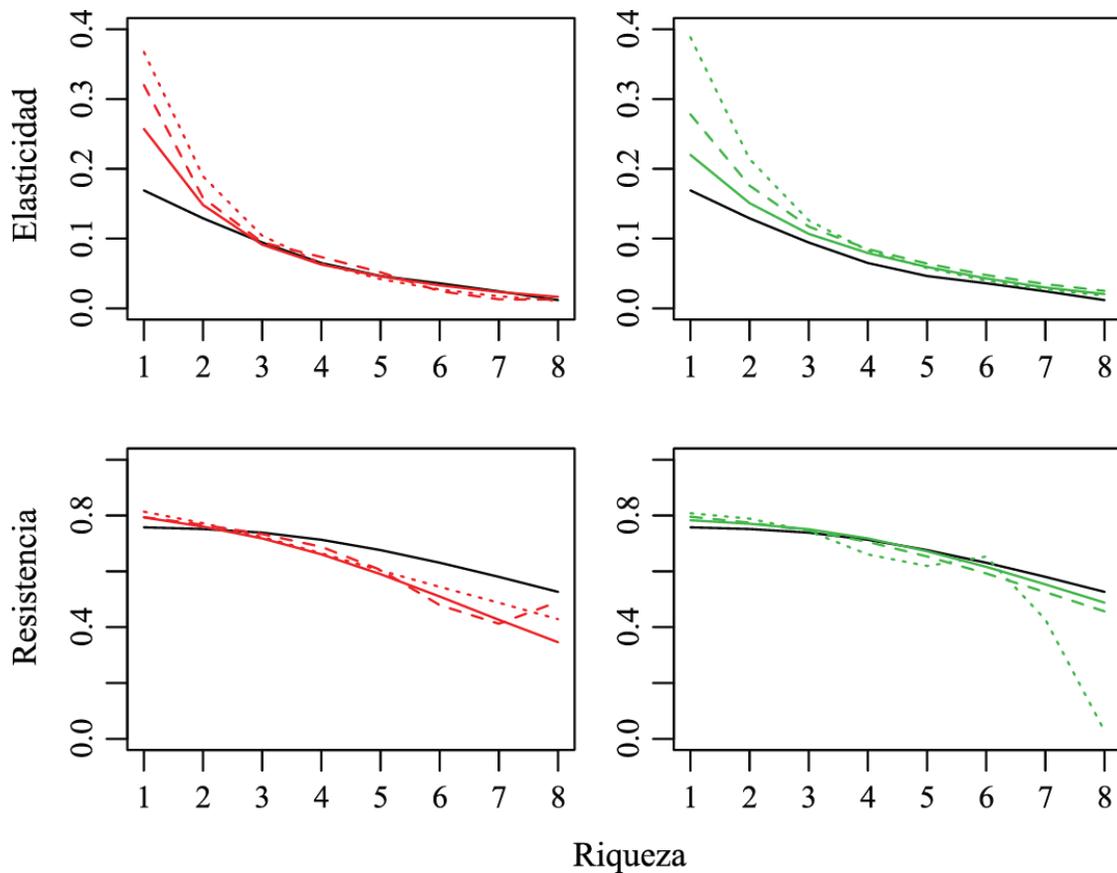


Figura 6. Elasticidad y resistencia a la invasión en función de la riqueza. El rojo muestra el escenario de facilitación obligada y el verde, el de facilitación facultativa. La línea sólida de color muestra el escenario de facilitación con conectividad al 100%; la línea discontinua, el escenario con conectividad al 66%; y la línea punteada, la conectividad al 33%. La línea negra muestra el escenario sin facilitación.

Contrario a lo observado para los atributos de elasticidad y resistencia, la resiliencia no mostró un patrón claro de variación con respecto a la riqueza y el escenario (ver el apéndice 5). De las 120 pruebas realizadas para diferentes combinaciones de escenarios, número de EEA y riqueza, sólo cinco resultaron significativas. Esto se asemeja bastante al número de pruebas que se espera que sean espuriamente significativas, lo que sugiere que la resiliencia no se ve afectada por la facilitación intragremio si se mantiene fijo el número de EEA.

La relación entre los valores de los parámetros del modelo y los atributos de estabilidad de las comunidades permitió ver con más detalle lo que sucedió en cada escenario (Figura 7). Cuando la facilitación era obligada, valores altos de la tasa intrínseca de crecimiento  $\bar{\lambda}_c$  disminuyeron fuertemente las propiedades de estabilidad, mientras que todos los índices asociados a la facilitación aumentaron la elasticidad y resiliencia, pero redujeron la resistencia a la invasión. Los valores altos de competencia ( $\bar{\alpha}_c$ ) aumentaron la elasticidad. Los valores altos de competencia intraespecífica, en comparación con la interespecífica, ( $[\bar{\alpha}_{ii} - \bar{\alpha}_{ij}]_c$ ) aumentaron la elasticidad de las comunidades, pero disminuyeron la resiliencia (Figura 7A, parte superior).

En el escenario de facilitación facultativa presentó algunas diferencias con el de la facilitación obligada. Los valores altos de la tasa intrínseca de crecimiento  $\bar{\lambda}_c$  también redujeron las propiedades de estabilidad, aunque su efecto fue menos marcado. La facilitación tiene efectos semejantes sobre la estabilidad a los observados en el escenario anterior, aunque la reducción de la resistencia a la invasión fue menos marcada. En este escenario, la competencia intraespecífica ( $[\bar{\alpha}_{ii} - \bar{\alpha}_{ij}]_c$ ) redujo notablemente la resistencia a la invasión, pero no tuvo otros efectos importantes (Figura 7B, parte superior).

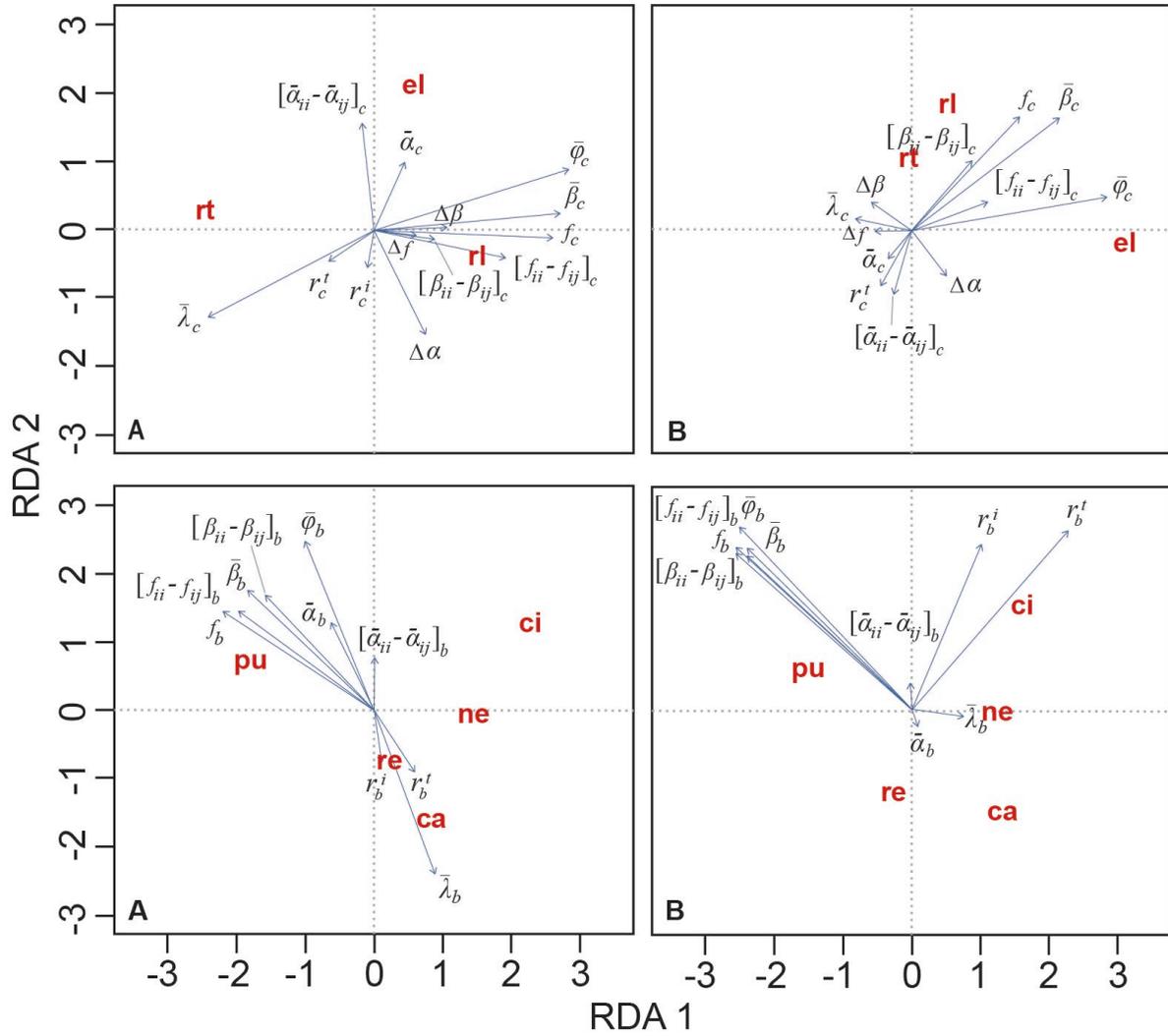


Figura 7. Análisis de redundancia con los parámetros del modelo (en negro) y los atributos de estabilidad (en rojo). A: Facilitación obligada, B: Facilitación facultativa. Los atributos de estabilidad de las comunidades están mostrados como: el, elasticidad; rt, resistencia a la invasión; rl, resiliencia. Los recuadros superiores muestran los índices de las comunidades (c):  $\bar{\lambda}_c$  y  $\bar{\alpha}_c$ , el valor promedio de  $\lambda$  y  $\alpha$ ;  $f_c$ , la fracción de  $\beta$  distintas de cero;  $\bar{\varphi}_c$  y  $\bar{\beta}_c$ , el valor promedio de  $\varphi$  y de las  $\beta$  distintas de cero;  $r_c^t$  y  $r_c^i$ , las correlaciones entre los valores de  $\alpha$  y  $\beta$  en toda la comunidad y sólo con las interacciones intraespecíficas;  $[\bar{\alpha}_{ii} - \bar{\alpha}_{ij}]_c$  y  $[\bar{\beta}_{ii} - \bar{\beta}_{ij}]_c$ , las diferencias entre las intensidades promedio de la competencia intra e interespecífica y entre la facilitación intra e interespecífica;  $[f_{ii} - f_{ij}]_c$ , las diferencias entre la fracción de  $\beta$  intra e interespecíficas distintas de cero;  $\Delta\alpha$ ,  $\Delta\beta$  y  $\Delta f$ , las diferencias entre los efectos que las especies

de la comunidad ejercen sobre las demás especies de la biota y los efectos que ejercen las demás especies de la biota sobre la comunidad para la competencia, la intensidad y la frecuencia de la facilitación. Los atributos de estabilidad de las biotas están mostrados como: ne, número de EEA; pu, proporción de estados puntuales; ci, proporción de estados cuasiperiódicos; ca, proporción de atractores desordenados; re, proporción de estados con resonancia. Los recuadros inferiores muestran los índices de las biotas (b), equivalentes a los índices de las comunidades, pero utilizando todas las especies de la biota:  $\bar{\lambda}_b$ ,  $\bar{\alpha}_b$ ,  $f_b$ ,  $\bar{\phi}_b$ ,  $\bar{\beta}_b$ ,  $r_b^t$ ,  $r_b^i$ ,  $[\bar{\alpha}_{ii} - \bar{\alpha}_{ij}]_b$ ,  $[\bar{\beta}_{ii} - \bar{\beta}_{ij}]_b$  y  $[f_{ii} - f_{ij}]_b$ .

#### 4. 2. Efectos sobre la estabilidad a nivel de biota

El número de estados estables alternativos (EEA) difirió entre escenarios ( $\chi^2 = 41.347$ , g. l. = 6,  $p < 0.0001$ ). La facilitación redujo el número de EEA cuando la conectividad era máxima y, en el escenario de facilitación facultativa, hubo una tendencia a que se redujera el número de EEA conforme la conectividad aumentó (Figura 8).

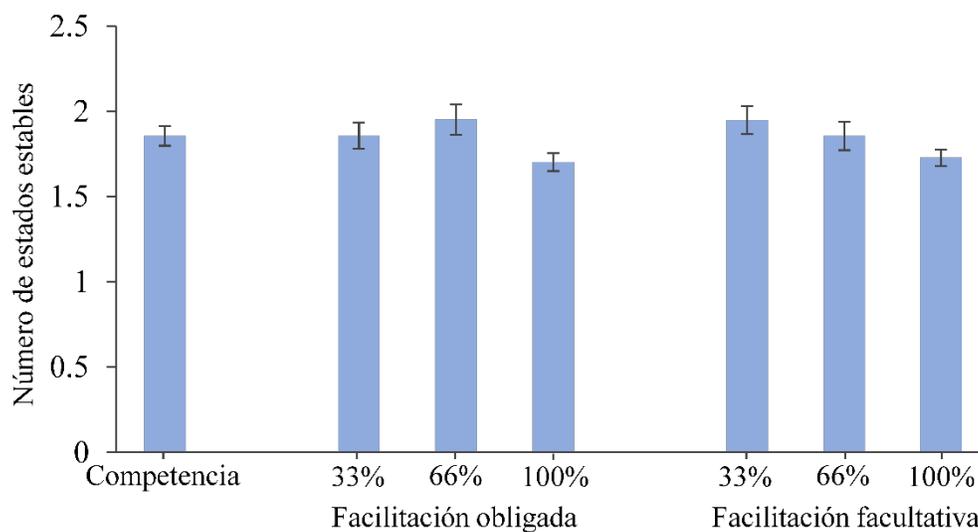


Figura 8. Número de estados estables obtenidos para cada escenario. Las barras corresponden al intervalo de confianza de 95%.

Los atractores puntuales fueron mucho más frecuentes que el resto de los EEA en todos los escenarios (Tabla 4). Las dinámicas caóticas aparecieron con una proporción muy similar a la de los atractores cuasiperiódicos. La resonancia, en cambio, se presentó en muy baja proporción. En general, la frecuencia de atractores no puntuales se redujo en los escenarios con facilitación, con la excepción de los atractores cuasiperiódicos cuando la conectividad era baja (Figura 9).

Tabla 4. Análisis de devianza para la proporción de estados estables alternativos según el escenario y el tipo de atractor.

	$\chi^2$	g. l.	$p$
Escenario	17.9	6	0.0065
Tipo	17 687.8	3	< 0.0001
Escenario:Tipo	102.1	18	< 0.0001

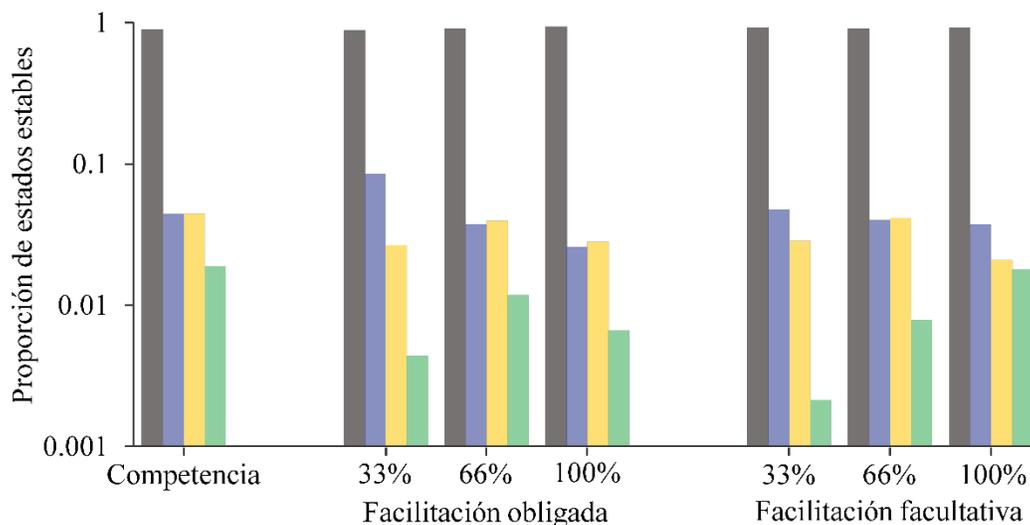


Figura 9. Proporción de estados estables por tipo de atractor y por escenario. El gris muestra los estados puntuales; el azul, los atractores cuasiperiódicos; el amarillo, los atractores desordenados; y el verde, la resonancia.

En el análisis de redundancia se observó que, en ambos escenarios (aunque particularmente cuando la facilitación fue obligada), los valores elevados de  $\bar{\lambda}_b$

incrementaron la frecuencia de los comportamientos desordenados y resonantes. Lo mismo sucedió cuando las correlaciones entre las  $\alpha$  y las  $\beta$  tanto inter ( $r_b^t$ ) como intraespecíficas ( $r_b^i$ ) fueron positivas. Todos los índices de facilitación, así como valores altos de competencia, aumentaron la proporción de los atractores puntuales (Figura 7).

### 4. 3. Riqueza de especies

Los atractores cuasiperiódicos albergaron mayor riqueza que los atractores puntuales. En el escenario con facilitación obligada la riqueza fue menor que en el escenario de facilitación facultativa, el cual a su vez tuvo una menor riqueza que el escenario sin facilitación (Figura 8; Tabla 5). En general, la riqueza aumentó con la conectividad. Estos patrones se deben a que la proporción de comunidades en las cuales sólo había una especie fue muy baja (4.8 %) en ausencia de facilitación, y considerablemente mayor en el escenario de facilitación obligada. Conforme la conectividad disminuyó, la proporción de comunidades monoespecíficas se incrementó (Tabla 6). Los atractores cuasiperiódicos albergaron mayor riqueza que los atractores puntuales (Figura 10).

Tabla 5. Efecto del escenario y el tipo de atractor sobre la riqueza de las comunidades.

	$\chi^2$	g. l.	$p$
Escenario	17490.1	7	< 0.0001
Tipo	340.6	1	< 0.0001
Escenario:Tipo	5.0	6	0.5441

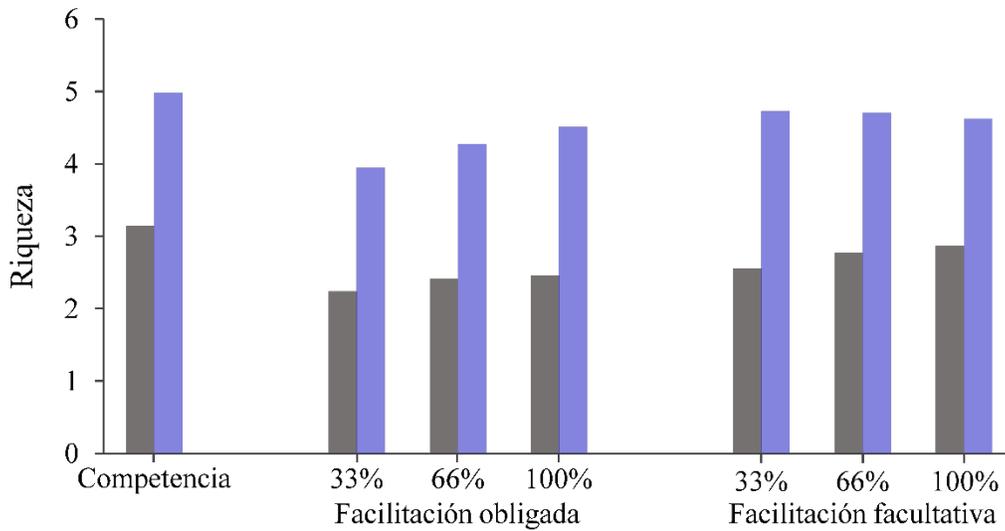


Figura 10. Riqueza por escenario y por tipo de EEA. El gris muestra los atractores puntuales y el azul, los atractores cuasiperiódicos.

Tabla 6. Proporción de comunidades monoespecíficas entre los atractores puntuales en los diferentes escenarios de interacción

Escenario	Conectividad	Porcentaje de comunidades monoespecíficas
Competencia	100 %	4.8
Facilitación obligada	33 %	33.9
	66 %	26.6
	100 %	27.0
Facilitación facultativa	33 %	24.0
	66 %	16.0
	100 %	10.5

## 5. Discusión

### 5. 1. Efecto de la facilitación intragremio en la estabilidad de las comunidades

En los modelos clásicos de comunidades en donde la competencia es la única interacción entre las especies, la elasticidad (entendida como la velocidad de retorno al atractor después de una perturbación) se incrementa con la intensidad de las interacciones, especialmente las intraespecíficas. Esto se debe a que, si la densidad de una especie con una interacción intraespecífica grande se reduce, la competencia que ésta experimenta se relaja de inmediato, permitiendo que la población crezca hasta retornar a su estado predisturbio (Lehman & Tilman 2000). En el escenario de facilitación obligada se observó esto mismo. Mientras más grandes fueron las alfas promedio ( $\bar{\alpha}_c$ ), y más fuerte fue la competencia intra con respecto a la interespecífica ( $[\bar{\alpha}_{ii} - \bar{\alpha}_{ij}]_c$ ), la elasticidad aumentó. Sin embargo, el efecto de las alfas sobre la elasticidad no fue muy fuerte en el escenario de facilitación facultativa. En ambos escenarios se observó que la elasticidad se redujo conforme el valor de  $\lambda$  fue mayor. En general, se ha encontrado que la estabilidad de las comunidades se reduce conforme las tasas de crecimiento poblacional aumentan (May 1975; Allman & Rhodes 2004; Britton 2005).

La elasticidad fue mayor en los escenarios con facilitación que sin ella, aunque la elasticidad se redujo conforme se incrementó la conectividad. En el caso de la facilitación obligada, esto puede ser el resultado del procedimiento empleado para generar las biotas virtuales, mas no un efecto directo y positivo de la facilitación sobre la elasticidad. Se puede demostrar (apéndice 6) que, en el modelo empleado en esta tesis, los sistemas monoespecíficos tienen una elasticidad mayor en ausencia de facilitación que sus contrapartes en las que  $\varphi$  o  $\beta$  no son cero. Sin embargo, en la Figura 4 se puede observar lo contrario: la elasticidad fue mayor en los equilibrios monoespecíficos con facilitación. En el caso de la facilitación obligada, las  $\lambda$  fueron más pequeñas mientras más grandes fueron los valores de  $\varphi$  (Tabla 1), y la reducción en  $\lambda$  necesariamente aumenta la elasticidad en sistemas monoespecíficos (apéndice 6). Esto puede explicar el aumento de la elasticidad observado en la Figura 4. La inevitable reducción en la elasticidad en presencia de facilitación en sistemas

monoespecíficos puede explicar la relación negativa observada entre conectividad y elasticidad, ya que la probabilidad de autofacilitarse aumenta con la conectividad. En el escenario con facilitación facultativa no se impuso una relación entre  $\varphi$  y  $\lambda$  al generar las biotas, pero se observan patrones semejantes. Pudiera ocurrir que los equilibrios monoespecíficos en este escenario sólo son factibles si hay autofacilitación cuando la  $\lambda$  es relativamente pequeña, o bien si  $\lambda$  es grande incluso cuando no haya facilitación. Esto podría generar algún tipo de correlación negativa entre ambas variables aun cuando ésta no haya sido impuesta al momento de generar la biota.

Hay evidencia publicada de que la facilitación reduce la resistencia a la invasión por medio de la aparición de asas de retroalimentación positiva entre especies que se facilitan (Simberloff & Von Holle 1999; Lenz & Facelli 2003; Bulleri *et al.* 2008; Altieri *et al.* 2010; Jeschke *et al.* 2012; Badano *et al.* 2015). Los resultados del presente trabajo concuerdan con esta evidencia puesto que la facilitación redujo la resistencia de las comunidades a ser invadidas en comparación con el escenario sin facilitación. Esto fue especialmente claro en el escenario de facilitación obligada, donde los valores de facilitación son más grandes y, por lo tanto, aumentaría la probabilidad de que una especie invasora haya sido facilitada por algunas de las especies de la comunidad (Callaway 1995; Levine & D'Antonio 1999; Richardson *et al.* 2000; Bruno *et al.* 2003). Todos los índices de facilitación estuvieron fuerte y negativamente correlacionados con la resistencia a la invasión. En el escenario de facilitación facultativa, la reducción de la resistencia a la invasión fue pequeña. Esto puede ser debido a que en el escenario de facilitación facultativa las especies podían persistir en la comunidad sin ser facilitadas, por lo que este escenario es más parecido a aquél sin facilitación.

De hecho, al observar los componentes de la facilitación facultativa intragremio, los índices de competencia afectan a la resistencia a la invasión. Es interesante notar de manera particular la correlación fuertemente negativa de la resistencia a la invasión con una alta competencia intraespecífica ( $[\bar{\alpha}_{ii} - \bar{\alpha}_{ij}]_c$ ). Esto implicaría una fuerte autorregulación de las especies residentes que podría abrir oportunidades para las invasoras.

La resiliencia de los sistemas ecológicos es relevante en sistemas que tienen estados estables alternativos porque ayuda a entender cómo podría cambiar de un estado estable a

otro (Scheffer 2009; Grimm & Calabrese 2011; Suzuki & Yoshida 2015). En muchos casos, el estado estable alternativo puede representar un estado no deseable de la comunidad donde todas las especies están extintas (Rietkerk *et al.* 1997; Rietkerk & van de Koppel 1997; Kéfi *et al.* 2007; Scheffer & Carpenter 2003; Scheffer 2009). Recientemente se ha reportado que la facilitación reduce la resiliencia de los sistemas ecológicos (Kéfi *et al.* 2016). No obstante, en el presente trabajo no hubo ningún efecto de la facilitación intragremio en la resiliencia del sistema medida como el tamaño de la cuenca de atracción si se considera un número constante de EEA. Cabe notar que la aparición de nuevos EEA implica necesariamente una reducción en la resiliencia de los demás atractores. En este sentido, el incremento en el número de EEA coincide con los reportes anteriores de la reducción en la resiliencia con la facilitación. Sin embargo, tal como se discute más abajo, hubo casos en los cuales el número de EEA se redujo en presencia de la facilitación.

## *5. 2. Efecto de la facilitación intragremio en los atributos de estabilidad a nivel de biota*

Varios estudios sobre la dinámica en sistemas de varias especies reportan que la facilitación promueve la aparición de EEA (Takimoto 2011; Díaz-Sierra *et al.* 2010; Assaneo *et al.* 2013; Gerla & Mooij 2014; Kéfi *et al.* 2016). En términos generales, esto se debe a que una especie puede extinguirse si las densidades poblacionales iniciales de sus facilitadores (con- o heteroespecíficos) son bajas, o persistir en la comunidad si dichas densidades son altas (Cavieres & Badano 2009; Lutscher & Iljon 2013). Aunque en este estudio la facilitación tuvo un efecto relativamente pequeño sobre el número de EEA, sí se observó que dicho número aumentó cuando la facilitación era facultativa y la conectividad era baja, y, en menor medida, cuando la facilitación era obligada y la conectividad intermedia. Sin embargo, la facilitación produjo también reducciones en el número de EEA. Esto sucedió cuando la conectividad era alta, especialmente en el caso de la facilitación obligada (Figura 6). Este resultado es interesante pues coincide en parte con lo encontrado en el modelo de Gerla y Mooij (2014). En dicho modelo, el número de EEA se reduce cuando la facilitación se vuelve obligada, pero sólo si la facilitación interespecífica es mayor a cero. Esta condición se cumple necesariamente cuando la conectividad es del 100 %.

Un fenómeno que se encuentra en muchos modelos es que las tasas de crecimiento grandes reducen la constancia del sistema (May 1975; Allman & Rhodes 2004; Britton 2005). Los atractores puntuales presentan constancia mientras que los atractores cuasiperiódicos, la resonancia y los atractores desordenados no. Lutscher e Iljon (2013) y Assaneo y sus colaboradores (2013) encontraron dinámicas caóticas y oscilatorias cuando la tasa intrínseca de crecimiento era grande, lo que indica que los modelos de facilitación intragremio nos son una excepción a la tendencia general. Los valores grandes de  $\lambda$  también promueven los comportamientos desordenados o resonantes en mi modelo, especialmente en el escenario de facilitación obligada. En otros modelos también se ha encontrado que la tasa de crecimiento interactúa con el tipo o intensidad de facilitación para determinar el tipo de atractor (Assaneo *et al.* 2013). Es interesante notar que la relación entre  $\lambda$  y la elasticidad es muy semejante a la relación que existe entre  $\lambda$  y los atractores no puntuales. Al parecer, una reducción en la elasticidad promueve la aparición de atractores no puntuales, quizá porque se relajan los procesos que imparten constancia al sistema.

Usando un modelo con una única especie en el cual una alta tasa de crecimiento poblacional produce caos, incluir el efecto Allee (facilitación intraespecífica) promueve la permanencia de los equilibrios puntuales. Mientras más fuerte es el efecto Allee, se requiere un valor más grande de  $\lambda$  para dar inicio al proceso de bifurcaciones que conducen al caos (Scheuring 1999). En mi escenario de facilitación obligada (Figura 7) es claro que una mayor facilitación contrarresta el efecto de  $\lambda$  sobre el tipo de atractor, y promueve la aparición de equilibrios puntuales. En el escenario de facilitación facultativa se observa lo mismo, aunque el efecto es menos marcado.

Por otro lado, la presencia de especies que son fuertes facilitadoras y competidoras al mismo tiempo (indicado por la correlación entre alfas y betas,  $r_b^t$  y  $r_b^i$ ) también redujo la constancia. En el escenario de facilitación obligada, esta correlación promueve la aparición de comportamientos desordenados y resonancia, mientras que con facilitación facultativa promueve el desarrollo de atractores cuasiperiódicos. El hecho de que  $r_b^t$  y  $r_b^i$  tengan efectos similares sugiere que son los efectos intraespecíficos los responsables del fenómeno

observado. Quizá el efecto combinado de las fuerzas opuestas de facilitación y competencia, cuando es lo suficientemente fuerte, puede desestabilizar al sistema restándole constancia.

### 5. 3. Efecto de la facilitación intragremio sobre la riqueza de especies

Los modelos publicados han reportado que, al incorporar facilitación en un modelo de competencia, se promueve la coexistencia de las especies y, por lo tanto, la diversidad (Gross 2008; Assaneo *et al.* 2013; Gerla & Mooij 2014). La facilitación amplía el intervalo de parámetros en el que las especies son capaces de coexistir (Gross 2008; Assaneo *et al.* 2013). Sin embargo, en el presente estudio se encontró que la facilitación intragremio tuvo efectos tanto negativos como positivos en la riqueza de las comunidades.

Entre los efectos negativos, destaca que las comunidades sin facilitación fueron las que tuvieron la mayor riqueza. La reducción de la diversidad en el escenario de facilitación obligada no refleja necesariamente un impacto negativo de la facilitación, sino también que, por la forma en que se generaron los parámetros, pudo haber especies en la biota incapaces de persistir en el largo plazo. Esto se debe a que no era posible imponer *a priori* la condición de que en la biota existieran facilitadores que aseguraran la persistencia de las especies con  $\lambda < 1$ . Consecuentemente, el número de especies en los estados estables podría depender más de la capacidad de las especies para persistir por sí mismas que de la interacción facilitativa. Por el contrario, en el escenario de facilitación facultativa, la reducción en la riqueza no es atribuible a la incapacidad intrínseca de las especies para persistir ya que todas las  $\lambda > 1$ . La reducción en la diversidad podría deberse a los componentes negativos de la facilitación intragremio. En este tipo de interacción, la facilitación puede ejercerse hacia una especie cualquiera o bien, hacia sus competidoras, incrementando la densidad de éstas. Este segundo caso podría dar lugar a la exclusión competitiva y, por ende, a una reducción de la riqueza.

Los efectos positivos de la facilitación en la riqueza se tornan evidentes al considerar la conectividad: la riqueza tendió a aumentar conforme las interacciones positivas eran más frecuentes. En los escenarios de facilitación facultativa con baja conectividad, la probabilidad de que un facilitador no beneficie a una especie sino a sus competidores es relativamente alta. En cambio, con un 100 % de conectividad todas las especies en la comunidad tendrían un

efecto positivo sobre las demás, reduciendo la probabilidad de exclusión competitiva. En los escenarios con facilitación obligada podría suceder lo mismo, pero la reducción en la riqueza pudo deberse además a que la probabilidad de que una especie con  $\lambda < 1$  interactuase con sus facilitadoras era pequeña cuando la conectividad era baja.

El incremento de la riqueza con la conectividad puede verse en los términos utilizados en los estudios previos sobre facilitación intragremio. Se ha señalado que la diversidad aumenta con la facilitación al ampliar el intervalo de parámetros bajo los cuales es posible la coexistencia (Gross 2008; Assaneo *et al.* 2013). En esta tesis no se analizó directamente dicho intervalo, pero los parámetros que no permitirían la coexistencia con bajas conectividades fueron capaces de hacerlo cuando se aumentó la frecuencia de la facilitación. Lutscher e Iljon (2013) estudiaron un escenario de facilitación obligada en el que las especies requieren de un tamaño poblacional mínimo para persistir por sí mismas. Una consecuencia de la facilitación interespecífica es que redujo dicho tamaño mínimo, promoviendo la coexistencia. Este fenómeno puede ocurrir en mi modelo porque los efectos facilitativos intra e interespecíficos son aditivos, de modo que la intensidad de la facilitación necesaria para garantizar la persistencia de una especie puede alcanzarse a bajas densidades si hay otras especies que actúan como facilitadoras. El fenómeno discutido por Lutscher e Iljon (2013) podría explicar el notable aumento de la riqueza con la conectividad en mi escenario de facilitación obligada.

El tipo de estado estable que hay en comunidades sin y con facilitación también determina la riqueza. Los atractores puntuales fueron capaces de albergar menos especies que los atractores periódicos (Figura 8). Este resultado coincide con otros trabajos que han encontrado que las dinámicas no puntuales, como ciclos límite y caos, en comparación con las dinámicas puntuales, promueven la coexistencia de especies (Armstrong & McGehee 1980; Pickett 1980; Huisman & Weissing 1999, 2000; Vandermeer *et al.* 2002). Estos trabajos incluyen una amplia variedad de mecanismos por los que surgen las dinámicas no puntuales, lo que permite decir que las dinámicas no puntuales son un factor importante para promover la coexistencia.

Gerla y Mooij (2014) explican que, gracias a la facilitación, áreas con condiciones abióticas similares y un mismo pool de colonizadores potenciales pueden dar lugar a

comunidades distintas debido a las diferencias en las densidades iniciales de cada especie. Esto incrementa la diversidad (diferencias en la composición) entre comunidades locales (diversidad beta) y, por lo tanto, aumenta la diversidad en la región (diversidad gamma) incluso si la diversidad de cada comunidad (diversidad alfa) es baja. En el trabajo de dichos autores, la facilitación aumentó el número de EEA, por lo que la facilitación, en una escala regional, podría significar mayor riqueza. Esto concuerda con lo que se ha encontrado en sistemas naturales, donde ciertas especies incapaces de tolerar el estrés subsisten asociadas a sus facilitadores, mientras que las especies más tolerantes viven independientemente. De tal suerte, las comunidades locales se complementan de modo que la diversidad en el ecosistema es mayor que en ausencia de facilitación (Gutiérrez *et al.* 1993; Cavieres *et al.* 1998; Cavieres & Badano 2009; Soliveres *et al.* 2011). En mi estudio la presencia de EEA seguramente contribuye a aumentar la diversidad regional. Sin embargo, es importante notar que el número de EEA no aumentó con la facilitación, lo que constituiría otro efecto negativo de la facilitación sobre la diversidad.

#### *5. 4. Efectos de la riqueza de especies sobre la estabilidad*

Los trabajos teóricos de May (1971, 1972, 1973a, 1973b) demostraron que la riqueza disminuye la elasticidad de comunidades generadas al azar, especialmente cuando las interacciones son fuertes y la conectividad entre las especies es alta. Aunque hay trabajos experimentales que han reportado relaciones negativas entre la diversidad y la elasticidad (Pfisterer & Schmid 2002; Naeem 2002), la mayoría de los estudios empíricos posteriores a los trabajos de May han encontrado una relación positiva entre diversidad y elasticidad (McNaughton 1977; Tilman 1996; Lehman & Tilman 2000; Tilman *et al.* 2006). Ives & Carpenter (2007) enfatizan la poca claridad que existe respecto a este tema.

Los resultados del presente trabajo corresponden con los de May y otros modelos matemáticos (por ejemplo, Wilmsers *et al.* 2002) en cuanto a que la elasticidad de las comunidades se redujo con la riqueza. El aporte de este trabajo es que en las comunidades sumamente ricas se esperaría que la facilitación dejara de tener cualquier impacto sobre la elasticidad (Figura 6).

Las invasiones biológicas se han estudiado clásicamente en torno a la hipótesis de resistencia biótica, la cual establece que las comunidades con más especies son más resistentes a la invasión que comunidades menos ricas (Elton 1958; Case 1990, 1991; Fridley *et al.* 2007). Esto sucede debido a que comunidades más ricas pueden utilizar mejor los recursos disponibles y, por tanto, competir más fuertemente con especies potencialmente invasoras (Rejmanek 1996; Levine & D'Antonio 1999). Los resultados de esta tesis muestran un patrón opuesto al presentado en estos trabajos ya que las comunidades más ricas fueron menos resistentes. Este patrón, aunque es poco común, se ha reportado con anterioridad (Levine 2000; Fridley *et al.* 2007). Es posible que las condiciones que permiten la coexistencia entre varias especies (por ejemplo, fuertes competencias intraespecíficas) permitan la entrada de invasores. El modelo presentado en esta tesis no considera aspectos como la utilización de diferentes recursos, por lo que sería de esperar que no refleje ciertos procesos que previenen la invasión en los sistemas reales.

## 6. Conclusión

La facilitación es frecuente, pero raramente se estudia su efecto sobre la estabilidad, y mucho menos cuando interactúa con la competencia. Los resultados de esta tesis muestran que es importante considerar ambos componentes de la interacción. La facilitación tuvo efectos distintos sobre diferentes propiedades de estabilidad, ya sea de la comunidad o de la biota. En general, la facilitación aumentó la elasticidad y la constancia, pero redujo la resistencia a la invasión y tuvo efectos complejos sobre la resiliencia al aumentar o reducir el número de estados estables alternativos. Ante esta gran variedad de efectos, concluir que la facilitación estabiliza o desestabiliza a los sistemas ecológicos parece una simplificación injustificada. La estabilidad, tal como se concibe en ecología, resulta imposible de medir, y abarca un abanico de propiedades distintas. Resulta indispensable definir más claramente a qué se refiere la estabilidad ecológica en cada estudio.

Mis resultados concuerdan con lo observado en otros estudios, pero también discrepan de ellos dependiendo de la propiedad de estabilidad y el tipo de facilitación. Los otros modelos muestran también discordancias entre ellos. Por un lado, esto puede revelar que los efectos de la facilitación dependen muy fuertemente de los mecanismos subyacentes, los cuales son distintos en cada modelo. Gerla y Mooij (2014) ya discuten cómo es que los supuestos del pueden ser determinantes en su comportamiento al estudiar facilitación intragremio. Otra fuente de posible discrepancia entre mi modelo y los demás es la imposibilidad de proyectar lo que ocurre en un par de especies a lo que sucede en comunidades más ricas. Como lo señalan los resultados, la riqueza tiene un impacto sobre la estabilidad que no puede ser ignorado, y que también depende fuertemente de la propiedad de estabilidad que se esté analizando.

## 7. Literatura citada

- Adler, P. B., HilleRisLambers, J. & Levine, J. M. 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters* 10: 95–104.
- Akçakaya, H. R. & Ferson, S. 1990. *RAMAS/space: Spatially Structured Population Models for Conservation Biology*. Applied Biomathematics, Setauket, New York.
- Allman, E. S. & Rhodes, J. A. 2004. *Mathematical Models in Biology, an Introduction*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Altieri, A. H., van Wesenbeeck, B. K., Bertness, M. D. & Silliman, B. R. 2010. Facilitation cascade drives positive relationship between native biodiversity and invasion success. *Ecology* 95: 1269–1275.
- Armstrong, R. A. & McGehee, R. 1980. Competitive exclusion. *American Naturalist* 115: 151–170.
- Assaneo, F., Coutinho, R. M., Lin, Y., Mantilla, C. & Lutscher, F. 2013. Dynamics and coexistence in a system with intraguild mutualism. *Ecological Complexity* 14: 64–74.
- Badano, E. I., Bustamante, R. O., Villarreal, E., Marquet, P. A. & Caviries, L. A. 2015. Facilitation by nurse plants regulates community invasibility in harsh environments. *Journal of Vegetation Science* 26: 756–767.
- Bertness, M. & Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 94: 191–193.
- Beverton, R. J. H. & Holt, S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fisheries Investment Series 2*, Volume 19. U.K. Ministry of Agriculture and Fisheries, London.
- Bolker, B. 2008. *Ecological Models and Data in R*. Princeton University Press, New Jersey.
- Brännström, A. & Sumpter, D. J. T. 2005. The role of competition and clustering in population dynamics. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 2065–2072.
- Britton, N. F. 2005. *Essential Mathematical Biology*. Springer, London.
- Brooker, R. W. & Callaghan, T. V. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 196–2007.

- Brooker, R. W. & Callaway, R. M. 2009. Facilitation in the conceptual melting pot. *Journal of Ecology* 97: 1117–1120.
- Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielborger, K., Travis, J. M. J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C. L., Saccone, P., Schiffrers, K., Seifan, M., Touzard, B. & Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18–34.
- Bruno, J. F., Stachowitz, J. J. & Bertness, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119–125.
- Bshary, R., Hohner, A., Ait-el-Djoudi, K. & Fricke, H. 2006. Interspecific communicative and coordinated hunting between groupers and giant moray eels in the Red Sea. *PLoS Biology* 4: 2393–2398.
- Bulleri, F., Bruno, J. F. & Benedetti-Cecchi, L. 2008. Beyond competition: incorporating positive interactions between species to predict ecosystem invasibility. *PLoS Biology* 6: e162.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information–Theoretic Approach*. Springer-Verlag, New York.
- Butterfield, B. J. 2009. Effects of facilitation on community stability and dynamics: synthesis and future directions. *Journal of Ecology* 97: 1192–1201.
- Cabral, J. S. & Schurr, F. M. 2010. Estimating demographic models for the range dynamics of plant species. *Global Ecology and Biogeography* 19: 85–97.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306–349.
- Callaway, R. M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia* 112: 143–149.
- Callaway, R. M. 2007. *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer, Dordrecht.
- Callaway, R. M. & Walker, L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958–1965.

- Case, T. J. 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*: 9610–9614.
- Case, T. J. 1991. Invasion resistance, species build-up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition. *Biological Journal of the Linnean Society*: 239–266.
- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Cavieres, L. A., Peñaloza, A. P. G., Pápic, C. & Tambutti, M. 1998. Efecto nodriza de *Laretia acaulis* en plantas de la zona andina de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 337–347.
- Cavieres, L. A. & Badano, E. I. 2009. Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology* 97: 1181–1191.
- Charnov, E., Orians, G. & Hyatt, K. 1976. Ecological implications of resource depression. *American Naturalist* 110: 247–259.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 31: 343–366.
- Crawley, M. J. 2007. *The R Book*. John Wiley and Sons, Chichester, Sussex.
- Crowley, P. H. & Cox, J. J. 2011. Intraguild mutualism. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 627–633.
- Díaz-Sierra, R., Zavala, M. A. & Rietkerk, M. 2010. Positive interactions, discontinuous transitions and species coexistence in plant communities. *Theoretical Population Biology* 77: 131–144.
- Duncan, R. P., Diez, J. M., Sullivan, J. J., Wangen, S. & Miller, A. L. 2009. Safe sites, seed supply, and the recruitment function in plant populations. *Ecology* 90: 2129–2138.
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- Eskola, H. T. M. & Parvinen, K. 2007. On the mechanistic underpinning of discrete-time population models with Allee effect. *Theoretical Population Biology* 72: 41–51.
- Fowler, M. S. & Ruxton, G. D. 2002. Population dynamic consequences of Allee effects. *Journal of Theoretical Biology* 215: 39–46.

- Freckleton, R. P. & Watkinson, A. R. 2001. Nonmanipulative determination of plant community dynamics. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 301–307.
- Fridley, J. D., Stachowicz, J. J., Naeem, S., Sax, D. F., Seabloom, E. W., Smith, M. D., Stohlgren, T. J., Tilman, D. & Von Holle, B. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasion. *Ecology* 88: 3–17.
- Gerla, D. J. & Mooij, W. M. 2014. Alternative stable states and alternative endstates of community assembly through intra- and interspecific positive and negative interactions. *Theoretical Population Biology* 96: 8–18.
- Grimm, V. & Calabrese, J. M. 2011. What is resilience? A short introduction. En: *Viability and Resilience of Complex Systems, Understanding Complex Systems*. Deffuant, G. & Gilbert, N. (eds). Springer-Verlag, Berlin, 1–13 pp.
- Grimm, V., Schmidt, E. & Wissel, C. 1992. On the application of stability concepts in ecology. *Ecological Modelling* 63: 143–161.
- Grimm, V. & Wissel, C. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109: 323–334.
- Gross, K. 2008. Positive interactions among competitors can produce species-rich communities. *Ecology Letters* 11: 929–936.
- Gutiérrez, J. R., Meserve, P. L., Contreras, L. C., Vásquez, H. & Jaksic, F. M. 1993. Spatial distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* shrubs (Zygophyllaceae) in arid coastal Chile. *Oecologia* 95: 374–352.
- Hegland, S. J., Grytnes, J. A. & Totland, O. 2009. The relative importance of positive and negative interactions for pollinator attraction in a plant community. *Ecological Research* 24: 929–936.
- HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M. & Mayfield, M. M. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*: 227–248.
- Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1–23.
- Holmgren, M. & Scheffer, M. 2010. Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology* 98: 1269–1275.

- Holmgren, M., Scheffer, M. & M. A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966–1975.
- Huisman, J. & Weissing, F. J. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402: 407–410.
- Huisman, J. & Weissing, F. J. 2000. Coexistence and resource competition. *Nature* 407: 694.
- Ives, A. R. 2007. Diversity and stability in ecological communities. En: *Theoretical Ecology, Principles and Applications*. May, R. & McLean, A. (eds). Oxford University Press, Oxford, 98–110 pp.
- Ives, A. R. & Carpenter, S. R. 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science* 317: 58–62.
- Janson, N. B. 2012. Non-linear dynamics of biological systems. *Contemporary Physics* 53: 137–168.
- Jeschke, J. M., Gómez-Aparicio, L., Haider, S., Heger, T., Lortie, C. J. Pysek, P. & Strayer, D. L. 2012. Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota* 1–20.
- Kaplan, D. & Glass, L. 1995. *Understanding Nonlinear Dynamics*. Springer, Nueva York.
- Kéfi, S., Rietkerk, M., van Baalen, M. & Loreau, M. 2007. Local facilitation, bistability and transitions in arid ecosystems. *Theoretical Population Biology* 71: 367–379.
- Kéfi, S., Holmgren, M. & Scheffer, M. 2016. When can positive interactions cause alternative stable states in ecosystems? *Functional Ecology* 30: 88–97.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Lehman, C. L. & Tilman, D. 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *American Naturalist* 156: 532–552.
- Lenz, T. I. & Facelli, J. M. 2003. Shade facilitates an invasive succulent in a chenopod shrubland in South Australia. *Australian Journal of Ecology* 28: 480–490.
- Levine, J. M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* 288: 852–854.
- Levine, J. M. & D’Antonio, C. M. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87: 15–26.
- Levine, J. M. & HilleRisLambers, J. 2009. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* 461: 254–257.

- Lewontin, R. & Levins, R. 2007. *Biology Under the Influence: Dialectical Essays on Ecology, Agriculture, and Health*. Monthly Review Press, New York.
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I. & Callaway, R. M. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107: 433–438.
- Lutscher, F. & Iljon, T. 2013. Competition, facilitation and the Allee effect. *Oikos* 122: 621–631.
- Magiros, D. G. 1965. On stability definitions of dynamical systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 53: 1288–1294.
- Martorell, C. & Freckleton, R. B. 2014. Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. *Journal of Ecology* 102: 74–85.
- May, R. M. 1971. Stability in multi-species community models. *Mathematical Biosciences* 12: 59–79.
- May, R. M. 1972. Will a large complex system be stable? *Nature* 238: 413–414.
- May, R. M. 1973a. Qualitative stability in model ecosystems. *Ecology* 54: 683–641.
- May, R. M. 1973b. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- May, R. M. 1973c. Stability in Randomly Fluctuating versus Deterministic Environments. *American Naturalist* 107: 621–650.
- May, R. M. 1975. Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos. *Journal of Theoretical Biology* 51: 511–524.
- McNaughton, S. J. 1977. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist* 111: 515–525.
- McIntire, E. J. B. & Fajardo, A. 2014. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity. *New Phytologist* 201: 403–416.
- Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., Valiente-Banuet, A. & Callaway, R.M. 2006. Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* 9: 767–773.
- Murray, R. M., Li, Z. & Sastry, S. 1993. *A Mathematical Introduction to Robotic Manipulation*. CRC Press, Boca Raton, Florida.

- Naeem, S. 2002. Biodiversity equals instability? *Nature* 416: 23–24.
- Oksanen, J., F. Blanchet, F. G. Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. M., Szoecs, E. & Wagner, H. 2017. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-2. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pimm, S. L. 1979. Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis. *Oikos* 33: 351–357.
- Petraitis, P. 2013. *Multiple Stable States in Natural Ecosystems*. Oxford University Press, Oxford.
- Pfisterer, A. B. & Schmid, B. 2002. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature* 416: 84–86.
- Pickett, S. T. A. 1980. Non-equilibrium coexistence of plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 238–248.
- Poulsen, J. R., Osenberg, C. W., Clark, C. J., Levey, D. J. & Bolker, B. M. 2007. Plants as reef fish: fitting the functional form of seedling recruitment. *American Naturalist* 170: 167–183.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. R version 3.3.3. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Rees, M., Grubb, P. J. & Kelly, D. 1996. Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four species guild of winter annuals. *American Naturalist* 147: 1–32.
- Rejmanek, M. 1996. Species richness and resistance to invasions. En: Orians, G. H., Dirzo, R. & Cushman, J. H. (eds.) *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests*, Springer, Berlin, pp. 153–172.
- Richardson, D. M., Allsop, N., Antonio, C. D., Milton, S. J. & Rejmanek, M. 2000. Plant invasions. The role of mutualisms. *Biological Reviews* 75: 65–93.
- Rietkerk, M., van den Bosch, F. & van de Koppel, J. 1997. Site-specific properties and irreversible vegetation changes in semi-arid grazing systems. *Oikos* 80: 241–252.
- Rietkerk, M. & van de Koppel, J. 1997. Alternate stable states and threshold effects in semi-arid grazing systems. *Oikos* 79: 69–76.

- Root, R. B. 1965. The guild concept and community analysis. *The Bulletin of the Ecological Society of America* 46: 177.
- Rowe, N. C. 1988. *Artificial Intelligence through Prolog*. Prentice-Hall, New Jersey.
- Scheffer, M. 2009. *Critical Transitions in Nature and Society*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Scheffer, M., Carpenter, S. R., Foley, J. A., Folke, C. & Walker, B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591–596.
- Scheffer, M. & Carpenter, S. R. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 648–656.
- Schemske, D. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs. *Ecology* 62: 946–954.
- Scheuring, I. 1999. Allee effect increases the dynamical stability of populations. *Journal of Theoretical Biology* 199: 407–414.
- Silliman, B. R., Bertness, M. D., Altieri, A. H., Griffin, J. N., Bazterrica, M. C., Hidalgo, F. J., Crain, C. M. & Reyna, M. V. 2011. Whole-community facilitation regulates biodiversity on Patagonian rocky shores. *PLoS ONE* 6: e24502.
- Simberloff, D. & Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*: 21–32.
- Soliveres, S., Eldridge, D. J., Maestre, F. T., Bowker, M. A., Tighe, M. & Escudero, A. 2011. Microhabitat amelioration and reduced competition among understorey plants as drivers of facilitation across environmental gradients: Towards a unifying framework. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 247–258.
- Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience* 51: 235–246.
- Stephens, P. A., Sutherland, W. J. & Freckleton, R. P. 1999. What is the Allee effect? *Oikos* 87: 185–190.
- Szebehely, V. 1984. Review of concepts of stability. *Celestial Mechanics* 34: 49–64.
- Suzuki, K. & Yoshida, T. 2015. Ecological resilience of population cycles: a dynamic perspective of regime shift. *Journal of Theoretical Biology* 370: 103–115.
- Tailleur, J. & Kurchan, J. 2007. Probing rare physical trajectories with Lyapunov weighted dynamics. *Nature Physics* 3: 203–207.

- Takimoto, G. 2011. Local-regional richness relationships and alternative stable states in metacommunities with local facilitation. *Theoretical Ecology* 4: 385–395.
- ter Braak, C. J. F. 1995. Ordination. En: *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Jongman, R. H. G., Ter Braak, C. J. F. & Van Tongeren, O. F. R. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Tilman, D. 1996. Biodiversity: Population versus ecosystem stability. *Ecology* 77: 350–363.
- Tilman, D., Reich, P. B & Knops, J. M. H. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade long grassland experiment. *Nature* 441: 629–632.
- Turelli, M. 1978. Does environmental variability limit niche overlap? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 75: 5085–5089.
- Valiente-Banuet, A., Vital Rumebe, A. V., Verdú, M. & Callaway, R. M. 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 103: 16812–16817.
- Van Kampen, N. G. 2007. *Stochastic Processes in Physics and Chemistry*. Elsevier, Oxford.
- Vandermeer, J., Evans, M. A., Foster, P., Höök, T., Reiskind, M. & Wund, M. 2002. Increased competition may promote species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99: 8731– 8736.
- Verdú, M. & Valiente-Banuet, A. 2008. The nested assembly of plant facilitation networks prevents species extinctions. *American Naturalist* 172: 751–760.
- Wilmers, C. C., Sinha, S. & Brede, M. 2002. Examining the effects of species richness on community stability: an assembly model approach. *Oikos* 99: 363–367.

# Apéndice 1. Construcción de biotas artificiales

#Objetos utilizados para la construcción de los escenarios de interacción en los que se construyeron las #biotas artificiales. nspp es el número de especies en la biota; betamax es el parámetro que se utilizó para #hacer la partición del producto de  $\lambda * (1 + f_i)$ . Lam es lambda, la tasa intrínseca de crecimiento; fi es #es la cantidad máxima que la especie focal puede ser facilitada; bet es la matriz de betas, los coeficientes #de facilitación intra e interespecífica; alf es la matriz de alfas, los coeficientes de competencia #interespecífica, mientras que alfi son los coeficientes de competencia intraespecífica.

#PARAMETROS GENERALES

nspp = 10

betamax = 1

#####

###Escenario sin facilitación

lam = runif(nspp, 3, 20)

fi = rep(0, nspp)

bet = matrix(0, ncol = nspp, nrow = nspp)

alf = matrix(ncol = nspp, nrow = nspp)

alfi = c(rep(0, nspp))

for(i in 1:nspp) {

    alfi[i] = runif(1, lam[i] / 20, lam[i])

    alf[i, ] = exp(runif(nspp, log(lam[i] / 20), log(lam[i])))

}

diag(alf) = alfi

#####

###Escenario de facilitación facultativa con conectividad al 100 %

fi = runif(nspp, 3.7, 14.75)

lam = runif(nspp, 3, 20)

bet = matrix(runif(nspp ^ 2, 0, betamax / 15.22381), ncol = nspp)

alf = matrix(ncol = nspp, nrow = nspp)

alfi = c(rep(0, nspp))

for(i in 1:nspp) {

    alfi[i] = exp(runif(1, log(lam[i] / 20), log(lam[i])))

    alf[i, ] = exp(runif(nspp, log(lam[i] / 40), log(lam[i] / 2)))

}

diag(alf) = alfi

#####

##Escenario de facilitación facultativa con conectividad al 66 %

fi = runif(nspp, 3.7, 14.75)

lam = runif(nspp, 3, 20)

bet = matrix(runif(nspp ^ 2, 0, betamax / 15.22381), ncol = nspp)

num = dim(bet)[1] \* dim(bet)[2]

prop = floor(num / 3)

bet[sample(1:num, prop)] = 0

alf = matrix(ncol = nspp, nrow = nspp)

alfi = c(rep(0, nspp))

for(i in 1:nspp) {

    alfi[i] = exp(runif(1, log(lam[i] / 20), log(lam[i])))

    alf[i, ] = exp(runif(nspp, log(lam[i] / 40), log(lam[i] / 2)))

}

diag(alf) = alfi

#####

```

##Escenario de facilitación facultativa con conectividad al 33 %
fi = runif(nspp, 3.7, 14.75)
lam = runif(nspp, 3, 20)
bet = matrix(runif(nspp ^ 2, 0, betamax / 15.22381), ncol = nspp)
num = dim(bet)[1] * dim(bet)[2]
prop = floor(num * 2 / 3)
bet[sample(1:num, prop)] = 0
alf = matrix(ncol = nspp, nrow = nspp)
alfi = c(rep(0, nspp))
for(i in 1:nspp){
  alfi[i] = exp(runif(1, log(lam[i] / 20), log(lam[i])))
  alfi[i, ] = exp(runif(nspp, log(lam[i] / 40), log(lam[i] / 2)))
}
diag(alf) = alfi
#####
###Escenario de facilitación obligada con conectividad al 100 %
fi = runif(nspp, 3.7, 14.75)
lam = runif(nspp, 3, 20) / (fi + 1)
bet = matrix(runif(nspp ^ 2, 0, betamax), ncol = nspp)
alf = matrix(ncol = nspp, nrow = nspp)
alfi = c(rep(0, nspp))
for(i in 1:nspp){
  alfi[i] = exp(runif(1, log((fi + 1) * lam[i] / 20), log((fi + 1) * lam[i])))
  alfi[i, ] = exp(runif(nspp, log((fi + 1) * lam[i] / 40), log((fi + 1) * lam[i] / 2)))
}
diag(alf) = alfi
#####
##Escenario de facilitación obligada con conectividad al 66 %
fi = runif(nspp, 3.7, 14.75)
lam = runif(nspp, 3, 20) / (fi + 1)
bet = matrix(runif(nspp ^ 2, 0, betamax), ncol = nspp)
num = dim(bet)[1] * dim(bet)[2]
prop = floor(num / 3)
bet[sample(1:num, prop)] = 0
alf = matrix(ncol = nspp, nrow = nspp)
alfi = c(rep(0, nspp))
for(i in 1:nspp){
  alfi[i] = exp(runif(1, log((fi + 1) * lam[i] / 20), log((fi + 1) * lam[i])))
  alfi[i, ] = exp(runif(nspp, log((fi + 1) * lam[i] / 40), log((fi + 1) * lam[i] / 2)))
}
diag(alf) = alfi
#####
###Escenario de facilitación obligada con conectividad al 33 %
fi = runif(nspp, 3.7, 14.75)
lam = runif(nspp, 3, 20) / (fi + 1)
bet = matrix(runif(nspp ^ 2, 0, betamax), ncol = nspp)
num = dim(bet)[1] * dim(bet)[2]
prop = floor(num * 2 / 3)
bet[sample(1:num, prop)] = 0
alf = matrix(ncol = nspp, nrow = nspp)
alfi = c(rep(0, nspp))
for(i in 1:nspp) {

```

```
alfi[i] = exp(runif(1, log((fi + 1) * lam[i] / 20), log((fi + 1) * lamb[i])))
alfas[i, ] = exp(runif(nspp, log((fi + 1) * lam[i] / 40), log((fi + 1) * lam[i] / 2)))
}
diag(alf) = alfi
```

## Apéndice 2. Dinámica ponderada de Lyapunov

#Estos argumentos se utilizan en muchas de las funciones, por lo que se definen de manera general para #todas ellas. La matriz vn es la matriz de posiciones en el espacio-fase. Está compuesta por n caminantes #(columnas) con m especies (renglones). Las matrices va y vb son las interacciones positivas (betas) y #negativas (alfas) de la comunidad. Los renglones de estas matrices son los efectos ejercidos por todas las #especies de la comunidad sobre la especie en cuestión (especie focal) y cada columna es el efecto #ejercido por la especie focal sobre las demás especies de la comunidad. Están compuestas por matrices #de m \* m alfas y betas, respectivamente. Los renglones y columnas son los coeficientes i, j, ..., n de #alfas o betas. De esta forma, la diagonal consiste de las interacciones intra-específicas ii, jj, ..., nn; #la supradiagonal es las interacciones inter-específicas ij, ..., in, y la subdiagonal, las interacciones #interespecíficas ji, ..., jn. El vector columna lam es el vector que contiene las tasas intrínsecas de #crecimiento de todas las especies de la comunidad. Está compuesto por m valores de lambda. El vector #columna efe es el vector que contiene los valores de la cantidad máxima que cada especie de la #comunidad puede ser facilitada por el resto de los individuos de la comunidad. Está compuesto por m #valores de fi.

#####

### ###FUNCIONES DE LA CAMINATA ALEATORIA

#La función proy proyecta la matriz de caminantes una iteración utilizando la dinámica del Modelo 1.

#Utiliza los siguientes argumentos: la matriz de caminantes vn, la matriz de alfas va, la matriz de betas #vb, el vector columna lam y el vector columna efe. Devuelve una matriz de n caminantes con m especies.

```
proy = function(vn, va, vb, lam, efe) {  
  #Producto posición de caminantes por interacciones  
  sumalf = va %*% vn  
  sumbet = vb %*% vn  
  lam * vn / (1 + sumalf) * (1 + efe * sumbet / (1 + sumbet)) #Dinámica del Modelo 1  
}
```

#La función eucli calcula la distancia euclidiana entre dos matrices. Utiliza los siguientes argumentos: dos #matrices v1 y v2 de n caminantes (columnas) por m especies (renglones). Devuelve un vector fila con n #columnas, que es la distancia euclidiana que existe para cada par de caminantes.

```
eucli = function(v1, v2) {  
  dd = sqrt(colSums((v1 - v2) ^ 2)) #Distancia euclidiana por par de caminantes  
  dim(dd) = c(1, dim(v1)[2]) #Delimitación de dimensiones a un vector columna  
}
```

#La función diver calcula la tasa de divergencia para una matriz de caminantes vn dada su posición en el #espacio fase. Utiliza como argumentos: una matriz de caminantes vn, la matriz de alfas va, la matriz de betas vb, el vector columna lam y el vector columna efe. Devuelve un vector fila con n columnas, que es una tasa de divergencia por cada uno de los caminantes originales.

```
diver = function(vn, va, vb, lam, efe, vecin = 0.01, expon = 0.1) {  
  riq = dim(vn)[1] #Calcula la riqueza de especies  
  #Crea acompañantes en la periferia vecin de caminantes  
  vnv = (1 + runif(dim(vn)[1] * dim(vn)[2], -vecin, vecin)) * vn  
  pp = proy(vn, va, vb, lam, efe) #Proyecta caminantes originales y acompañantes una iteración  
  pv = proy(vnv, va, vb, lam, efe)  
  #Calcula la distancia euclidiana recorrida por cada caminante durante la iteración.  
  #Escala la distancia del acompañante a la distancia del caminante.  
  pv = ((pv - vnv) / matrix(rep(eucli(pv, vnv), riq), byrow = T, nrow = riq) * matrix(rep(eucli(pp, vn),  
  riq), byrow = T, nrow = riq)) + vnv
```

```

#Calcula la tasa de divergencia aplicando el exponente de selección
(eucli(pp, pv) / eucli(vn, vnv)) ^ expon
}

```

#La función clon reproduce o mata a los caminantes dependiendo de su posición en el espacio-fase.  
#Recibe los siguientes argumentos: una matriz de caminantes vn, la matriz de alfas va, la matriz de betas #vb, el vector columna lam, el vector columna efe y un valor del exponente de selección expon para la #función diver. La función devuelve una matriz con n \* caminantes y m especies.

```

clon = function(vn, va, vb, lam, efe, expon = NULL) {
  pa = diver(vn, va, vb, lam, efe) #Calcula la divergencia para la matriz de caminantes vn
  p = rbind(pa > 1, pa) #Selecciona los caminantes que están en zona de divergencia / convergencia
  p[2, ] = abs(p[2, ] - 1) #Calcula la probabilidad de muerte / reproducción
  hap = ifelse(p[2, ] > runif(length(p[2, ]), 0, 1), 1, 0) #Selecciona los caminantes que mueren
  mor = which(p[1, ] == 0 & hap == 1, arr.ind = FALSE) #Selecciona los caminantes que se reproducen
  #Crea una matriz con los caminantes que se reproducen
  rep = which(p[1, ] == 1 & hap == 1, arr.ind = FALSE)
  aa = vn[, rep]
  if(length(mor) > 0) vn = vn[, -mor] #Elimina de la matriz original los caminantes que se matan
  mat = cbind(vn, aa) #Junta la matriz original con los caminantes que se reprodujeron
}

```

#La función mover mueve a los caminantes aleatoriamente en el espacio-fase. Recibe como argumentos:  
#una matriz de caminantes vn y un valor difer, que es la magnitud máxima de cambio de cada especie en #cada caminante. La función devuelve una matriz de n caminantes por m especies desplazados en el #espacio-fase.

```

mover = function(vn, difer = 0.5) {
  rlnorm(dim(vn)[1] * dim(vn)[2], 0, difer) * vn
}

```

#La función simplif compara la posición de los caminantes tras una serie de iteraciones y elimina aquéllos #que son iguales. Recibe como argumento una matriz de caminantes vspp de n caminantes por m especies.  
#La función devuelve una matriz de n \* caminantes por m especies que contiene únicamente a los #caminantes que están en distintas posiciones del espacio- fase.

```

simplif = function(vspp) {
  sp = dim(vspp)[1] #Calcula la riqueza de especies y de caminantes
  cam = dim(vspp)[2] #Crea una matriz idéntica a la original
  eea = vspp
  #Va comparando caminante por caminante
  for(i in 1:cam) {
    #La comparación se hace con el caminante en la siguiente posición en la matriz
    if(i < dim(eea)[2]) for(j in dim(eea)[2]:(i + 1)) {
      #Se compara la distancia euclidiana de los caminantes
      if(eucli(matrix(eea[, i], ncol = 1), matrix(eea[, j], ncol = 1)) < 0.001) {
        eea = eea[, -j]
      }
      #Delimitación de dimensiones a un vector columna
      if(is.matrix(eea) == FALSE) dim(eea) = c(sp, 1)
    }
  }
}

```

#La función caminar hace un procedimiento de caminata aleatoria de los caminantes en el espacio-fase #para encontrar las zonas de divergencia y, por consiguiente, los equilibrios. Recibe como argumentos: #una matriz de caminantes cami, la matriz de alfas va, la matriz de betas vb, el vector columna lam, el #vector columna efe, el coeficiente de selección expon, una distancia de acompañantes vecin, un número #mínimo de caminantes cammin, un número máximo de caminantes cammax, el número de iteraciones en #la búsqueda de zonas de divergencia sub, el número de iteraciones en la proyección hacia los equilibrios #baj y el número de veces que se repite el ciclo de subidas y bajadas nrep. El procedimiento completo #incluye dos ciclos: un ciclo de búsqueda de zonas de divergencia (escalamiento) y un ciclo de proyección #hasta los equilibrios (bajada). El número total de estos ciclos se especifica con el argumento nrep. Cada #ciclo comienza moviendo a los caminantes que están en alguna posición con 0. Luego inicia el ciclo de #escalamiento iterando y calculando la divergencia como en la función diver. Después, se reproducen / #matan los caminantes como en la función clon. Aquí se recalcula el coeficiente de selección en función #de la tasa de mortalidad de los caminantes, de forma que se eliminan más fuertemente si están en una #zona de alta convergencia. Luego, los caminantes se mueven al azar como en la función mover. El #número de caminantes se mantiene dentro de un intervalo (cammin, cammax). #Todo lo anterior se repite tantas veces como las que se especifican en el argumento sub. La siguiente #parte del ciclo es la bajada. Se proyecta la matriz de caminantes con la función proy tantas veces como se #especifica en el argumento baj. Por último, los caminantes se simplifican con la función simplif. Todo #este procedimiento se repite tantas veces como se especifica en el parámetro nrep. La función devuelve #una matriz de n \* caminantes por m #especies que se encuentran en distintos puntos del espacio-fase #cercanos a los equilibrios.

```

caminar = function(vn, va, vb, lam, efe, expon = 0.1, vecin = 0.01, difer = 0.4, cammin = 1800, cammax =
2200, sub = 200, baj = 1000, nrep = 10) {
  riq = dim(vn)[1]    #Calcula cuántas especies hay
  #Especificar cuántos ciclos de escalamiento y bajada
  for (j in 1:nrep) {
    vn = ifelse(vn < 0.1, 0.1, vn)    #Mover a los caminantes que están en 0
    #Comienza un ciclo de escalamiento
    for (i in 1:sub) {
      no1 = dim(vn)[2]    #Se calcula cuántos caminantes hay antes de la iteración
      #Se itera y se calculan divergencias como en la función diver
      vnv = (1 + runif(dim(vn)[1] * dim(vn)[2], -vecin, vecin)) * vn
      pp = proy(vn, va, vb, lam, efe)
      pv = proy(vnv, va, vb, lam, efe)
      pv = ((pv - vnv) / matrix(rep(eucli(pv, vnv), riq), byrow = T, nrow = riq)) * matrix(rep(eucli(pp,
vn), riq), byrow = T, nrow = riq)) + vnv
      pa = (eucli(pp, pv) / eucli(vn, vnv)) ^ expon
      #Se reproducen / matan los caminantes como en la función clon
      p = rbind(pa > 1, pa)
      p[2, ] = abs(p[2, ] - 1)
      hap = ifelse(p[2, ] > runif(length(p[2, ]), 0, 1), 1, 0)
      mor = which(p[1, ] == 0 & hap == 1, arr.ind = FALSE)
      rep = which(p[1, ] == 1 & hap == 1, arr.ind = FALSE)
      aa = vn[, rep]
      if (length(mor) > 0) vn = vn[, -mor]
      vn = cbind(vn, aa)
      no2 = dim(vn)[2]    #Se calcula cuántos caminantes quedan tras la iteración
      expon = 0.2 + no2 / no1 * 5    #Se recalcula el coeficiente de selección
      #Los caminantes se mueven como en la función mover
      vn = rlnorm(dim(vn)[1] * dim(vn)[2], 0, difer) * vn
    }
  }
}

```

```

#Se acota el número de caminantes mínimo
if(dim(vn)[2] < cammin) vn = vn[, sample(1:dim(vn)[2], cammin, replace = TRUE)]
#Se acota el número de caminantes máximo
if(dim(vn)[2] > cammax) vn = vn[, sample(1:dim(vn)[2], cammax, replace = TRUE)]
}

#Comienza un ciclo de bajada
for(h in 1:baj) {
  #Se proyecta la función al equilibrio
  vn = proy(vn, va, vb, lam, efe)
}

#Se simplifican los caminantes
eea = simplif(vn)
#La primera iteración está compuesta por la primera simplificación de caminantes
if(j == 1) eea = simplif(vn)
#Se van uniendo los caminantes simplificados previamente a la simplificación actual
else eea = simplif(cbind(eea, vn))
}
return(eea)
}

```

#La función super integra la obtención de los parámetros de las biotas de cada tratamiento con el #procedimiento de la caminata aleatoria de caminar. Recibe como argumentos: el número de especies #nspp, el número de caminantes ncam, el número de comunidades que se crearán ncom, el coeficiente de #selección expon, una distancia de acompañantes vecin, un valor difer de cambio al mover los caminantes, #un número mínimo de caminantes cammin, un número máximo de caminantes cammax, el número de #iteraciones en la búsqueda de zonas de divergencia sub, el número de iteraciones en la proyección hacia #los equilibrios baj y el número de veces que se repite el ciclo de subidas y bajadas nrep. La función crea #una biota según el tratamiento elegido. La definición de los parámetros para cada tratamiento está #definido en el archivo llamado "Comunidades" y lo que se hizo aquí fue copiar y pegar las instrucciones #correspondientes al tratamiento en turno. Después crea una matriz de caminantes con los parámetros #nspp y ncam.

#Con los parámetros de la biota y los caminantes, la función inicia la caminata aleatoria. Guarda el objeto #resultante como tablas concatenadas, donde se incluyen los parámetros y los estados simplificados (eea) #a los que llegan los caminantes después de la caminata aleatoria. El archivo se guarda como csv con el #nombre de la comunidad creada (por ejemplo, comu500.csv). Todo esto se hace para tantas biotas como #se especifica en el argumento ncom. El objeto guardado es una tabla csv que incluye: columnas del 1 al #10, alfas; columnas del 11 al 20, betas; columna 21, lambdas; columna 22, fis; el resto de las columnas #son los eea.

```

super = function(nspp, ncam, ncom, expon = NULL, vecin = NULL, difer = NULL,
  cammin = NULL, cammax = NULL, sub = NULL, baj = NULL, nrep = NULL) {
  for (z in 1:ncom) {
    #Se crea la biota
    #Aquí se están utilizando los parámetros de la facilitación facultativa (Ver apéndice 1)
    fi = runif(nspp, 3.7, 14.75)
    lam = runif(nspp, 3, 20)
    bet = matrix(runif(nspp ^ 2, 0, betamax / 15.22381), ncol = nspp)
    alf = matrix(ncol = nspp, nrow = nspp)
    alfi = c(rep(0, nspp))
    for(i in 1:nspp){

```

```

    alfi[i] = exp(runif(1, log(lam[i] / 20), log(lam[i])))
    alf[i, ] = exp(runif(nspp, log(lam[i] / 40), log(lam[i] / 2)))
  }
  diag(alf) = alfi
  colnames(bet) = paste("b", 1:nspp, sep = "")
  colnames(alf) = paste("a", 1:nspp, sep = "")
  param2 = cbind(alf, bet, lam, fi)
  cami = matrix(exp(runif(ncami * nspp, -10, log(30))), nrow = nspp) #Se crean los caminantes
  eea = caminar(cami, alf, bet, lam, fi) #Se hace la caminata
  #Se guarda el resultado en un archivo .csv
  write.csv(assign(paste("comu", z, sep = ""), cbind(param, eea)), file =
  paste("C://Users/Fer/Documents/comu", z, ".csv", sep = ""))
}
}

```

#La función simplici es similar a la función simplif puesto que compara la posición de los caminantes y #elimina aquéllos que son iguales, pero en este caso lo hace con los caminantes que se han identificado #como equilibrios periódicos. Recibe como argumentos: una matriz de caminantes vspp, la matriz de alfas #va, la matriz de betas vb, el vector columna lam, el vector columna efe y un número de iteraciones iter. #La función devuelve una matriz de n \* caminantes por m especies que contiene únicamente a los #caminantes periódicos que están en distintas posiciones del espacio-fase.

```

simplici = function(vspp, alf, bet, lam, fi, iter) {
  cam = dim(vspp)[2] #Se identifica el número de caminantes
  traye = matrix(ncol = iter, nrow = 10) #Se crean dos matrices con 10 renglones e iter columnas
  traye2 = traye
  eea = vspp #Se crea una matriz idéntica a la original
  #Va comparando caminante por caminante
  for (i in 1:cam) {
    if (i < dim(eea)[2]) {
      comu = eea[, i]
      #Itera al caminante focal i
      for (k in 1:iter) {
        comu = proy(comu, alf, bet, lam, fi)
        traye[, k] = comu
      }
      exis = which(rowSums(traye) > 0.00001) #Registra qué especies existen
      #La comparación se hace con el caminante en la siguiente posición en la matriz
      for (j in dim(eea)[2):(i + 1)) {
        comu = eea[, j]
        #Itera al caminante siguiente
        for (k in 1:iter) {
          comu = proy(comu, alf, bet, lam, fi)
          traye2[, k] = comu
        }
        #Se comparan los caminantes
        autoc = ccf(traye[exis[1], ], traye2[exis[1], ], lag = floor(iter / 2), plot = F)$acf
        autoc[which(autoc == Inf)] = 0
        autoc[which(is.na(autoc) == TRUE)] = 0
        #Se elimina el caminante siguiente si éste es igual al caminante focal
        if (max(autoc) > 0.98) eea = eea[, -j]
        if (is.matrix(eea) == FALSE) dim(eea) = c(10, 1) #Corrección de la matriz
      }
    }
  }
}

```

```

    }
  }
}

```

#La función `simeea` simplifica los estados estables alternativos obtenidos con la caminata aleatoria, #dejando sólo los objetos que están en posiciones distintas del espacio-fase. Recibe como argumentos: una #matriz de `eea`, la matriz de alfas `va`, la matriz de betas `vb`, el vector columna `lam`, el vector columna `efe`, #un número de iteraciones `iter` y otro número `transi`. La función devuelve una lista con dos objetos: la #matriz de equilibrios puntuales `eeapun` en el objeto #`pu` y la matriz de equilibrios periódicos en el objeto #`ca`.

```

simeea = function(eea, alf, bet, lam, fi, iter = 10000, transi = 5000) {
  sp = dim(eea)[1] #Se obtiene la riqueza de especies
  for(i in 1:transi) eea = proy(eea, alf, bet, lam, fi) #Se eliminan los transitorios
  eea = simplif(eea) #Se simplifican los eea
  #Se identifica los equilibrios puntuales y los guarda en eeapun
  cami = dim(eea)[2]
  puntos = NULL
  #ciclos = NULL
  for(i in 1:cam) {
    comu = eea[, i]
    traye = matrix(ncol = iter, nrow = sp)
    for(j in 1:iter) {
      traye[, j] = comu
      comu = proy(comu, alf, bet, lam, fi)
    }
    if(max(apply(traye, 1, sd)) < 1e-6) puntos = c(puntos, i)
  }
  eeapun = eea[, puntos]

  #Corrección para hacer eeapun una matriz de 10x1 si sólo existe un punto
  if(is.matrix(eeapun) == FALSE) dim(eeapun) = c(sp, 1)
  #Se eliminan los equilibrios puntuales de la matriz original eea
  if(dim(eeapun)[2] > 0) eea = eea[, -puntos]
  #Corrección para hacer eea una matriz de 10x1 si sólo queda un eea
  if(is.matrix(eea) == FALSE) dim(eea) = c(sp, 1)
  eea = simplifi(eea, alf, bet, lam, fi, iter) #Se simplifican los ciclos
  list(pu = eeapun, ca = eea) #Se guardan las matrices en una lista
}

```

#La función `supersim` integra obtención de los parámetros de las biotas de cada tratamiento con la #simplificación de los `eea`. Recibe como argumentos: el tratamiento `trat`, el número de biota inicial `ncomi` #y el número de biota final `ncomf`. Para un intervalo de biotas entre `ncomi` y `ncomf`, la función lee el #archivo de la biota y obtiene los `eea` y los parámetros. Después realiza el procedimiento de simplificado #con la función `simeea` y guarda el resultado, que es #una lista, en un archivo tipo R.

```

supersim = function(trat, ncomi, ncomf) {
  for(z in ncomi:ncmf) {
    eea = read.csv(file = paste(direc, trat, "/comu", z, ".csv", sep = "")) #Lee el archivo de la biota
    #Obtiene los parámetros y los eea
    alf = as.matrix(eea[, 2:11])
    bet = as.matrix(eea[, 12:21])
  }
}

```

```

lam = eea[ , 22]
fi = eea[ , 23]
eea = as.matrix(eea[ , -(1:23)])
simeea(eea, alf, bet, lam, fi, iter = 1000) -> simp #Se simplifican los eea de la biota
return(simp)
save(simp, file = paste(direc, trat, "/simplif/simp", z, sep = "")) #Guarda la lista en un archivo tipo R
}
}

```

#La función param obtiene los parámetros para una biota dada. Recibe como argumentos un número z y el #tratamiento trat. La función lee el archivo de la biota z, obtiene los parámetros y los eea y los guarda en #una lista pp.

```

param = function(z, trat) {
  eea = read.csv(file = paste(dir, trat, "/comu", z, ".csv", sep = ""))
  alf = as.matrix(eea[ , 2:11])
  bet = as.matrix(eea[ , 12:21])
  lam = eea[ , 22]
  fi = eea[ , 23]
  eea = as.matrix(eea[ , -(1:23)])
  pp = list("alf" = alf, "bet" = bet, "lam" = lam, "fi" = fi)
}

```

## Apéndice 3. Medición de las propiedades de estabilidad

####Análisis de elasticidad

#La función jacob calcula la matriz jacobiana de un vector y la evalúa en un punto fijo eea.

```
jacob = function(vn, va, vb, lam, efe) {  
  S = length(vn) #Calcula la riqueza de especies  
  #Calcula la dinámica de la comunidad según el Modelo 1  
  sumalf = va %*% vn  
  B = vb %*% vn  
  A = sumalf + 1  
  B1 = B + 1  
  #Evalúa la matriz jacobiana en la diagonal  
  dia = lam * vn * efe * (diag(vb) / B1 - diag(vb) * B / B1 ^ 2) / A - diag(va) * lam * vn * (efe * B / B1 +  
  1) / A ^ 2 + lam * (efe * B / B1 + 1) / A  
  #Evalúa la matriz jacobiana fuera de la diagonal de forma matricial  
  vn = matrix(rep(vn, S), ncol = S)  
  lam = matrix(rep(lam, S), ncol = S)  
  efe = matrix(rep(efe, S), ncol = S)  
  A = matrix(rep(A, S), ncol = S)  
  B = matrix(rep(B, S), ncol = S)  
  B1 = matrix(rep(B1, S), ncol = S)  
  J = lam * vn * efe * (vb / B1 - vb * B / B1 ^ 2) / A - va * lam * vn * (efe * B / B1 + 1) / A ^ 2  
  #Sustituye la diagonal por los valores calculados  
  diag(J) = dia  
}
```

#La función elaspun estima el módulo del máximo eigenvalor de la matriz jacobiana evaluada en una  
#matriz de caminantes que están en algún equilibrio. Devuelve un archivo .csv que tiene en las columnas  
#el número de biota comu, el número de comunidad pun, la riqueza y el eigenvalor eig. Esta es la  
#función que estima la elasticidad.

```
elaspun = function(trat) {  
  #Se abre el archivo de metadatos  
  met = read.table(file = paste(direc, trat, "/simplif/metadata.csv", sep = ""))  
  #Identifica cuáles son puntos  
  pun = which(met[, 3] > 0)  
  #El procedimiento se hará para todas las biotas que tengan atractores puntuales  
  for(i in 1:length(pun)) {  
    #Se obtienen los datos de los eea para cada biota  
    load(paste(direc, trat, "/simplif/simp", pun[i], sep = ""))  
    #Se obtienen los parámetros de la biota  
    param(pun[i], trat) -> pp  
    #Se identifican todos los puntos presentes para cada biota  
    for(j in 1:dim(simp$pu)[2]) {  
      #Se determina qué especies existen y se obtiene la riqueza  
      simp$pu[, j] = ifelse(simp$pu[, j] < 1e-6, 0, simp$pu[, j])  
      riqueza = length(which(simp$pu[, j] > 0))  
      #Se calcula la matriz jacobiana  
      jj = jacob(simp$pu[, j], pp$alf, pp$bet, pp$lam, pp$fi)
```

```

#Se obtiene el eigenvalor dominante
eig = max(Mod(eigen(jj)$values))
#Se guardan los datos de la biota en una lista y en un archivo tipo .csv
meta = cbind(paste("comu", pun[i], sep = ""), paste("pun", j, sep = ""), riqueza, eig)
write.table(rbind(meta), file = paste(direc, trat, "/simplif/datospun.csv", sep = ""), append =
TRUE, row.names = F, col.names = F)
}
#Se guardan las modificaciones (especies = 0) al archivo simp
save(simp, file = paste(direc, trat, "/simplif/simp", pun[i], sep = ""))
}
}

#Función que calcula el periodo de los ciclos
perio = function(trat, iter, sp, periodo) {
  met = read.table(file = paste(direc, trat, "/simplif/metadata.csv", sep = ""))
  cic = which(met[, 4] > 0)
  for(i in 1:length(cic)) {
    load(paste(direc, trat, "/simplif/simp", cic[i], sep = ""))
    param(cic[i], trat) -> pp
    for(j in 1:dim(simp$Sca)[2]) {
      traye = matrix(ncol = iter, nrow = 10)
      comu = simp$Sca[, j]
      for(k in 1:iter) {
        traye[, k] = comu
        comu = proy(comu, pp$alf, pp$bet, pp$lam, pp$fi)
      }
      amp = max(traye)
      de = apply(traye, c(1), sd)
      med = apply(traye, c(1), mean)
      riqueza = length(which(med > 1e-6))
      simp$Sca[which(med < 1e-6), j] = 0
      exis = which(de > 1e-6)
      mm = matrix(ncol = 2, nrow = iter)
      mm[, 1] = seq(1:iter)
      mm[, 2] = traye[exis[2], ]
      aa = NA
      aa = try(RobPer(mm, weighting = F, model = "sine", periods = 1:periodo, regression = "L2"))
      per = which(aa == max(aa, na.rm = T))
      meta = cbind(paste("comu", cic[i], sep = ""), paste("cic", j, sep = ""), riqueza, amp, per)
      write.table(rbind(meta), file = paste(direc, trat, "/simplif/datoscic3.csv", sep = ""), append
= TRUE, row.names = F, col.names = F)
    }
  }
}

#####
####Análisis de resiliencia
#La función cuentapun cuenta cuántos puntos de cada comunidad son los que se simplifican.
cuentapun = function(pun, vspp) {
  eea = cbind(pun, vspp)
  cuenta = NULL

```

```

for(i in 1:dim(eea)[2]) {
  npun = 0
  if(i < dim(eea)[2]) for(j in dim(eea)[2):(i + 1)) {
    if(eucli(matrix(eea[, i], ncol = 1), matrix(eea[, j], ncol = 1)) < 0.001) {
      npun = npun + 1
      eea = eea[, -j]
    }
    if(is.matrix(eea) == FALSE) dim(eea) = c(10, 1)
  }
  cuenta = cbind(cuenta, npun)
}
list("eea" = eea, "npun" = cuenta)
}

```

#La función resilpun crea los caminantes, los itera todos al mismo tiempo y después identifica cuáles pertenecen a cada cuenca de atracción. Esta es la función que estima la resiliencia de los atractores puntuales.

```

resilpun = function(simp, cmin = 0, alf, bet, lam, fi, puntos, iter, cmax = NULL) {
  #Crea los caminantes
  cami = matrix(runif(puntos * 10, cmin, cmax), nrow = 10)
  #Los itera
  traye = cami
  for(i in 1:iter) {
    traye = proy(traye, alf, bet, lam, fi)
  }
  cuentapun(pun = simp, vspp = traye) #Los simplifica
}

```

#La función superesp abre el archivo de la biota y ve cuántos eea hay. Después, obtiene los parámetros para cada eea y estima la resiliencia. Este procedimiento se hace para todas las biotas con número de eea #> 1.

```

superesp = function(direc, trat, cc = 360) {
  ptm <- proc.time()
  met = read.table(file = paste(direc, trat, "/simplif/metadac.csv", sep = ""))
  dat = read.table(file = paste(direc, trat, "/simplif/datospun.csv", sep = ""))
  con = 1
  for(i in 1:dim(met)[1]) {
    if(met[i, 3] == 1) {
      if(sum(met[i, 4:5]) == 0) dat[con, 6] = 1
      con = con + 1
    }
    if(met[i, 3] > 1) con = con + sum(met[i, 3])
  }
  con = 1
  for(i in 1:dim(met)[1]) {
    if(met[i, 3] == 1) con = con + 1
    if(sum(met[i, 3]) > 1) {
      if(sum(met[i, 4:5]) == 0) {
        load(paste(direc, trat, "/simplif/", met[i, 2], sep = ""))
        vn = simp$pu
        pp = parammo(met[i, 1], trat)
      }
    }
  }
}

```

```

res = resilpun(simp = vn, cmin = 0, alf = pp$alf, bet = pp$bet, lam = pp$lam, fi = pp$fi,
puntos = 10000, iter = 15000, cmax = cc)
for(k in 1:dim(res$npun)[2]) {
  dat[con, 6] = res$npun[, k] / sum(res$npun)
  con = con + 1
}
write.table(dat, file = paste(direc, trat, "/simplif/datospun2.csv", sep = ""))
write.table(res$eea, file = paste(direc, trat, "/simplif/extra", met[i, 1], ".csv", sep = ""))
}
else con = con + sum(met[i, 3])
}
}
time = proc.time() - ptm
}

```

#La función cuentacic cuenta cuántos ciclos de cada comunidad son los que se simplifican.

```

cuentacic = function(pun, vspp, alf, bet, lam, fi, iter) {
  traye = matrix(ncol = iter, nrow = 10)
  traye2 = traye
  eea = cbind(pun, vspp)
  cam = dim(eea)[2]
  cuenta = NULL
  for(i in 1:dim(eea)[2]) {
    npun = 0
    if(i < dim(eea)[2]) {
      comu = eea[, i]
      for(k in 1:iter) {
        comu = proy(comu, alf, bet, lam, fi)
        traye[, k] = comu
      }
      exis = which(rowSums(traye) > 0.00001)
      for(j in dim(eea)[2):(i + 1)) {
        comu = eea[, j]
        for(k in 1:iter) {
          comu = proy(comu, alf, bet, lam, fi)
          traye2[, k] = comu
        }
        autoc = ccf(traye[exis[1], ], traye2[exis[1], ], lag = floor(iter/2), plot = F)$acf
        autoc[which(autoc == Inf)] = 0
        autoc[which(is.na(autoc) == TRUE)] = 0
        if(max(autoc) > 0.98) {
          npun = npun + 1
          eea = eea[, -j]
        }
        if(is.matrix(eea) == FALSE) dim(eea) = c(10, 1)
      }
    }
    cuenta = cbind(cuenta, npun)
  }
  res = list("eea" = eea, "npun" = cuenta)
}

```

#La función resilcic crea los caminantes, los itera todos al mismo tiempo y después identifica cuáles pertenecen a cada cuenca de atracción. Esta es la función que estima la resiliencia de los atractores #cuasiperiódicos.

```
resilcic = function(puntos, iter, ifin, alf, bet, lam, fi, cmin = 0, cmax = 40, pun = simp$pu, cic = simp$ca)
{
  num = iter - ifin #Registra cuántas iteraciones guarda al final
  #Crea el arreglo donde va a guardar la trayectoria y lo llena con los caminantes
  traye = array(0, dim = c(10, ifin + 1, puntos))
  for(i in 1:puntos) {
    traye[ , 1, i] = matrix(runif(puntos * 10, cmin, cmax), nrow = 10)[ , i]
  }
  #Itera el arreglo sin guardar la trayectoria
  for(j in 1:num) {
    proy(traye[ , 1, ], alf, bet, lam, fi) -> traye[ , 1, ]
  }
  #Itera el arreglo y guarda la trayectoria
  for(j in 1:ifin) {
    traye[ , j + 1, ] = proy(traye[ , j, ], alf, bet, lam, fi)
  }
  desv = apply(traye, c(1, 3), sd) #Calcula la desviación estándar por renglón por caminante
  aa = which(colSums(desv < 0.001) == 10) #Identifica los puntos y los cuenta
  resp = cuentapun(pun, traye[, ifin, aa])
  aa = which(colSums(desv > 0.001) < 10) #Identifica los ciclos y los cuenta
  resc = cuentacic(cic, traye[, ifin, aa], alf, bet, lam, fi, 10000)
  res = list("pun" = resp, "cic" = resc)
}
```

#La función resilcicpun abre el archivo de la biota y ve cuántos eea hay. Después, obtiene los parámetros #para cada eea y estima la resiliencia.

```
resilcicpun = function(direc, trat, cm) {
  met = read.table(file = paste(direc, trat, "/simplif/metadac.csv", sep = ""))
  dat = read.table(file = paste(direc, trat, "/simplif/datospun.csv", sep = ""))
  cc = which(met[, 4] == 1 & met[, 3] != 0)
  for(i in 1:length(cc)) {
    load(paste(direc, trat, "/simplif/simp", cc[i], sep = ""))
    vn = simp$pu
    pp = parammo(met[cc[i], 1], trat)
    res = resilpun(simp = vn, cmin = 0, alf = pp$alf, bet = pp$bet, lam = pp$lam, fi = pp$fi, puntos = 10000, iter = 15000, cmax = cm)
    pos = which(dat[, 1] == paste("comu", cc[i], sep = ""))
    for(k in 1:dim(res$npun)[2]) {
      dat[pos[k], 6] = res$npun[ , k]
    }
    write.table(dat, file = paste(direc, trat, "/simplif/datospun5.csv", sep = ""))
  }
  save(cc, file = paste(direc, trat, "/simplif/datosciclosypuntos", sep = ""))
}
```

```
#####
####Análisis de resistencia
#La función resistepun crea una especie aleatoriamente de acuerdo con los parámetros de la biota y la
#inserta en una comunidad. Después, mide si la especie tiene una tasa de crecimiento mayor a uno después
#de una iteración con el Modelo 5.

resistepun = function(simp, trat, alf, bet, lam, fi, sppinv = 100) {
  num = dim(simp$pu)[2]
  prop = rep(NA, num)
  for(i in 1:num) {
    #buscar una especie que sea cero
    sp = which(simp$pu[, i] == 0)[1]
    #crear la lista donde va a guardar las lambdas para calcular la proporción
    tc = rep(NA, sppinv)
    for(j in 1:sppinv) {
      #crear la especie de acuerdo con los parámetros que le tocan
      if(trat == "comunidadesinfac") {
        ll = runif(1, 3, 20)
        lam[sp] = ll
        aai = exp(runif(1, log(ll / 20), log(ll)))
        aa = exp(runif(10, log(ll / 40), log(ll / 2)))
        alf[sp, ] = aa
        aa = exp(runif(10, log(lam / 40), log(lam / 2)))
        aa[sp] = aai
        alf[, sp] = aa
      }
      if(trat == "comunidadconfac" || trat == "comunidadconfac13" || trat == "comunidadconfac23") {
        ff = runif(1, 3.7, 14.75)
        fi[sp] = ff
        ll = runif(1, 3, 20)
        lam[sp] = ll
        bb = runif(10, 0, 1 / 15.22381)
        conec = rep(1, 10)
        if(trat == "comunidadconfac13") conec = sample(c(rep(1, 7), rep(0, 3)), 10)
        if(trat == "comunidadconfac23") conec = sample(c(rep(1, 4), rep(0, 6)), 10)
        bet[sp, ] = bb * conec
        aai = exp(runif(1, log(ll / 20), log(ll)))
        aa = exp(runif(10, log(ll / 40), log(ll / 2)))
        alf[sp, ] = aa
        aa = exp(runif(10, log(lam / 40), log(lam / 2)))
        aa[sp] = aai
        alf[, sp] = aa
        bb = runif(10, 0, 1 / 15.22381)
        conec = rep(1, 10)
        if(trat == "comunidadconfac13") conec = sample(c(rep(1, 7), rep(0, 3)), 10)
        if(trat == "comunidadconfac23") conec = sample(c(rep(1, 4), rep(0, 6)), 10)
        bet[, sp] = bb * conec
      }
    }
    if(trat == "comunidadconfacob" || trat == "comunidadconfacob13" || trat ==
"comunidadconfacob23") {
      ff = runif(1, 3.7, 14.75)
      fi[sp] = ff
    }
  }
}
```

```

    ll = runif(1, 3, 20) / (ff + 1)
    lam[sp] = ll
    bb = runif(10, 0, 1)
    conec = rep(1, 10)
    if(trat == "comunidadconfacob13") conec = sample(c(rep(1, 7), rep(0, 3)), 10)
    if(trat == "comunidadconfacob23") conec = sample(c(rep(1, 4), rep(0, 6)), 10)
    bet[sp, ] = bb * conec
    aai = exp(runif(1, log((ff + 1) * ll / 20), log((ff + 1) * ll)))
    aa = exp(runif(10, log((ff + 1) * ll / 40), log((ff + 1) * ll / 2)))
    alf[sp, ] = aa
    aa = exp(runif(10, log((fi + 1) * lam / 40), log((fi + 1) * lam / 2)))
    aa[sp] = aai
    alf[, sp] = aa
    bb = runif(10, 0, 1)
    conec = rep(1, 10)
    if(trat == "comunidadconfacob13") conec = sample(c(rep(1, 7), rep(0, 3)), 10)
    if(trat == "comunidadconfacob23") conec = sample(c(rep(1, 4), rep(0, 6)), 10)
    bet[, sp] = bb * conec
  }
  tc[j] = creci(simp$pu[, num], alf, bet, lam, fi)[sp]
}
prop[i] = length(which(tc > 1)) / sppinv
}
}

```

#La función superresis abre los datos de las comunidades y estima la resistencia para cada una.

```

superresis = function(trat, direc) {
  met = read.table(file = paste(direc, trat, "/simplif/metadata.csv", sep = ""))
  dat = read.table(file = paste(direc, trat, "/simplif/datospun.csv", sep = ""))
  pun = which(met[, 3] > 0)
  numpun = 1
  for(i in 1:length(pun)) {
    load(paste(direc, trat, "/simplif/simp", pun[i], sep = ""))
    parammo(pun[i], trat) -> pp
    rr = resistepun(simp, trat, alf = pp$alf, bet = pp$bet, lam = pp$lam, fi = pp$fi, sppinv = 100)
    for(j in 1:dim(simp$pu)[2]) {
      dat[numpun, j] = rr[j]
      numpun = numpun + 1
    }
  }
  write.table(dat, file = paste(direc, trat, "/simplif/datospun3.csv", sep = ""), append = TRUE, row.names = F, col.names = F)
}
}

```

#La función checaestab revisa si, tras una invasión, un atractor cuasiperiódico es estable o es otro atractor #distinto.

```

checaestab = function(pu, alf, bet, lam, fi, perio) {
  crec = tcrecic(pu, alf, bet, lam, fi)
  traye = matrix(nrow = 10, ncol = 10 * perio)
  mas = crec[which(pu == 0)]
  indic = crec > 1 & pu == 0
}

```

```

indic = which(indic == TRUE)
if(max(mas) <= 1) return("estable")
if(max(mas) > 1) {
  pu[indic] = 0.001
  for(i in 1:(perio * 200)) pu = proy(pu, alf, bet, lam, fi)
  for(i in 1:(perio * 10)) {
    pu = proy(pu, alf, bet, lam, fi)
    traye[ , i] = pu
  }
  desv = apply(traye, 1, sd)
  if(max(desv) > 0.001) {
    medi = apply(traye, 1, mean)
    if(max(medi[indic]) > 0.00001) mensaje = "cicloputativo"
    else mensaje = "estable"
  }
  else mensaje = "punto"
  return(mensaje)
}
}

```

#La función superchecaestab abre los datos de las comunidades de un tratamiento y evalúa la estabilidad #de cada una.

```

superchecaestab = function(trat, direc) {
  met = read.table(file = paste(direc, trat, "/simplif/metadata.csv", sep = ""))
  dat = read.table(file = paste(direc, trat, "/simplif/datoscic2.csv", sep = ""))
  ciclos = which(met[, 4] > 0)
  numcic = 1
  for(i in 1:length(ciclos)) {
    perio = dat[numcic, 5]
    load(paste(direc, trat, "/simplif/simp", ciclos[i], sep = ""))
    parammo(ciclos[i], trat) -> pp
    for(j in 1:dim(simp$ca)[2])
    {
      dat[numcic, 6] = checaestab(simp$ca[ , j], alf = pp$alf, bet = pp$bet, lam = pp$lam, fi = pp$fi,
        perio)
      numcic = numcic + 1
    }
  }
}
}

```

## Apéndice 4. Construcción de índices de la estructura de la comunidad

#Función que obtiene las matrices de parámetros de la biota

```
parammo = function(pos, trat) {  
  eea = read.csv(file = paste(direc, trat, "/comu", pos, ".csv", sep = ""))  
  alf = as.matrix(eea[, 2:11])  
  bet = as.matrix(eea[, 12:21])  
  lam = eea[, 22]  
  fi = eea[, 23]  
  pp = list("alf" = alf, "bet" = bet, "lam" = lam, "fi" = fi)  
}
```

#Función que obtiene las matrices de parámetros de la comunidad

```
datoscomu = function(trat) {  
  lista = list()  
  met = read.csv(file = paste(direc, trat, "/simplif/metadacorr.csv", sep = ""), header = F)  
  pun = which(met[, 3] > 0)  
  for(i in 1:length(pun)) {  
    load(paste(direc, trat, "/simplif/simp", pun[i], sep = ""))  
    for(j in 1:dim(simp$pu)[2]) {  
      lista[[length(lista) + 1]] = list(which(simp$pu[, j] > 0), parammo(i, trat), paste("comu", pun[i],  
        sep = ""), paste("pun", j, sep = ""))  
    }  
  }  
}
```

#Función que calcula los índices de la estructura de la biota

```
atmatb = function(alf, bet, lam, fi, mx = -9999, my = NULL, sx = NULL, sy = NULL) {  
  tam = dim(alf)[1]  
  if(is.matrix(alf) == F) tam = 1  
  if(mx == -9999) {  
    mx = mean(alf)  
    my = mean(bet)  
    sx = sd(alf)  
    sy = sd(bet) }  
  fft = length(which(bet > 0)) / tam^2  
  ift = mean(bet)  
  ict = mean(alf)  
  ffd = length(which(diag(bet) > 0)) / tam  
  if(is.matrix(alf) == F) ffd = fft  
  ifd = mean(diag(bet))  
  if(is.matrix(alf) == F) ifd = bet  
  icd = mean(diag(alf))  
  if(is.matrix(alf) == F) icd = alf  
  ct = cor2(as.numeric(alf), as.numeric(bet), mx = mx, my = my, sx = sx, sy = sy)  
  cd = ifelse(is.matrix(alf) == T, cor2(diag(alf), diag(bet), mx = mx, my = my, sx = sx, sy = sy), ct)  
  lprom = mean(lam)  
  fprom = mean(fi)
```

```

    c(fft, ift, ict, ffd, ifd, icd, ct, cd, lprom, fprom)
}

```

#Función que calcula los índices de la estructura de las comunidades con facilitación

```

atmatf = function(alf, bet, lam, fi) {
  tam1 = dim(alf)[1]
  tam2 = dim(alf)[2]
  if(is.matrix(alf) == F){
    tam1 = 1
    tam2 = length(alf)
  }
  fft = length(which(bet > 0)) / (tam1 * tam2)
  ift = mean(bet)
  ict = mean(alf)
  lprom = mean(lam)
  fprom = mean(fi)
  c(fft, ift, ict, lprom, fprom)
}

```

#Función que calcula los índices de la estructura de todas las comunidades

```

atmatc = function(alf, bet, lam, fi, com) {
  mx = mean(alf)
  my = mean(bet)
  sx = sd(alf)
  sy = sd(bet)
  intra = atmatb(alf[com, com], bet[com, com], lam[com], fi[com], mx, my, sx, sy)
  pafuera = atmatf(alf[-com, com], bet[-com, com], lam[-com], fi[-com])
  padentro = atmatf(alf[com, -com], bet[com, -com], 0, 0)
  c(intra, pafuera, padentro[1:3])
}

```

#Función que calcula la correlación entre dos conjuntos de datos x e y. La función recibe como #parámetros la media de cada conjunto de datos, mx y my, y la desviación estándar, sx y sy.

```

cor2 = function(x, y, mx, sx, my, sy) {
  xx = (x - mx) / sx
  yy = (y - my) / sy
  (sum((xx + yy) ^ 2) - sum((xx - yy) ^ 2)) / (4 * 99) * 100 / length(x)
}

```

#Función que accede a los datos de cada biota, los parámetros y los eea, calcula los índices de la estructura #y los guarda en un archivo csv.

```

supermatb = function(trat, ncomi, ncomf) {
  for(z in ncomi:ncomf) {
    #Lee el archivo y obtiene los parámetros
    eea = read.csv(file = paste(direc, trat, "/comu", z, ".csv", sep = ""))
    alf = as.matrix(eea[, 2:11])
    bet = as.matrix(eea[, 12:21])
    lam = eea[, 22]
    fi = eea[, 23]
    eea = as.matrix(eea[, -(1:23)])
  }
}

```

```

#Calcula los índices de la matriz de la biota
aa = atmatb(alf, bet, lam, fi)
#Guarda los índices de cada biota en un renglón de un archivo .csv
bio = c(paste("biota", z, sep = ""), aa)
write.table(rbind(bio), file = paste(direc, trat, "/simplif/matbiot.csv", sep = ""), append = TRUE,
row.names = F, col.names = F)
}
}

#Función que accede a los datos de cada comunidad, los parámetros y los eea, calcula los índices de la
#estructura y los guarda en un archivo csv.
supermatc = function(trat, ncomi, ncomf) {
  for(z in ncomi:ncomf) {
    #Lee el archivo y obtiene los parámetros
    eea = read.csv(file = paste(direc, trat, "/comu", z, ".csv", sep = ""))
    alf = as.matrix(eea[ , 2:11])
    bet = as.matrix(eea[ , 12:21])
    lam = eea[ , 22]
    fi = eea[ , 23]
    eea = as.matrix(eea[ , -(1:23)])
    #Obtiene las comunidades que hay para esa biota
    load(paste(direc, trat, "/simplif/simp", z, sep = ""))
    pun = dim(simp$pu)[2] #Obtiene los atractores puntuales
    cic = dim(simp$ca)[2] #Obtiene los atractores cuasiperiódicos
    #Calcula los índices para las comunidades que son puntos
    if(pun > 0) {
      for(j in 1:dim(simp$pu)[2]) {
        #Calcula la riqueza de especies de los atractores puntuales
        comu = which(simp$pu[ , j] < 1e-6)
        #Calcula los índices de la matriz de la biota sólo con los atractores puntuales
        bb = atmatb(alf, bet, lam, fi)
        aa = atmatc(alf, bet, lam, fi, comu)
        #Guarda los índices de cada biota en un renglón de un archivo .csv
        com = c(paste("biota", z, sep = ""), paste("punto", j, sep = ""), bb, aa)
        write.table(rbind(com), file = paste(direc, trat, "/simplif/matcomu.csv", sep = ""), append =
TRUE, row.names = F, col.names = F)
      }
    }
    #Calcula los índices para los atractores cuasiperiódicos
    if(cic > 0) {
      for(j in 1:dim(simp$ca)[2]) {
        comu = which(simp$ca[ , j] != 0)
        aa = atmatc(alf, bet, lam, fi, comu)
        com = c(paste("biota", z, sep = ""), paste("ciclo", j, sep = ""), aa)
        write.table(rbind(com), file = paste(direc, trat, "/simplif/matcomu.csv", sep = ""), append =
TRUE, row.names = F, col.names = F)
      }
    }
  }
}
}
}

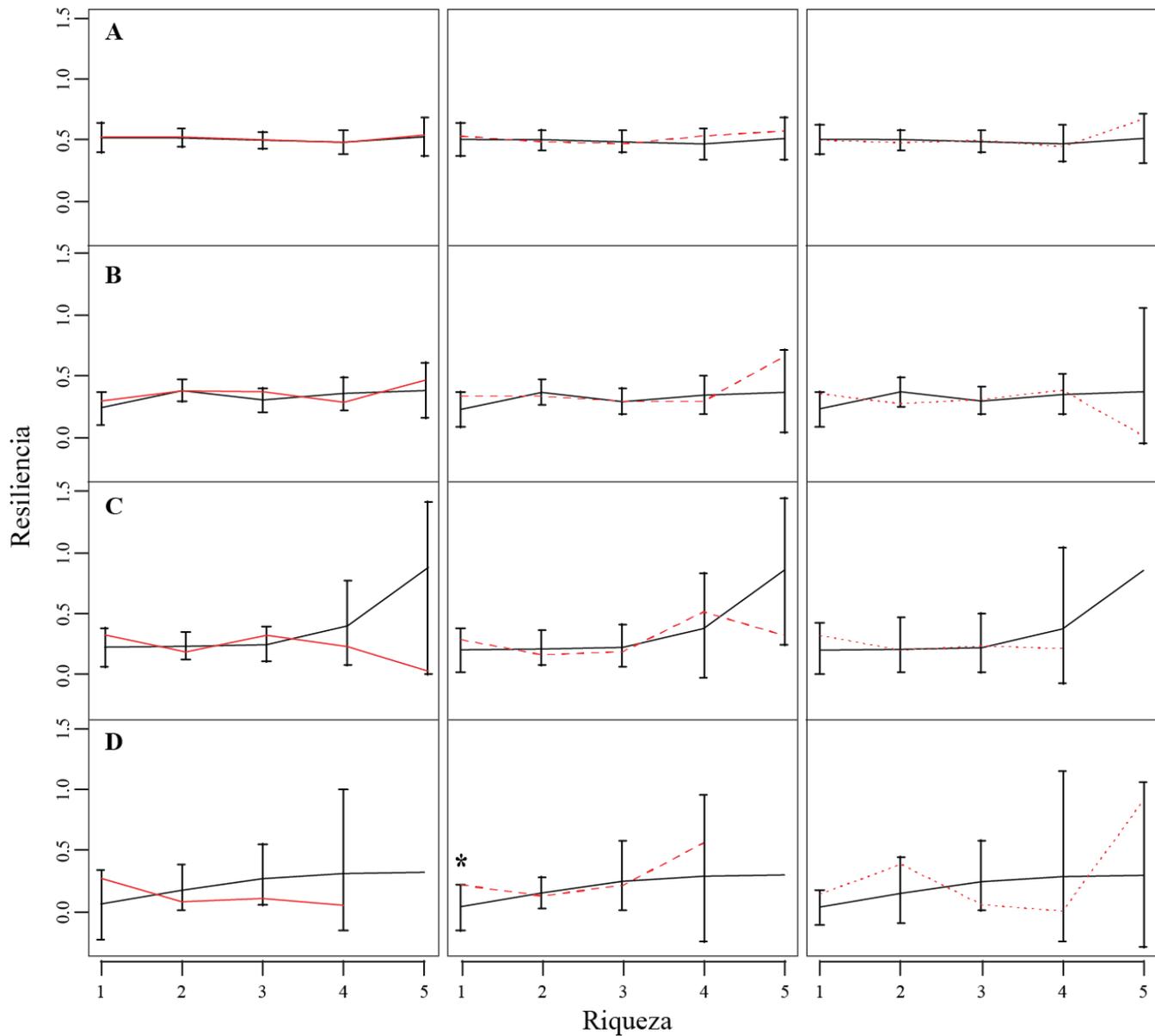
```

#Función que guarda la matriz de parámetros de cada comunidad junto con los datos de los índices de la #estructura de la comunidad.

```
atmat = function(datos) {  
  nr = length(datos)  
  salida = matrix(nrow = nr, ncol = 30)  
  for(i in 1:nr) {  
    salida[i, 1:10] = atmatb(datos[[i]][[2]]$alf, datos[[i]][[2]]$bet, datos[[i]][[2]]$lam, datos[[i]][[2]]$fi)  
    salida[i, 11:28] = atmatc(datos[[i]][[2]]$alf, datos[[i]][[2]]$bet, datos[[i]][[2]]$lam,  
      datos[[i]][[2]]$fi, datos[[i]][[1]])  
    salida[i, 29] = datos[[i]][[3]]  
    salida[i, 30] = datos[[i]][[4]]  
  }  
}
```

## Apéndice 5. Efecto de la facilitación en la resiliencia

Valores de resiliencia en función de la riqueza para las comunidades del tratamiento con facilitación obligada con conectividad al 100% (línea sólida), al 66% (línea rayada) y al 33% (línea punteada). Se muestran de forma separada las comunidades que pertenecían a biotas con A) dos, B) tres, C) cuatro y D) cinco estados estables. Se muestran los intervalos de confianza al 95%. Con un asterisco se señalan los valores marginalmente significativos. Cuando no hubo suficientes datos para cierta combinación de riqueza y número de estados estables, los espacios se muestran vacíos.



## Apéndice 6. Cálculo de puntos fijos estables y factibles para un modelo con competencia (modelo 3)

Sean, para el modelo de una sola especie con facilitación, y siguiendo la notación del texto principal:

L = lambda

F = fi

a = alfa intraespecífica

b = beta intraespecífica y

N = tamaño poblacional de la especie

Los valores de N en el equilibrio son:

**Solve**[L \* N \* (1 + F \* b \* N / (1 + b \* N)) / (1 + a \* N) == N, N]  
[resuelve [valor numérico [valor numér· [valor numérico [valor· [y· [vak

$$\left\{ \{N \rightarrow 0\}, \left\{ N \rightarrow -\frac{1}{2ab} \left( a + b - bL - bFL + \sqrt{4ab(-1+L) + (-a-b+bL+bFL)^2} \right) \right\}, \right. \\ \left. \left\{ N \rightarrow \frac{1}{2ab} \left( -a - b + bL + bFL + \sqrt{4ab(-1+L) + (-a-b+bL+bFL)^2} \right) \right\} \right\}$$

Es decir, el equilibrio trivial más dos puntos de equilibrio adicionales, a los que se denominará E1 y E2.

$$\text{In[3]= } \mathbf{E1} = -\frac{1}{2ab} \left( a + b - bL - bFL + \sqrt{4ab(-1+L) + (-a-b+bL+bFL)^2} \right)$$

$$\text{Out[3]= } -\frac{a + b - bL - bFL + \sqrt{4ab(-1+L) + (-a-b+bL+bFL)^2}}{2ab}$$

$$\text{In[5]= } \mathbf{E2} = \frac{1}{2ab} \left( -a - b + bL + bFL + \sqrt{4ab(-1+L) + (-a-b+bL+bFL)^2} \right)$$

$$\text{Out[5]= } \frac{-a - b + bL + bFL + \sqrt{4ab(-1+L) + (-a-b+bL+bFL)^2}}{2ab}$$

Para que E1 sea “feasible” y no trivial, es decir, contenga un número biológicamente realista de individuos, N debe ser mayor que cero y un elemento de los Reales. Dado que los parámetros del modelo con facilitación son todos positivos, las condiciones para que E1 sea feasible son:

**CondE1f = Reduce**[a > 0 && b > 0 && F > 0 && L > 0 && E1 > 0, Reals]  
[reduce [números ]

$$\text{Out[4]= } F > 0 \ \&\& \ \frac{1}{1+F} < L < 1 \ \&\& \ a > 0 \ \&\& \ b \geq \frac{a - aL + aFL}{(-1+L+FL)^2} + 2 \sqrt{\frac{-a^2 FL + a^2 FL^2}{(-1+L+FL)^4}}$$

La derivada de la función de crecimiento poblacional evaluada en el equilibrio E1 es

**DE1 = Simplify**[D[L \* (1 + F \* b \* N / (1 + b \* N)) / (1 + a \* N), N] /. N -> E1]  
[simplifica [deriva [valor numér· [valor numérico [va· [valor· [valor numi

$$\text{Out[10]= } - \left( \left( 8 a b^2 L \left( a^2 (1+F) + b (1+F) (-1+L+FL) \right. \right. \right. \\ \left. \left. \left( b (-1+L+FL) - \sqrt{a^2 - 2 a b (1+(-1+F)L) + b^2 (-1+L+FL)^2} \right) + \right. \right. \\ \left. \left. a \left( -2 b (1+F-L+FL) + (-1+F) \sqrt{a^2 - 2 a b (1+(-1+F)L) + b^2 (-1+L+FL)^2} \right) \right) \right) / \\ \left( \left( a - b + b L + b F L - \sqrt{4 a b (-1+L) + (a - b (-1+L+FL))^2} \right)^2 \right. \\ \left. \left( -a + b + b L + b F L - \sqrt{4 a b (-1+L) + (a - b (-1+L+FL))^2} \right)^2 \right)$$

Para que E1 sea un punto de equilibrio estable, dicha derivada debe ser negativa. Las condiciones para ello son

In[12]= **CondE1e = Reduce [DE1 < 0 && a > 0 && b > 0 && L > 0 && F > 0, Reals]**  
[reduce] [números i]

$$\text{Out[12]= } b > 0 \ \&\& \ \left( \left( 0 < a < b \ \&\& \ F > 0 \ \&\& \ 0 < L < \frac{-a+b+aF+bF}{b(1+F)^2} - 2 \sqrt{\frac{-a^2F+abF+abF^2}{b^2(1+F)^4}} \right) \right) \ || \\ \left( a > b \ \&\& \ \left( 0 < F < \frac{a-b}{b} \ \&\& \ L > 0 \right) \ || \right. \\ \left. \left( F \geq \frac{a-b}{b} \ \&\& \ 0 < L < \frac{-a+b+aF+bF}{b(1+F)^2} - 2 \sqrt{\frac{-a^2F+abF+abF^2}{b^2(1+F)^4}} \right) \right) \ || \right)$$

Y para que además E1 sea factible, se deben cumplir ambos conjuntos de condiciones

In[13]= **Reduce [CondE1e && CondE1f]**  
[reduce]

Out[13]= **False**

Lo que significa que E1 no puede ser un punto factible y estable de equilibrio. De hecho, E1 es inestable y representa (si es un número positivo) la densidad poblacional inicial mínima por debajo de la cual la población decrece hasta extinguirse, y por arriba de la cual la población es viable. Siguiendo la misma lógica para E2:

In[14]= **CondE2f = Reduce [a > 0 && b > 0 && F > 0 && L > 0 && E2 > 0, Reals]**  
[reduce] [números i]

$$\text{Out[14]= } F > 0 \ \&\& \ \left( \left( \frac{1}{1-F} < L < 1 \ \&\& \ a > 0 \ \&\& \ b \geq \frac{a - aL + aFL}{(-1+L+FL)^2} + 2 \sqrt{\frac{-a^2FL + a^2FL^2}{(-1+L+FL)^4}} \right) \right) \ || \\ \left( L = 1 \ \&\& \ a > 0 \ \&\& \ b > \frac{a}{F} \right) \ || \ (L > 1 \ \&\& \ a > 0 \ \&\& \ b > 0)$$

In[16]= **DE2 = Simplify[D[L \* (1 + F \* b \* N / (1 + b \* N)) / (1 + a \* N), N] /. N -> E2]**  
[simplifica [deriva [valor numér· [valor numérico [va· [valor· [valor num

$$\text{Out[16]= } - \left( \left( 8 a b^2 L \left( a^2 (1 + F) + b (1 + F) (-1 + L + F L) \right. \right. \right. \\ \left. \left. \left( b (-1 + L + F L) + \sqrt{a^2 - 2 a b (1 + (-1 + F) L) + b^2 (-1 + L + F L)^2} \right) + \right. \right. \\ \left. \left. a \left( -2 b (1 + F - L + F^2 L) - (-1 + F) \sqrt{a^2 - 2 a b (1 + (-1 + F) L) + b^2 (-1 + L + F L)^2} \right) \right) \right) / \\ \left( \left( a - b + b L + b F L + \sqrt{4 a b (-1 + L) + (a - b (-1 + L + F L))^2} \right)^2 \right. \\ \left. \left( -a + b + b L + b F L + \sqrt{4 a b (-1 + L) + (a - b (-1 + L + F L))^2} \right)^2 \right)$$

In[18]= **CondE2n = Reduce[DE2 < 0 && a > 0 && b > 0 && L > 0 && F > 0, Reals]**  
[reduce [números i

$$\text{Out[18]= } b > 0 \ \&\& \ \left( \left( 0 < a \leq b \ \&\& \ F > 0 \ \&\& \ L > \frac{-a + b + a F + b F}{b (1 + F)^2} + 2 \sqrt{\frac{-a^2 F + a b F + a b F^2}{b^2 (1 + F)^4}} \right) \ || \right. \\ \left. \left( a > b \ \&\& \ \left( 0 < F < \frac{a - b}{b} \ \&\& \ L > 0 \right) \ || \right. \right. \\ \left. \left. \left( F > \frac{a - b}{b} \ \&\& \ L > \frac{-a + b + a F + b F}{b (1 + F)^2} + 2 \sqrt{\frac{-a^2 F + a b F + a b F^2}{b^2 (1 + F)^4}} \right) \right) \right)$$

De modo que las condiciones para que E2 sea estable y feasible son:

In[19]= **Reduce[CondE2n && CondE2f]**  
[reduce

$$\text{Out[19]= } b > 0 \ \&\& \ a > 0 \ \&\& \ \left( \left( 0 < F \leq \frac{a}{b} \ \&\& \ L > 1 \right) \ || \ \left( F > \frac{a}{b} \ \&\& \ L > \frac{-a + b + a F + b F}{b (1 + F)^2} + 2 \sqrt{\frac{-a^2 F + a b F + a b F^2}{b^2 (1 + F)^4}} \right) \right)$$

Es decir, E2 es un punto de equilibrio feasible siempre que lambda sea mayor que uno (un escenario de facilitación facultativa), o bien, si la facilitación (fi) es lo suficientemente fuerte, lambda puede ser menor que uno (la facilitación puede ser obligada), siempre y cuando alcance un valor mínimo (último término de la última condición). De lo contrario, si lambda no cumple ninguno de estos criterios, la población no sería viable y terminaría por extinguirse. Ya que sólo uno de los equilibrios, el E2 es de interés biológico, en lo subsiguiente sólo se hablará de “el punto de equilibrio”.

En el caso de que no haya facilitación, el modelo de crecimiento poblacional se simplifica y tiene los siguientes puntos de equilibrio:

In[21]= **Solve[L \* N / (1 + a \* N) == N, N]**  
[resuelve [valor numér· [valor· [v· [val

$$\text{Out[21]= } \left\{ \{N \rightarrow 0\}, \left\{ N \rightarrow \frac{-1 + L}{a} \right\} \right\}$$

Uno de los cuales es el trivial y no se considerará en lo subsecuente. Para que este equilibrio sea feasible:

```
Reduce[a > 0 && b > 0 && F > 0 && L > 0 && ((L - 1) / a) > 0, Reals]
[reduce
F > 0 && b > 0 && L > 1 && a > 0
```

Es un requisito indispensable que lambda sea mayor que 1. Para que el equilibrio sea estable, se necesita conocer la derivada evaluada en el equilibrio

```
In[22]= DC = Simplify[D[L / (1 + a * N), N] /. N -> (-1 + L)]
[simplifica [deriva [va... [valor... [valor numérico
```

```
Out[22]= - a / L
```

La cual siempre es negativa, es decir, el equilibrio siempre será estable, y basta que  $L > 1$  para que sea factible.

Las derivadas en el punto de equilibrio corresponden al inverso aditivo de la elasticidad, tal como se explica en el texto. Para que la elasticidad sea mayor en el caso con facilitación, la derivada de ese modelo debe ser más negativa que su contraparte sin facilitación. Puesto que dicha derivada sólo existe si  $L > 1$ , las condiciones para que la elasticidad aumente con la facilitación serían:

```
In[23]= Reduce[a > 0 && b > 0 && F > 0 && L > 1 && DE2 < DC]
[reduce
```

```
Out[23]= False
```

Es decir, si alfa y lambda permanecen constantes, en un escenario de facilitación facultativa ésta sólo puede reducir la elasticidad, nunca aumentarla. En un escenario de facilitación obligada ( $L < 1$ ) no existe el equilibrio factible sin facilitación, y no puede hacerse la comparación de elasticidades.