



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS FÍSICAS

**“Respuesta de ecosistemas a
perturbaciones dentro del marco de l
termodinámica irreversible”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS (FÍSICA)

PRESENTA:

VASTHI ALONSO CHÁVEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. KARO MICHAELIAN PAUW

COMITÉ TUTORAL: DR. CARLOS VILLARREAL LUJÁN
DR. GERMINAL COCHO GIL



MÉXICO, D.F.

2007



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.

*A mis padres
Francisco Alonso y Vasthi Chávez
Por su apoyo, ejemplo y amor incondicional.*

Agradecimientos

A Dios...porque sin ti no soy.

A Karo...por devolverme la pasión y alegría por la física. Por enseñarme que hay caminos divertidos e interesantes que hace tiempo no descubría, y por el apoyo y paciencia para responder todas las dudas que tuve a lo largo de este trabajo.

A mi comité tutorial y a mi jurado: Dr. Carlos Villarreal Luján, Dr. Germinal Cocho Gil, Dr. Iván Santamaría Holec, Dr. Maximino Aldana González, Dr. Rosalío Fernando Rodríguez Zepeda por el tiempo dedicado a la lectura y corrección de mi tesis. Sus críticas y comentarios siempre serán bien recibidos.

A César...pato no pato paterío...mi amor pirulo... por siempre estar ahí, por todo el apoyo técnico y emocional sin el cual no habría avanzado mucho. Por aguantarme todos mis berrinches, por motivarme cada día y por cada momento que hemos pasado juntos a lo largo de este viaje maravilloso.

A mi papá...el shebri...por ser mi ejemplo y motivación desde que era niña.

A mi mamá...ermi...por siempre impulsarme a ser mejor y recordarme (aunque a veces no me guste) que Dios es lo más importante.

A Ila...mi hermanito...por siempre estar disponible para mí, por enseñarme a crecer juntos, por cuidarme, por recordarme cómo valorarme, por su ejemplo de valentía y fortaleza y por nunca rendirse ante momentos adversos.

A Yeni...mi cuñi...por permitirme ver que las cosas por mas adversas que parezcan se pueden superar, por su fortaleza y valentía, y también por su sencillez.

A Lau y Hugui...tantos días y tardes en la biblio, tantos momentos juntos y tantas tareas por realizar...son esos los que hacen que yo esté aquí, terminando esto.

A todos mis amigos de la fac, de viaje, de la vida...peque, Adriana, Irli, el men, Hugui, Lau, Itan, Guillaume, el Mam, Cynthia, el Cris, el chavo, Lucero, Jorge, el piglet, Heber, el compayito, el teban, setito, la crismas, Ale, Itzel, Laura y todos los que se me pasaron por distraída. Gracias por hacer de la vida una experiencia maravillosa, inolvidable

y llena de emociones.

Al maestro Gerald Nyenhuis por toda la enseñanza que me ha dado durante estos ya casi veinte años, no solo escrita y en palabra, sino en ejemplo.

A mi abuelita Rosa y a Abi...ternura, cariño y ejemplo es lo que han sido ustedes para mí.

A mis abuelos. Abuelito Paco...aunque no conviví mucho contigo, solo tengo recuerdos amables y de cariño hacia tí. Abuelito Vicente...fuiste la persona más congruente que he conocido en toda mi vida y no guardo para ti más que admiración.

A toda la familia...todas y cada una de sus cualidades y defectos han ayudado a formar mi personalidad que está llena de cachitos de ustedes.

A la pe...por “esos momentos en mi tercer escalón” y por acompañarme en las noches de desvelo y desesperación cuando las cosas nomás no salen.

A la UNAM...esta maravillosa, abstracta y absolutamente heterogénea universidad que en efecto satisface y supera todo significado que la palabra universidad contiene.

Al CONACyT por el apoyo económico a lo largo de mis estudios de maestría.

A la DGAPA de la Universidad Nacional Autónoma de México, proyecto IN118206-3 por el apoyo económico durante la escritura de esta tesis.

*Pregunta a las bestias, y ellas te enseñarán;
A las aves de los cielos, y ellas te lo mostrarán;
O habla a la tierra, y ella te enseñará;
Los peces del mar te lo declararán también.*

Job 12:7,8.

Índice General

1	Introducción	1
1.1	Objetivos	3
1.2	Hipótesis	3
1.3	Estrategias y metodologías	4
2	Estabilidad	7
2.1	Introducción	7
2.2	Definiciones básicas	8
2.2.1	Ecuaciones de movimiento perturbado	11
2.3	Funciones de Lyapunov	13
2.4	Un teorema sobre la estabilidad del movimiento	13
2.5	Un problema de ecología	15
2.6	Aplicación de la termodinámica	19
3	Teoría Clásica	21
3.1	Introducción	21
3.2	Conservación de la Masa	22
3.3	Conservación de la Energía	23
3.4	Producción de Entropía	24
3.4.1	Procesos Reversibles e Irreversibles	24
3.4.2	Entropía	24
3.4.3	Temperatura Absoluta	26
3.4.4	Producción de Entropía en Sistemas Continuos	27
3.5	Producción de Entropía y Procesos Irreversibles	28
3.6	Estados estacionarios	29
3.6.1	Significado termodinámico de los estados estacionarios de no-equilibrio	29

3.7	Interacciones no lineales	30
3.7.1	Variación de la producción de entropía	30
4	Aplicabilidad	33
4.1	Introducción	33
4.2	Modelo Teórico	34
5	Algoritmos Genéticos	41
6	Discusión y Resultados	47
6.1	Modelo y Análisis Numérico	47
6.2	Resultados y Discusión	50
6.2.1	Perturbaciones	50
6.3	Atractor de punto	50
6.3.1	Condiciones iniciales distintas	50
6.3.2	Variación de p_1 y p_2	53
6.4	Atractor de ciclo	61
6.4.1	Condiciones iniciales distintas	61
6.4.2	Variación de p_1 y p_2	63
6.5	Variación de p_3	73
6.5.1	Atractor de punto	74
6.5.2	Atractor de ciclo	78
6.6	Paradoja de enriquecimiento	83
7	Conclusiones	89

Capítulo 1

Introducción

La ecología es todavía una ciencia bastante cualitativa. Los experimentos llevados a cabo en el campo o en el laboratorio son realizados con pocos elementos teóricos y los resultados son analizados con una interpretación retrospectiva de la teoría pobre. Además, éstos son frecuentemente contradictorios, dando lugar a paradojas y controversias. Parte de esta problemática está ligada al hecho de que la teoría de ecosistemas existente no está basada en teorías de primeros principios sino en ajustes empíricos de ecuaciones construidas *ad hoc*. Por otro lado, la forma en que se organizan los sistemas vivos es muy complicada pues involucra interacciones entre un gran número de especies.

Han habido un gran número de intentos para explicar de forma plausible la organización de los ecosistemas, pero casi todos han tenido resultados muy limitados.

El marco de referencia tradicional en lo que a ecología se refiere, es aquel basado en las ecuaciones empíricas de Lotka-Volterra. Éstas buscan aclarar matemáticamente la naturaleza de las interacciones predador-presa en un ecosistema. Los detalles de estas ecuaciones serán explicados en el capítulo siguiente. En esta sección únicamente queremos adelantar que los resultados de estas ecuaciones son insuficientes para explicar las interacciones predador-presa, pues éstos dicen que la probabilidad de que una comunidad construída al azar sea estable, decrece rápidamente al aumentar el tamaño del ecosistema. Sin embargo, la mayoría de los ecosistemas son muy complejos y la mayoría de ellos son observados en condiciones de equilibrio.

Un marco teórico más adecuado para explicar los ecosistemas puede fundamentarse en la termodinámica irreversible lineal por una serie de razones: (1) Las leyes de la termodinámica son las más universales de todas las leyes de la física (en el sentido de que tienen su origen en simetrías de la naturaleza) y funcionan en todas las escalas (siempre y cuando uno sea cuidadoso al utilizarlas, por ejemplo garantizando el equilibrio del sistema) de manera similar. (2) El estudio del comportamiento macroscópico de cualquier sistema complejo se beneficia al reducir el número de variables a una serie más pequeña de variables efectivas. (3) Tanto los estados estacionarios como los cambios episódicos observados en los ecosistemas tienen comportamientos análogos dentro de la termodinámica irreversible en forma de estados estacionarios y transiciones de fase fuera de equilibrio. (4) El problema de la evolución de un sistema de población uno se simplifica ya que puede ser reducido a propiedades termodinámicas tales como la producción de entropía dentro del sistema y condiciones sobre el cambio de la tasa de producción de entropía [Michaelian, 2005].

La contribución principal de esta tesis a la ecología será la realización de un análisis más completo y cuantitativo de un ecosistema, en su respuesta a perturbaciones. El marco cuantitativo para analizar ecosistemas fue desarrollado en primera instancia para explicar la estabilidad paradójica de los ecosistemas [Michaelian, 2005]. La meta específica de este trabajo es estudiar la respuesta del ecosistema a perturbaciones bajo el marco de la termodinámica irreversible.

El entendimiento de la dinámica y estabilidad de los ecosistemas es de importancia crucial para mantener la salud de la biósfera y la responsabilidad de México en lo que a esto se refiere es grande.

México está ubicado en el cuarto lugar dentro de los 17 países más diversos del mundo, considerados así por su riqueza de especies de plantas y animales, de endemismos y de ecosistemas (CONABIO, 2000). De acuerdo con el sistema de clasificación jerárquico de Dinerstein [Dinerstein et al. 1995, TNC 1997], a nivel internacional, México es el país con mayor diversidad ecológica de América Latina y el Caribe al estar presentes dentro de sus límites geográficos casi todo tipo de ecosistemas (bosque templado, bosque lluvioso tropical, desierto, pradera, chaparral, océano), 9 de los once tipos de hábitats (manglar, selva, bosque,

desierto, bosque de coníferas, alpino, arrecifes coralinos, océano, etc.) y 51 de las 191 ecorregiones identificadas (CONABIO,1997). De acuerdo con Mittermeier y Goettsch (1992), México ocupa el primer lugar en el mundo en riqueza de reptiles, el segundo en mamíferos y el cuarto en anfibios y plantas. En general, en México se encuentra representado el 10 por ciento de la diversidad terrestre del planeta. Además, México se distingue por su elevado porcentaje de endemismos ya que más de 900 especies de vertebrados son endémicas a México, destacan los anfibios con el 60 por ciento y los reptiles con el 52 por ciento (Flores y Geréz, 1989). Se registran más de 1,200 especies fanerógamas endémicas, de las cuales se distinguen las cactáceas con el 79 por ciento, las agaváceas con el 67 por ciento y las nolináceas con el 65 por ciento (Rzedowski, 1996).

El desarrollo de la ecología en México es relativamente pobre; sin embargo, debido a lo explicado en los párrafos anteriores la responsabilidad de México en el desarrollo e inversión en ésta área es enorme, y esta tesis es una pequeña contribución a este desarrollo.

1.1 Objetivos

El objetivo principal de la tesis consiste en estudiar la respuesta de ecosistemas a perturbaciones, tales como cambios en el tamaño de poblaciones y cambios en las condiciones a la frontera de los ecosistemas haciendo uso de un formalismo teórico basado en la termodinámica irreversible.

1.2 Hipótesis

La hipótesis general es que un ecosistema es un sistema termodinámico abierto y fuera de equilibrio sobre el cual hay condiciones a la frontera que pueden ser consideradas constantes por períodos de tiempo determinados. Como consecuencia, los principios de la termodinámica irreversible clásica desarrollados por Prigogine (1967) pueden ser aplicados a este sistema, suponiendo que las fuerzas generalizadas sobre el sistema no son demasiado grandes, es decir, que el sistema fuera

de equilibrio no está demasiado alejado del equilibrio. Los individuos de las especies son considerados como centros de producción e intercambio de entropía. Al suponer condiciones a la frontera constantes, la termodinámica irreversible predice que este sistema llegará a un estado estacionario en el cual la producción y flujo de entropía total (entre otras variables extensivas) será constante. Bajo esta hipótesis cualquier respuesta del ecosistema a alguna perturbación (inducida interna o externamente) debe respetar dos principios fundamentales de la termodinámica irreversible lineal:

1. La producción interna de entropía debe ser positiva definida, y,
2. el cambio de la producción de entropía debido a cambios en las fuerzas generalizadas (las poblaciones) -ver capítulo cuatro- debe ser negativa definida.

Estos dos principios limitan las respuestas posibles de un ecosistema a perturbaciones, y dan lugar a predicciones cuantitativas con respecto a las relaciones de las tasas de cambio de las poblaciones que componen el ecosistema.

1.3 Estrategias y metodologías

El desarrollo del formalismo a ser usado en este proyecto está basado en el marco de la termodinámica irreversible lineal. Aunque existen ya varias formulaciones de la termodinámica fuera de equilibrio, la teoría más probada y por consecuencia más aceptada es la conocida como “Termodinámica Irreversible Lineal” atribuída a Prigogine, P. Mazur y De Groot. En esta formulación, la hipótesis de equilibrio local es adoptada y las variables extensivas e intensivas tienen el mismo significado que en la termodinámica de equilibrio con la diferencia de que se vuelven variables locales, es decir, su valor depende de su posición en el tiempo y en el espacio. La ecuación de Gibbs en este marco también asume que todas las variables son locales. Puede demostrarse que esta formulación es válida bajo la condición de que “las fuerzas generalizadas aplicadas sobre el sistema no sean demasiado grandes”, es decir, que permanezcan dentro del régimen lineal o muy cerca de él [Prigogine, 1967].

La parte de termodinámica irreversible utilizada en este trabajo está basada en la formulación y notación utilizada por Prigogine, aunque la formulación de P. Mazur y De Groot es equivalente.

La primera vez que se quiso introducir la teoría de termodinámica fuera de equilibrio para la explicación de los ecosistemas fue en 1944 por Schrödinger [Schrödinger, 1944]. Schrödinger afirmó que los seres vivos están regidos por las leyes de la termodinámica y que tanto la estructura como los procesos biológicos son mantenidos por un continuo flujo interno de entropía negativa a expensas de un incremento de entropía del ambiente. En 1967, Prigogine enfatizó las enormes similitudes entre los seres vivos y los estados estacionarios y de equilibrio que se dan en termodinámica fuera de equilibrio [Prigogine, 1967]. En 1994 Schneider y Kay describieron de forma cualitativa algunas características de los ecosistemas en términos de la termodinámica irreversible, basándose en varios aspectos de la termodinámica fuera de equilibrio [Schneider, E., Kay, J., 1994], Zotin [1990], Chakrabarti et al. [1995], Svirezhev [2000] y Zotin et al. [2001], han usado conceptos de la termodinámica irreversible para seres vivos a distintos niveles, incluyendo a los ecosistemas. Swenson [1989, 2000] utilizó algunos principios evolutivos sobre los seres vivos desde un punto de vista termodinámico. Finalmente, Michaelian [2005] realizó una descripción cuantitativa, basada en la teoría de termodinámica fuera de equilibrio de la dinámica de los ecosistemas. Este trabajo puede ser considerado como una continuación de trabajos realizados con anterioridad al incorporar a los ecosistemas dentro de un marco termodinámico irreversible y analizar su dinámica al realizar perturbaciones sobre ellos.

El marco teórico formal basado en la termodinámica irreversible lineal para tratar ecosistemas, fue considerado en detalle en el artículo “Thermodynamic Stability of Ecosystems” ya publicado en la revista *Journal of Theoretical Biology* [Michaelian, 2005]. Lo que en este trabajo realizaremos será una extensión a este trabajo enfocándonos en la respuesta de ecosistemas a perturbaciones bajo el marco de la termodinámica irreversible lineal.

Una vez establecido el estado estacionario del ecosistema, realizamos perturbaciones a lo largo de la trayectoria de las poblaciones en el espacio poblacional. Observamos su comportamiento después de la

perturbación y sacamos conclusiones de este comportamiento.

Los resultados obtenidos son interesantes. Por ejemplo, encontramos que existen regiones dentro del espacio poblacional en las cuales el ecosistema no es sustentable, ya sea por contradicciones con la termodinámica irreversible lineal, o debido a que después de la perturbación el ecosistema se extingue. También encontramos que el tamaño y el momento en el cual realizamos la perturbación son de importancia primordial pues éstos pueden determinar el desarrollo y estado final de un ecosistema. Estos resultados son importantes dentro del marco de la ecología pues están basados en una teoría física respetada por todos los seres vivos. Además los resultados obtenidos son plausibles y pueden ayudar a predecir lo que ocurrirá en un ecosistema real al perturbarlo.

Por otro lado, estamos concientes de que el modelo es bastante simplificado y poco realista. Por ejemplo, el modelo únicamente incluye tres poblaciones (de las cuales una permanece fija a lo largo de la dinámica poblacional), mientras que en la naturaleza los ecosistemas están compuestos por un gran número de especies interactuando entre sí. Los coeficientes de interacción entre las poblaciones son fijos, mientras que éstos evolucionan en la naturaleza, etc. Aún queda mucho por hacer, sin embargo, este modelo constituye una buena base para comenzar un trabajo de mayor envergadura.

En el siguiente capítulo abundaremos un poco más en lo que se refiere a conceptos de estabilidad y estabilidad relacionada con la ecología. En el capítulo tres se hablará de los conceptos fundamentales de la termodinámica irreversible lineal. En el capítulo cuatro trataremos el tema de la termodinámica irreversible lineal aplicada a los ecosistemas e introduciremos el modelo propuesto en el artículo “Thermodynamic stability of ecosystems” [Michaelian,2005]. El capítulo cinco explica de manera general la teoría de los Algoritmos Genéticos y dice como es utilizada en este trabajo. El capítulo seis es el correspondiente a la discusión y resultados del trabajo y el capítulo siete presenta las conclusiones finales del trabajo.

Capítulo 2

Estabilidad

2.1 Introducción

En el lenguaje común la palabra *estable* significa invariante o constante (del latín *stabilis*). En lenguaje matemático, se refiere al *estado de equilibrio* de una partícula, campo, sistema mecánico u otra variable. Tal estado de equilibrio se denomina estable si la variable o partícula regresa a su posición original después de separarlo ligeramente de ésta.

Los problemas relacionados con la estabilidad aparecen por primera vez dentro del escenario de la mecánica clásica al estudiar el estado de equilibrio de un sistema.

Los estados de equilibrio que en un sistema son estables con respecto a pequeñas perturbaciones, pueden resultar inestables con respecto a las mismas perturbaciones en otro sistema. Por ejemplo, consideremos un péndulo. Cuando éste está en su posición más baja cualquier pequeña perturbación que realicemos, tendrá como resultado únicamente pequeñas oscilaciones alrededor de su punto de equilibrio, mientras que, si colocamos el péndulo en su posición más alta, cualquier pequeña perturbación que realicemos provocará su caída. En este caso el problema de la estabilidad del sistema se resuelve de manera sencilla, sin embargo, hay muchos otros casos en los que las condiciones de equilibrio del sistema no son tan claras.

El tratamiento general de la estabilidad fue realizado por primera vez en 1892 por A. M. Lyapunov al publicar su tesis de doctorado

titulada “The general problem of motion stability” [A.M. Lyapunov, 1892]. Lyapunov realizó una definición rigurosa de movimiento estable. Esta noción de estabilidad no se refiere ya únicamente al movimiento de un cuerpo material, sino en general, a una ecuación diferencial. En este caso los puntos de equilibrio o puntos estacionarios de la ecuación son soluciones particulares de la ecuación diferencial.

Hoy en día la teoría de estabilidad es ampliamente usada en física astronómica, química e incluso biológica, y aún continúa siendo desarrollada.

2.2 Definiciones básicas

Definimos las variables reales que caracterizan un estado mecánico sistema, o estado del sistema como y_1, \dots, y_n . Estas variables pueden ser coordenadas, velocidades, corrientes, voltajes, temperaturas, etc., o funciones de estos parámetros. Suponemos también que el número de variables y_1, \dots, y_n es finito y que la evolución temporal del sistema es descrito por una serie de ecuaciones diferenciales ordinarias.

$$\begin{aligned} \frac{dy_1}{dt} &= Y_1(y_1, \dots, y_n, t), \\ &\dots \\ \frac{dy_n}{dt} &= Y_n(y_1, \dots, y_n, t) \end{aligned} \tag{2.1}$$

En estas ecuaciones Y_1, \dots, Y_n son funciones conocidas de las variables y_1, \dots, y_n . Si ninguna de las funciones Y_k dependen del tiempo explícitamente, entonces el sistema se conoce como *autónomo*, en cualquier otro caso se le llama *no-autónomo*.

Las soluciones particulares

$$y_1 = f_1(t), \dots, y_n = f_n(t) \tag{2.2}$$

de las ecuaciones diferenciales (2.1) corresponden al *movimiento sin perturbar* del sistema, de forma que estas soluciones satisfacen las condiciones iniciales

$$y_{10} = f_1(t_0), \dots, y_{n0} = f_n(t_0). \tag{2.3}$$

Ahora, si perturbamos los valores iniciales de las variables y_{10}, \dots, y_{n0} con pequeños incrementos, $\epsilon_1, \dots, \epsilon_n$, tenemos que la ecuación (2.3) adquiere la forma

$$Y_1 = f_1(t_0) + \epsilon_1, \dots, Y_n = f_n(t_0) + \epsilon_n. \quad (2.4)$$

Denotamos los valores de Y_j para el *movimiento perturbado* como $Y_j(t)$, y $f_j(t)$ para el *movimiento no perturbado*. Entonces la diferencia entre estos dos está dado por

$$x_j = Y_j(t) - f_j(t) \quad (j = 1, \dots, n) \quad (2.5)$$

Las variables x_j se llaman *desviaciones* o *variaciones* de Y_j .

De acuerdo a la definicion de movimiento perturbado y a las ecuaciones (2.4) y (2.5), a $t = t_0$ se cumple que

$$x_j = x_{0j} = \epsilon_j \quad (j = 1, \dots, n), \quad (2.6)$$

es decir, los valores iniciales de las desviaciones x_{0j} representan las perturbaciones del sistema.

En el espacio de variables n-dimensional, las desviaciones x_1, \dots, x_n definen un punto M llamado el punto imagen. En el movimiento perturbado este punto imagen se mueve a lo largo de alguna trayectoria γ al cambiar los valores de x_1, \dots, x_n . El origen de las coordenadas $x_j = 0$ corresponde al movimiento sin perturbar.

Si los valores absolutos de todos los $x_j(t)$ son pequeños con respecto a las $f_j(t)$, entonces la suma de sus cuadrados

$$x_1^2 + x_2^2 + \dots + x_n^2 = \sum_{j=1}^n x_j^2, \quad (2.7)$$

es pequeña, mientras que si la desviación de al menos una coordenada es grande, entonces la suma (2.7) será grande. Por esta razón la expresión en (2.7) es una medida de la desviación del movimiento perturbado con respecto al no-perturbado.

A continuación adoptaremos la siguiente definición de estabilidad debida a Lyapunov

Por otro lado, si el movimiento es inestable, eventualmente existirá al menos una trayectoria del punto representativo M que cruce la superficie de la esfera de radio $\sqrt{\epsilon}$. Desde el punto de vista práctico, la estabilidad de un movimiento se da cuando las perturbaciones hechas al movimiento son lo suficientemente pequeñas como para que el movimiento perturbado difiera muy poco del movimiento no perturbado. En cambio, si el movimiento es inestable, el movimiento perturbado se aleja del movimiento no perturbado sin importar que tan pequeñas son las perturbaciones.

Si el movimiento es estable, y al mismo tiempo cualquier movimiento perturbado converge a este movimiento (para perturbaciones suficientemente pequeñas); es decir si

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \sum x_j^2(t) = 0 \quad (2.10)$$

entonces el movimiento sin perturbar se conoce como *asintóticamente estable*.

Un movimiento que es estable en una serie de variables, puede no serlo en otras. Por esta razón, cuando consideramos la estabilidad de un movimiento es necesario especificar siempre las variables con respecto a las cuales se considera la estabilidad.

Ahora enfatizaremos las peculiaridades de la definición de estabilidad de Lyapunov. En primer lugar, suponemos que únicamente las condiciones iniciales son perturbadas, es decir, que tanto el movimiento perturbado como el no perturbado ocurren bajo las mismas fuerzas. En segundo lugar, la estabilidad se considera para intervalos de tiempo infinitamente largos. Y en tercer lugar, las perturbaciones hechas son pequeñas.

2.2.1 Ecuaciones de movimiento perturbado

Cuando existe una solución analítica general para las ecuaciones diferenciales (2.1), entonces es posible determinar los valores de $Y_j(t)$ para el movimiento perturbado directamente. Sin embargo, en general no existe una solución analítica para las ecuaciones (2.1), por lo cual es necesario aplicar otros métodos. Estos métodos están basados en

el análisis cualitativo de las ecuaciones diferenciales de movimiento perturbado, que satisfacen las variaciones x_j .

Para derivar las ecuaciones del movimiento perturbado despejamos las variables $Y_j(t)$ a partir de la ecuación (2.5),

$$Y_j(t) = f_j(t) + x_j(t) \quad (2.11)$$

y las sustituimos en las ecuaciones diferenciales (2.1)

$$\frac{df_j}{dt} + \frac{dx_j}{dt} = Y_j(f_1 + x_1, \dots, f_n + x_n, t) \quad (2.12)$$

Desarrollando el lado derecho de (2.12) en series de Taylor alrededor de x_j ,

$$\frac{df_j}{dt} + \frac{dx_j}{dt} = Y_j(f_1, \dots, f_n, t) + \left(\frac{\partial Y_j}{\partial x_1} \right)_0 x_1 + \dots + \left(\frac{\partial Y_j}{\partial x_n} \right)_0 x_n + \mathcal{O}(x_n^2), \quad (2.13)$$

donde $\mathcal{O}(x_n^2)$ representa todos los términos de grado superior a uno. Ahora observamos que en el movimiento no perturbado, las funciones $f_j(t)$ deben satisfacer las ecuaciones (2.1), es decir,

$$\frac{df_j}{dt} = Y_j(f_1, \dots, f_n, t), \quad (j = 1, \dots, n) \quad (2.14)$$

Entonces tenemos que

$$\frac{dx_j}{dt} = a_{j1}x_1 + \dots + a_{jn}x_n + \mathcal{O}(x_n^2), \quad (j = 1, \dots, n) \quad (2.15)$$

donde en estas ecuaciones, los coeficientes

$$a_{jk} = \left(\frac{\partial Y_j}{\partial x_k} \right)_{x=0} \quad (2.16)$$

en general son funciones del tiempo t . Las ecuaciones (2.15) se conocen como *ecuaciones diferenciales del movimiento perturbado*. Si en estas ecuaciones omitimos los términos de orden superior $\mathcal{O}(x_n^2)$, suponiendo que éstos son pequeños, obtenemos

$$\frac{dx_j}{dt} = a_{j1}x_1 + \dots + a_{jn}x_n \quad (j = 1, \dots, n), \quad (2.17)$$

que representan las ecuaciones diferenciales del movimiento perturbado en primera aproximación (linealizadas en las desviaciones).

2.3 Funciones de Lyapunov

Uno de los métodos más efectivos para estudiar la estabilidad es el método directo de Lyapunov, que a continuación se presenta para sistemas autónomos.

Consideremos las funciones reales $V(x) = v(x_1, \dots, x_n)$ definidas en el dominio

$$\sum x_j^2 \leq \mu, \quad (2.18)$$

donde μ es una constante positiva. Además suponemos que en el dominio (2.18) las funciones son univaluadas, continuas y se anulan cuando x_1, \dots, x_n son iguales a cero, es decir, cuando

$$V(0) = 0. \quad (2.19)$$

Si en el dominio (2.18) la función V posee un signo definido, pero puede hacerse cero en un punto distinto del origen, entonces se dice que V es una función *positiva semidefinida* (o *negativa semidefinida*). Si una función semidefinida se hace cero únicamente cuando todos los x_1, \dots, x_n son cero, entonces la función V es una función *definida* (positiva o negativa según corresponda). Funciones que toman valores tanto positivos como negativos son conocidas como funciones *indefinidas*. Todas estas funciones se usan para el estudio de la estabilidad del movimiento y que son llamadas *funciones de Lyapunov*.

2.4 Un teorema sobre la estabilidad del movimiento

Hemos visto que la propiedad de estabilidad en un movimiento está relacionada con la respuesta de un sistema a distintos tipos de perturbaciones.

Si tomamos el estado de referencia X_1, \dots, X_i, \dots , donde X_i representa el conjunto de variables de estado e introducimos una notación en la cual todas estas variables de estado son representadas por un vector columna \mathbf{X} , tenemos que el cambio de \mathbf{X} en el tiempo está dado por:

$$\frac{\partial \mathbf{X}}{\partial t} = \mathbf{F}(\mathbf{X}). \quad (2.20)$$

Aquí, \mathbf{F} es un operador actuando en el espacio en el cual \mathbf{X} está definido. Ahora introducimos el estado de referencia como una solución particular de la ecuación (2.20) de forma que

$$\frac{\partial \mathbf{X}_S}{\partial t} = \mathbf{F}(\mathbf{X}_S). \quad (2.21)$$

El rol de la perturbación sobre la estabilidad de la solución es expresado como

$$\mathbf{X} = \mathbf{X}_S + \mathbf{x}, \quad (2.22)$$

donde \mathbf{x} representa la perturbación. Convirtiendo la ecuación (2.20) en una ecuación para \mathbf{x}

$$\frac{\partial \mathbf{x}}{\partial t} = \mathbf{F}(\mathbf{X}_S + \mathbf{x}) - \mathbf{F}(\mathbf{X}_S) \quad (2.23)$$

e introduciendo la notación

$$\mathcal{L} = \left(\frac{\partial \mathbf{F}}{\partial \mathbf{X}} \right)_{\mathbf{x}_S}, \quad (2.24)$$

donde \mathcal{L} es un operador lineal tenemos que la ecuación (2.23) se convierte en

$$\frac{\partial \mathbf{x}}{\partial t} = \mathcal{L} \cdot \mathbf{x}. \quad (2.25)$$

Si nos enfocamos ahora en los sistemas autónomos, para los cuales las constricciones son independientes del tiempo, y el estado de referencia \mathbf{X}_S es una solución de estado estacionario. Se sigue que el operador de estabilidad lineal \mathcal{L} es independiente del tiempo. Bajo estas condiciones se puede demostrar que la ecuación lineal (2.25) admite soluciones de la forma:

$$\mathbf{x} = \mathbf{u}e^{\omega t}. \quad (2.26)$$

La dependencia temporal de las soluciones está contenida completamente en la función exponencial y \mathbf{u} es un vector que toma en cuenta la estructura de \mathbf{x} como un vector en el espacio de las variables de estado. Sustituyendo ahora la ecuación (2.26) en (2.25) y recordando que \mathcal{L} es independiente del tiempo, obtenemos la ecuación algebraica

$$\mathcal{L} \cdot \mathbf{u} = \omega \mathbf{u}. \quad (2.27)$$

La ecuación (2.27) junto con las condiciones a la frontera apropiadas, describe un problema de eigenvalores, esto implica que independientemente de las propiedades de los eigenvectores A , una vez determinados los eigenvalores ω la estabilidad del problema queda definida.

De la ecuación (2.26) tenemos que \mathbf{x} varía en el tiempo como

$$\mathbf{x} \sim e^{\omega t} = e^{(\text{Re}[\omega]t)} \cdot e^{i(\text{Im}[\omega]t)} \quad (2.28)$$

donde $\text{Re}[\omega]$ y $\text{Im}[\omega]$, son las partes reales e imaginarias de la cantidad (o eigenvalor) ω , respectivamente. Si $\text{Re}[\omega] < 0$, \mathbf{x} es una función exponencialmente decreciente (con o sin una parte oscilatoria, dependiendo de si la parte imaginaria permanece o desaparece). Cuando la parte real de los eigenvalores de la función es negativa entonces la solución de este problema es asintóticamente estable. Por otro lado, si la parte real de los eigenvalores de la función es positiva, entonces la solución es inestable ya que las perturbaciones crecen exponencialmente.

2.5 Un problema de ecología: Las ecuaciones de Lotka-Volterra

Consideramos como ejemplo un sistema predador-presa con crecimiento limitado. Éste se describe mediante un sistema de ecuaciones correspondiente a un caso particular de las ecuaciones de Lotka-Volterra. Suponemos que en un determinado espacio conviven tanto el predador como la presa. La población de la presa se denota con $p_1(t)$ y la población del predador como $p_2(t)$.

Si no existe la especie p_2 y no hay ninguna limitación de espacio, alimento, etc., aceptaremos que la rapidez de crecimiento de la especie p_1 es proporcional a la cantidad existente de individuos de p_1 , esto es

$$\dot{p}_1 = Ap_1 \quad (2.29)$$

cuyas soluciones son exponenciales $p_1 = p_{10}e^{At}$. Si continuamos con la suposición de que no existe la especie p_2 , pero existen limitaciones de espacio y alimentación debemos añadir un término de decremento en la rapidez de crecimiento en la población p_1 , así

$$\dot{p}_1 = (A - \lambda p_1)p_1 = Ap_1 - \lambda p_1^2 \quad (2.30)$$

Si ahora introducimos la presencia del depredador $p_2(t)$ en la ecuación (2.30), la razón de crecimiento de la presa se verá disminuída en un término proporcional a la cantidad de encuentros entre los representantes de las dos poblaciones, esto se expresa con un término Bp_1p_2 . Entonces la ecuación (2.30) se transforma en

$$\dot{p}_1 = (A - Bp_2 - \lambda p_1)p_1. \quad (2.31)$$

La ecuación de razón de crecimiento del depredador se encuentra siguiendo argumentos similares a los utilizados para la obtención de la ecuación para la presa (excepto que en este caso el depredador tiende a aumentar al crecer el número de presas), entonces

$$\dot{p}_2 = (Cp_1 - D - \mu p_2)p_2. \quad (2.32)$$

Generalizando estas ecuaciones para un número de especies n encontramos que los cambios en las poblaciones con respecto al tiempo están modeladas de la siguiente forma:

$$\frac{dp_\gamma(t)}{dt} = F_\gamma(p_1(t), p_2(t), \dots, p_n(t)), \quad (2.33)$$

donde F_γ es en general, una función no lineal de las poblaciones p_γ de las n especies γ . En el caso de las ecuaciones de Lotka-Volterra, la F toma la forma

$$F_\gamma = p_\gamma \left(b_\gamma + \sum_{\gamma'=1}^n p_{\gamma'} c_{\gamma\gamma'} \right) \quad (2.34)$$

donde b_γ es la razón de crecimiento de una especie en ausencia de todas las demás y $c_{\gamma\gamma'}$ es el término que representa el efecto de la especie γ sobre la tasa de crecimiento de la especie γ' .

Desde el punto de vista ecológico es de suma importancia el estudio del *estado estacionario* en el cual todas las tasas de crecimiento son cero (u oscilan alrededor de un promedio estacionario). De esta forma la ecuación (2.33) toma la forma

$$\frac{dp_\gamma^*(t)}{dt} = F_\gamma(p_1^*(t), p_2^*(t), \dots, p_n^*(t)) = 0 \quad (2.35)$$

donde el $*$ denota la evaluación de las variables sobre el punto estacionario. Alrededor del punto fijo podemos estudiar la dinámica y estabilidad de la población como se realiza comunmente para encontrar la estabilidad de un sistema. Haciendo un desarrollo en series de Taylor de la ecuación (2.33) alrededor del punto fijo de la población

$$\frac{dx_\gamma(t)}{dt} = F_\gamma|_* + \sum_{\gamma'=1}^n \left[\frac{\partial F_\gamma}{\partial p_{\gamma'}} \Big|_* x_{\gamma'}(t) + \frac{1}{2} \sum_{\gamma''=1}^n \left[\frac{\partial^2 F_\gamma}{\partial p_{\gamma'} \partial p_{\gamma''}} \Big|_* x_{\gamma'} x_{\gamma''}(t) + \dots \right. \right. \quad (2.36)$$

donde $x_\gamma(t) = p_\gamma(t) - p_\gamma^*$. Aquí $*$ denota la evaluación sobre el punto del estado estacionario. Como $F_\gamma|_* = 0$ y cerca del estado estacionario las x_γ son pequeñas, el único término importante en la ecuación (2.36) es el segundo. En notación matricial esto da como resultado

$$\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{A}\mathbf{x}(t) \quad (2.37)$$

donde $\mathbf{x}(t)$ es un vector columna de $n \times 1$ de la desviación de la población del estado estacionario. La matriz \mathbf{A} es conocida como *matriz de comunidad* y tiene las componentes:

$$a_{\gamma\gamma'} = \frac{\partial F_\gamma}{\partial p_{\gamma'}} \Big|_* \quad (2.38)$$

que representan el efecto de las especies γ' en la tasa de cambio de la población γ cerca del estado estacionario.

La solución de la ecuación (2.37) es

$$x_\gamma(t) = \sum_{\gamma'=1}^n D_{\gamma\gamma'} \exp(\lambda_{\gamma'} t) \quad (2.39)$$

donde $\lambda_{\gamma'}$ son los eigenvalores de la matriz \mathbf{A} , y las constantes de integración $D_{\gamma\gamma'}$ se determinan a partir de las condiciones iniciales. La estabilidad asintótica cerca del estado estacionario requiere que las partes reales de los eigenvalores de la matriz \mathbf{A} sean negativas. Esta condición da lugar a restricciones para las componentes $a_{\gamma\gamma'}$ de la matriz de comunidad \mathbf{A} . Por ejemplo, es fácil mostrar que para una comunidad de $n = 2$ especies se requiere que

$$a_{11} + a_{22} < 0 \quad (2.40)$$

y

$$a_{11}a_{22} > a_{12}a_{21}. \quad (2.41)$$

Para las ecuaciones de Lotka-Volterra (2.33) y (2.34), lo anterior implica que

$$p_1^*c_{11} + p_2^*c_{22} < 0 \quad (2.42)$$

y

$$c_{11}c_{22} > c_{12}c_{21}. \quad (2.43)$$

Si tenemos una comunidad con un número arbitrario n de especies, es posible demostrar que si la matriz de comunidad \mathbf{A} de $n \times n$ tiene todas las partes reales de sus eigenvalores negativas, entonces existe cierta función positiva semi-definida $\mathcal{P} = \mathcal{P}(\mathbf{x}) > 0$ con su derivada respecto al tiempo $\frac{d\mathcal{P}(\mathbf{x})}{dt} < 0$ negativa definida, y viceversa [Michaelian,2005].

Las relaciones entre las componentes de la matriz de comunidad necesarias para asegurar la estabilidad del ecosistema son específicas. Estas relaciones se vuelven más específicas al ser más complejo el sistema (en términos del número de especies y fuerzas de interacción). Consecuentemente, de acuerdo al modelo de Lotka-Volterra, la probabilidad de que una comunidad construída al azar sea estable, decrece rápidamente con el tamaño del ecosistema. Así un ecosistema se vuelve inestable si hay más de 10 especies que interactúan fuertemente en él [May, 1972]. Esto da lugar a la paradoja de *complejidad-estabilidad* [McCann, 2000] la cual dice que si no existe algún mecanismo para afinar la matriz de comunidad, hay una probabilidad muy baja de encontrar un ecosistema complejo estable en la naturaleza. Sin embargo, la mayoría de los ecosistemas son muy complicados y la mayoría de ellos son observados en condiciones de estabilidad.

Hoy en día no existe una respuesta satisfactoria a la paradoja de diversidad-estabilidad desde el punto de vista ecológico tradicional

Es por eso que nos parece una alternativa razonable tomar la termodinámica irreversible como base para explicar de mejor forma la estabilidad de los ecosistemas.

2.6 Aplicación de termodinámica irreversible a los ecosistemas dentro del marco de la estabilidad

Dadas las limitaciones que tiene la teoría de Lotka-Volterra aplicada a los ecosistemas, buscaremos aplicar la teoría de la termodinámica irreversible lineal a los ecosistemas.

Los estudios tradicionales de ecología como la teoría de Lotka-Volterra abarcan interacciones entre uno y dos cuerpos, ya que consideran que las interacciones de más de dos cuerpos son poco probables. La justificación para desechar estas interacciones es que tomarlas en cuenta implica la localización de n -cuerpos en el espacio y en el tiempo, lo cual es imposible. La falta de consideración de este tipo de interacciones no es satisfactoria para el estudio de un ecosistema pues en un ecosistema las interacciones no se dan sólo entre dos especies, sino entre varias. También existen otros factores tales como la cantidad de luz, la humedad, la presión, etc., que son definitivos en la manera en la que se desarrolla y mantiene un ecosistema y que en general no son tomados en cuenta.

La teoría termodinámica irreversible lineal en la formulación aplicada a ecosistemas que presentaremos en el capítulo cuatro, nos ofrece una solución al problema de las interacciones entre más de dos cuerpos.

Por otra parte, podemos decir que la teoría de ecosistemas en este marco termodinámico está firmemente basada en una teoría física fundamental.

Capítulo 3

Teoría Clásica de la Termodinámica Irreversible

3.1 Introducción

La Termodinámica Clásica es una descripción macroscópica cuya base recae en conceptos tales como procesos reversibles y cuasiestáticos y estados verdaderos de equilibrio. Sin embargo, la mayoría de los fenómenos estudiados en física, biología, meteorología, astrofísica y otras áreas, son procesos irreversibles que tienen lugar fuera de cualquier estado de equilibrio. Para tratar de explicar este tipo de fenómenos es necesaria una teoría de termodinámica de procesos irreversibles.

La termodinámica clásica de procesos irreversibles se puede dividir en dos grandes ramas: Una rama asociada con fenómenos lineales y la otra con problemas no-lineales. En la región lineal se estudian leyes fenomenológicas lineales, los procesos son cercanos al equilibrio y hay una evolución hacia una producción de entropía mínima. En el caso de la región no-lineal los procesos están muy alejados del equilibrio y en lugar de tener un principio de extremos, tenemos un principio evolutivo universal asociado con la tasa de producción de entropía [Prigogine, 1967].

En el caso de la formulación de una teoría no-lineal de la termodinámica clásica parece imposible encontrar una formulación variacional general. Sin embargo, se puede mostrar [Prigogine, 1967] que

incluso fuera del rango lineal, una parte del cambio de la producción de entropía en el tiempo mantiene un signo bien definido como consecuencia de las condiciones de estabilidad de la termodinámica clásica. En la región lineal se cumple el teorema de mínima producción de entropía, mientras que fuera de la región lineal encontramos que el cambio en la producción de entropía siempre es negativo. Esta desigualdad es el elemento básico sobre el cual se fundamenta la teoría no-lineal.

Dentro del marco de la teoría de la termodinámica clásica irreversible existe la *hipótesis de equilibrio local*. Esta hipótesis postula que las relaciones locales entre las propiedades térmicas y mecánicas de un sistema físico son idénticas a las de un sistema uniforme y en equilibrio, sólo que en este caso se suponen regiones de tamaño suficientemente grande como para poder considerarse regiones macroscópicas, pero suficientemente pequeñas como para mantener un estado de equilibrio en cada región.

En este capítulo se intentará explicar de forma clara las bases de la termodinámica clásica irreversible desarrolladas por Prigogine [Prigogine, 1967], para después relacionar estos principios con el tema principal de la tesis que es la termodinámica de los ecosistemas vistos como sistemas abiertos con condiciones a la frontera particulares.

3.2 Conservación de la Masa en Sistemas Abiertos y Cerrados

Un sistema abierto es aquel que puede intercambiar masa y energía con el exterior y un sistema cerrado es el que puede intercambiar energía con el exterior pero no masa.

En primer lugar consideremos un sistema cerrado de c componentes ($\gamma = 1 \dots c$). Como no hay intercambio de masa con el exterior sólo es posible una reacción química entre los c componentes del sistema, de forma tal que cualquier variación en la masa será producto de la reacción química. Entonces el cambio de la masa m_γ de la componente γ durante el intervalo de tiempo dt se puede escribir como:

$$dm_\gamma = \nu_\gamma M_\gamma d\xi \quad (3.1)$$

donde M_γ es la masa molar de la componente γ y ν_γ es el coeficiente estequiométrico en la reacción química (positivo cuando la componente γ aparece a la derecha de la reacción química, negativo cuando aparece a la izquierda). ξ es el grado de avance o extensión de la reacción.

La masa total del sistema está dada por $m = \sum_\gamma m_\gamma$. Tomando la suma de (3.1) sobre γ , el principio de conservación de la masa para un sistema cerrado se puede expresar como:

$$dm = \left(\sum_\gamma \nu_\gamma M_\gamma \right) d\xi = 0 \quad (3.2)$$

En un sistema abierto, podemos dividir el cambio de masa de la componente γ en una parte externa $d_e m_\gamma$, debido a cambios de masa con el exterior, y una parte interna $d_i m_\gamma$ debido a cambios al interior del sistema.

$$dm_\gamma = d_e m_\gamma + d_i m_\gamma \quad (3.3)$$

Como $d_i m_\gamma = (\sum_\gamma \nu_\gamma M_\gamma) d\xi = 0$ obtenemos que el cambio total de masa es:

$$dm = d_e m \quad (3.4)$$

Esta relación indica que el cambio en la masa total para sistemas abiertos es igual a la cantidad de masa intercambiada con el exterior.

3.3 Conservación de la Energía en Sistemas Cerrados y Abiertos

El principio de la conservación de la energía, dice que la energía total contenida en un volumen arbitrario V de un sistema puede cambiar sólo si existe energía que fluye hacia el interior o sale del volumen considerado a través de la superficie que lo rodea. Esto puede ser expresado simbólicamente como

$$dE = d_e E_\gamma \quad d_i E = 0 \quad (3.5)$$

En un sistema cerrado la energía obtenida a partir del exterior durante un intervalo de tiempo dt es igual a la suma del flujo de calor

dQ más el trabajo mecánico dW donde $dW = -pdV$; si la presión p es normal a la superficie del volumen V del sistema. De esta forma la ecuación (3.5) toma la forma

$$dE = dQ - pdV \quad (3.6)$$

Cuando aplicamos la fórmula (3.6) a sistemas abiertos, debemos tomar en cuenta el intercambio no sólo de calor sino también de energía asociada con el intercambio de masa con el exterior, entonces en lugar de (3.6) escribimos

$$dE = d\Phi - pdV \quad (3.7)$$

Esta fórmula posee la forma general de (3.6), pero en lugar de tener únicamente la transferencia de calor de (3.6), ahora tenemos un flujo de energía $d\Phi$ debido a la transferencia de calor y al intercambio de masa con el exterior.

3.4 Producción de Entropía

3.4.1 Procesos Reversibles e Irreversibles

Consideremos una serie de ecuaciones que describan ciertos procesos físicos dependientes del tiempo. Si estas ecuaciones resultan invariantes bajo inversiones en el tiempo, entonces se dice que los procesos son reversibles; en cambio, si las ecuaciones no son invariantes bajo inversiones en el tiempo, los procesos son irreversibles.

3.4.2 Entropía

La segunda ley de la termodinámica postula una función de estado llamada entropía. Ésta establece que

$$\frac{dS}{dt} \geq 0 \quad (3.8)$$

para sistemas cerrados.

Si ahora pensamos en sistemas abiertos, la variación de entropía será la suma de dos términos. Un flujo de entropía $d_e S$ debido a

las interacciones con el exterior (cambios de masa y/o energía) y una producción de entropía $d_i S$ debida a la contribución de los cambios a interior del sistema.

$$dS = d_e S + d_i S \quad (3.9)$$

donde el incremento de entropía $d_i S$ debido a procesos internos, nunca es negativo; es cero cuando el sistema lleva a cabo procesos reversibles y es positivo cuando los procesos llevados a cabo por el sistema son irreversibles

$$d_i S = 0, \quad \text{procesos reversibles,} \quad (3.10)$$

$$d_i S > 0, \quad \text{procesos irreversibles.} \quad (3.11)$$

Para sistemas aislados, no existe flujo de entropía del exterior, así que (3.9) y (3.11) se reducen a:

$$dS = d_i S \geq 0 \quad (3.12)$$

lo cual es equivalente al postulado clásico de la termodinámica, que dice que la entropía nunca puede decrecer. Incluso si el sistema es abierto o no-aislado $d_i S$ describirá todos aquellos procesos (irreversibles) que continuarán efectuándose aún en ausencia del término de flujo $d_e S$. Entonces la forma extendida de la segunda ley de la termodinámica se escribe como

$$\frac{d_i S}{dt} \geq 0 \quad (3.13)$$

Como ejemplo consideremos un sistema como el que se muestra en la figura. Supongamos que como condición inicial una caja esté llena con partículas que interactúan. Finalmente, con la ayuda de un pistón hacemos que las partículas interactúen únicamente en la mitad del volumen de la caja manteniendo la temperatura constante. Para mantener la temperatura constante permitimos que haya un flujo de calor hacia el exterior del sistema. La entropía interna del primer sistema será mayor que la entropía interna del segundo sistema, es decir la entropía interna del sistema disminuye al final del proceso

Las cantidades μ_γ son los potenciales químicos y están definidos como:

$$\mu_\gamma = -T \left(\frac{\partial S}{\partial n_\gamma} \right)_{EVn'_\gamma} \quad (3.16)$$

donde n'_γ denota que todos los números de mol con excepción de n_γ se mantienen constantes al tomar la diferencial.

La fórmula (3.15) se debe a Gibbs y juega un papel fundamental en la evaluación de la producción de entropía.

3.4.4 Producción de Entropía en Sistemas Continuos

Hasta ahora, hemos considerado únicamente sistemas en los que se considera un número finito de “regiones homogéneas”. Las variables de estado intensivas tienen el mismo valor en cada región homogénea, pero distinto valor con respecto a otras regiones. Como resultado, las propiedades intensivas son discontinuas en la frontera de cada región homogénea. En esta sección estudiaremos sistemas en los cuales las variables de estado intensivas no son sólo funciones del tiempo, sino funciones continuas de las coordenadas espaciales. A estos sistemas se les llama sistemas continuos. Por ejemplo, una barra de metal calentada por un extremo y a la vez enfriada por el otro extremo es un sistema continuo.

La conservación de la masa en sistemas continuos se expresa por la ecuación de continuidad para la densidad ρ

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = -\text{div} \rho \vec{\omega}, \quad (3.17)$$

donde $\vec{\omega}$ es la velocidad macroscópica del elemento de masa. La ecuación (3.17) dice que la masa total en cualquier elemento de volumen del sistema puede cambiar únicamente si existe un flujo de materia hacia afuera (o hacia adentro) del elemento de volumen.

En general, el cambio local de una cantidad física se debe no sólo a la divergencia de la corriente a la cual está asociada, sino también a un término “fuente”, que debe ser tomado en cuenta. Estableciendo una ecuación para cualquier variable con propiedades

de una “densidad” generalizada, es decir una variable extensiva por unidad de volumen, por ejemplo la entropía s por unidad de volumen. s_v , la ecuación de balance será

$$\frac{\partial s_v}{\partial t} = -\text{div } \vec{\phi} + \sigma, \quad (3.18)$$

donde $\vec{\phi}$ es el flujo de entropía y σ es la producción de entropía por unidad de volumen y unidad de tiempo. Esta ecuación es la extensión de (3.9) para sistemas continuos, y en lugar de (3.10) y (3.11) postulamos

$$\sigma = 0, \quad \text{procesos reversibles}, \quad (3.19)$$

$$\sigma > 0, \quad \text{procesos irreversibles}. \quad (3.20)$$

3.5 Producción de Entropía y Procesos Irreversibles

Entre los procesos irreversibles más comunes que contribuyen a la producción interna de entropía $d_i S$ están las reacciones químicas, la conducción de calor, difusión, etc. Para cada uno de estos fenómenos se puede definir un flujo interno J_k , el cual esencialmente denota la tasa de cambio de los procesos irreversibles, y una fuerza X_k , relacionada con la forma de mantener las condiciones de no-equilibrio; entonces la producción de entropía puede ser escrita como una suma de productos de fuerzas generalizadas más las razones o tasas correspondientes (o “flujos” generalizados) de los procesos irreversibles:

$$\frac{d_i S}{dt} = \sum_k J_k X_k > 0 \quad (3.21)$$

Hemos adoptado la notación en la que denotamos las fuerzas generalizadas como X_k y los flujos generalizados como J_k . Con esta notación tenemos que por ejemplo, la producción de entropía debida a una reacción química se escribe como

$$\frac{d_i S}{dt} = J_q X_q \quad \text{con} \quad J_q = v, \quad X_q = \frac{A}{T} \quad (3.22)$$

donde v es la velocidad o tasa de reacción química y A es la afinidad de la reacción química.

En general los flujos J_k son funciones complicadas de las fuerzas; pero cuando la relación entre los flujos y las fuerzas es lineal la situación se vuelve bastante sencilla

$$J_k = \sum_l^l L_{kl} X_l \quad (3.23)$$

en la cual L_{kl} denota el conjunto de coeficientes fenomenológicos. Esto es lo que sucede cerca del equilibrio, donde además $L_{kl} = L_{lk}$ como lo dicen las relaciones de reciprocidad de Onsager donde la propiedad principal de la reversibilidad microscópica consiste en la invarianza de todas las ecuaciones mecánicas de movimiento de las partículas individuales con respecto a la transformación $t \rightarrow -t$.

3.6 Estados estacionarios de no-equilibrio

3.6.1 Significado termodinámico de los estados estacionarios de no-equilibrio

Un estado estacionario no debe confundirse con aquel estado en el que la producción de entropía es cero (estado de equilibrio). Un estado estacionario es aquel que se caracteriza por un principio extremal que establece que en el estado estacionario, la producción de entropía posee un valor mínimo compatible con algunas condiciones auxiliares dependientes del sistema especificado.

En un estado estacionario todas las variables de estado son independientes del tiempo incluyendo la entropía. Es entonces claro que en el estado estacionario una producción de entropía positiva tiene que ser compensada con un flujo externo de entropía de forma tal que la variación total de la entropía en el tiempo es cero:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt} = 0 \quad (3.24)$$

pero como

$$\frac{d_i S}{dt} > 0 \quad (3.25)$$

necesariamente

$$\frac{d_e S}{dt} = -\frac{d_i S}{dt} < 0 \quad (3.26)$$

Los estados estacionarios de no-equilibrio, no pueden ocurrir en sistemas cerrados pues el flujo de entropía necesariamente debe mantener el estado estacionario.

3.7 Termodinámica de procesos irreversibles para interacciones no lineales

El propósito fundamental de la termodinámica clásica irreversibles consiste en la evaluación de la producción de entropía y el flujo de entropía empezando con la fórmula de Gibbs (3.15). La interpretación física de esta fórmula consiste en que (incluso fuera del equilibrio) la entropía depende de las mismas variables de las que depende en equilibrio. Esto es cierto únicamente para regiones no muy alejadas del equilibrio.

3.7.1 Variación de la producción de entropía

Primero que nada asumiremos que para la producción de entropía por unidad de tiempo, la notación es:

$$\mathcal{P} = \frac{d_i S}{dt}, \quad (3.27)$$

entonces la producción de entropía está dada por

$$\mathcal{P} = \frac{d_i S}{dt} = \sum_k J_k X_k \geq 0 \quad (3.28)$$

Si descomponemos el cambio en el tiempo de $d\mathcal{P}$ en dos partes; una relacionada con el cambio en las fuerzas y la otra relacionada con el cambio en los flujos, tenemos

$$d\mathcal{P} = d_X \mathcal{P} + d_J \mathcal{P} = \sum_k J_k dX_k + \sum_k X_k dJ_k, \quad (3.29)$$

y se puede probar que [Prigogine,1967]: -

En todo el dominio de validez de la termodinámica de procesos irreversibles, la contribución del cambio de las fuerzas en el tiempo a la producción de entropía es negativo o cero, es decir

$$d_X \mathcal{P} \leq 0 \quad (3.30)$$

esta ecuación es válida, siempre y cuando las condiciones de frontera sean independientes del tiempo. Esta ecuación expresa el resultado más general obtenido hasta ahora en la termodinámica de procesos irreversibles.

Las ecuaciones (3.24), (3.25), (3.26) y (3.30) son resultados que serán utilizados en el modelo que presentamos en esta tesis.

Capítulo 4

Aplicabilidad de la Termodinámica fuera de Equilibrio a los Ecosistemas

4.1 Introducción

Ahora que ya tenemos una base teórica tanto de estabilidad como de termodinámica irreversible, podemos ubicar a los ecosistemas, dentro de un marco teórico basado en estos criterios.

La teoría de termodinámica fuera de equilibrio aplicada a la estabilidad de los ecosistemas puede rendir grandes frutos pues las leyes de la termodinámica son las leyes más generales y funcionan a todos niveles de forma similar, en el sentido de que éstas tienen su origen en simetrías de la naturaleza como invarianza temporal, invarianza bajo rotaciones, entre otras transformaciones de norma. No hay duda de que estas simetrías existen en todas las escalas y por consecuencia las leyes de la termodinámica son aplicables siempre y cuando uno sea cuidadoso al aplicarlas (por ejemplo, asegurando que el sistema esté en equilibrio). Por otro lado, cuando usamos las leyes de la termodinámica en el estudio de un sistema complejo, el número de variables usadas para describir al sistema se ven reducidas a un número menor de variables efectivas. Finalmente, los estados estacionarios y de equilibrio puntual dentro de los ecosistemas, parecen tener gran similitud con los estados

estacionarios y transiciones de fase que aparecen en la termodinámica fuera de equilibrio.

Han habido numerosos intentos para encontrar una teoría plausible que explique a los ecosistemas. El primer intento basado en leyes físicas, fue realizado por Alfred J. Lotka (1922). Pero la primera vez que se quiso introducir la teoría de termodinámica fuera de equilibrio para la explicación de los ecosistemas fue en 1944 por Schrödinger [Schrödinger, 1944]. Schrödinger afirmó que los seres vivos están regidos por las leyes de la termodinámica y que tanto la estructura como los procesos biológicos son mantenidos por un continuo flujo interno de entropía negativa a expensas de un incremento de la entropía en el ambiente externo. Posteriormente Prigogine encontró enormes similitudes entre los seres vivos y los estados estacionarios y de equilibrio que se dan en termodinámica fuera de equilibrio [Prigogine, 1967]. En 1994 Schneider y Kay describieron por primera vez características de los ecosistemas, basándose en varios aspectos de la termodinámica fuera de equilibrio [Schneider, E., Kay, J., 1994]. Finalmente en 2005, Michaelian [Michaelian, 2005] realizó por primera vez una descripción cuantitativa, basada en la teoría de termodinámica fuera de equilibrio de la dinámica de los ecosistemas. En esta tesis tomaremos el trabajo de Michaelian como base para explicar la dinámica de los ecosistemas. Ampliaremos el modelo e investigaremos qué tan sensibles son los ecosistemas a perturbaciones externas.

4.2 Modelo Teórico

La hipótesis general en este trabajo consiste en suponer que un ecosistema es un sistema termodinámico abierto y fuera de equilibrio, sobre el cual hay condiciones de frontera consideradas como constantes durante ciertos intervalos de tiempo. Supondremos también que los principios de la termodinámica fuera de equilibrio pueden aplicarse a este sistema.

Consideramos que los individuos de las especies son centros de producción e intercambio de entropía, y como suponemos condiciones a la frontera constantes, la termodinámica fuera de equilibrio nos dice que este sistema llegará a un estado estacionario en el cual la entropía

total será constante. Bajo estas condiciones a la frontera, cualquier respuesta del ecosistema a alguna perturbación (inducida interna o externamente) debe respetar los siguientes principios de la termodinámica irreversible:

1. La producción interna de entropía debe ser positiva definida,

$$\frac{d_i S}{dt} > 0, \quad (4.1)$$

y

2. como las condiciones a la frontera son independientes del tiempo el cambio de la producción de entropía debido a cambios en las fuerzas generalizados (las poblaciones) debe ser negativa definida

$$\frac{d_X \mathcal{P}}{dt} < 0, \quad (4.2)$$

con

$$\mathcal{P} = \frac{d_i S}{dt}. \quad (4.3)$$

Estos principios limitan las posibles respuestas de un ecosistema a perturbaciones, dando lugar a predicciones cuantitativas de las relaciones de las tasas de cambio de las poblaciones que componen el ecosistema.

El marco formal de la termodinámica irreversible para tratar los ecosistemas fue considerado en detalle en el artículo “Thermodynamic Stability of Ecosystems” [Michaelian, 2005].

El cambio total de la entropía dentro un ecosistema, puede ser escrito como:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt}, \quad (4.4)$$

donde los subíndices “e” e “i” se refieren a cambios en la producción y flujo de entropía debido a flujos “externos” y producción “interna” respectivamente.

Por otro lado como estamos suponiendo que las condiciones a la frontera son constantes y las ecuaciones (4.1) y (4.2) se cumplen, e

cambio en la entropía total del sistema será igual a cero al llegar a un estado estacionario estable

$$\frac{d_i S}{dt} + \frac{d_e S}{dt} = 0, \quad (4.5)$$

y como la producción interna de entropía del sistema siempre es positiva, el flujo externo de entropía está dado por:

$$\frac{d_e S}{dt} = -\frac{d_i S}{dt}, \quad (4.6)$$

En los procesos irreversibles definimos un flujo interno J_k , el cual denota la tasa de cambio de los procesos irreversibles, y una fuerza X_k , relacionada con la forma de mantener las condiciones de no-equilibrio. La producción de entropía en un sistema se escribe como una suma de productos de fuerzas generalizadas más las razones o tasas correspondientes (o “flujos” generalizados) de los procesos irreversibles:

$$\frac{d_i S}{dt} = \sum_k J_k X_k > 0. \quad (4.7)$$

En el marco de los ecosistemas las poblaciones representan las fuerzas generalizadas. Los flujos generalizados están representados por el flujo e intercambio de entropía con el medio ambiente externo.

El ecosistema modelo que presentamos es un modelo simple y poco realista, pero bastante ilustrativo. El ecosistema está formado por tres poblaciones que incluyen términos de interacción de hasta tres cuerpos. Dos de las poblaciones p_1 y p_2 se consideran variables, mientras que la tercera p_3 permanece constante y representa las condiciones a la frontera, que como hemos mencionado permanecen constantes en el ecosistema. Esto último lo hacemos para asegurarnos de que las condiciones de la teoría de termodinámica fuera de equilibrio sean satisfechas y se pueda llegar a un estado estacionario termodinámico. La implicación física de mantener p_3 fija, es establecer la constancia del organismo productor (por ejemplo las algas que realizan fotosíntesis en el agua, el pasto y forraje en un prado, o en general, la cantidad de nutrientes que se introducen en un ecosistema).

Al asumir que un ecosistema es un sistema termodinámico abierto con condiciones a la frontera constante, suponemos que el ecosistema

recibe un flujo de entropía constante proveniente de los organismos primarios del ecosistema. Estos organismos utilizan la luz del Sol para producir energía utilizable por medio de la fotosíntesis. Cuando fijamos p_3 fijamos las condiciones a la frontera constantes sobre el ecosistema pues el hecho de mantener un flujo de nutrientes constante producido por el organismo primario del ecosistema, es equivalente a fijar las condiciones a la frontera. Fijar una población representante del organismo productor en el modelo, es más simple de implementar que considerar todos los flujos que mantienen las condiciones a la frontera del ecosistema constantes (flujo de luz, agua, masa, etc.). Es una gran simplificación, sin embargo, no afecta los resultados generales de la teoría.

La entropía total introducida o expelida del ecosistema debido a procesos irreversibles de un cuerpo puede ser escrita como:

$$\frac{d_e S}{dt} = \sum_{\gamma=1}^n p_\gamma \Gamma_\gamma^e, \quad (4.8)$$

donde la suma se toma sobre las n especies del ecosistema, la p_γ es la población de las especies γ y Γ_γ^e representa la tasa de cambio o flujo de entropía con el medio externo por individuo de la especie γ por unidad de tiempo como resultado del flujo de energía, masa o calor. Por ejemplo, la energía por individuo por unidad de tiempo introducida en el ecosistema debido a la fotosíntesis está dada por de_γ , el calor transportado al ambiente por individuo por unidad de tiempo es dq_γ y las componentes de masa (digamos por ejemplo los nutrientes de una comunidad) del tipo α tomadas o expelidas por las especies γ , son las $dn_{\gamma\alpha}$ con potencial químico $\mu_{\gamma\alpha}$. Entonces el flujo e intercambio de entropía con el medio ambiente por individuo estará dado por

$$\Gamma_\gamma^e = \frac{1}{T} \frac{de_\gamma + dq_\gamma}{dt} - \frac{1}{T} \sum_{\alpha} \mu_{\gamma\alpha} \frac{dn_{\gamma\alpha}}{dt}, \quad (4.9)$$

La temperatura T de los individuos se supone como aproximadamente constante para el ecosistema [Gallucci, 1973].

Similarmente la producción interna de entropía, incluyendo la producción interna por individuo y el intercambio de entropía entre los

individuos de las especies puede ser escrito como:

$$\frac{d_i S}{dt} = \sum_{\gamma=1}^n p_{\gamma} \left[\Gamma_{\gamma}^i + \sum_{\gamma'=1}^n p_{\gamma'} \Gamma_{\gamma\gamma'} + \sum_{\gamma'\gamma''=1}^n p_{\gamma'} p_{\gamma''} \Gamma_{\gamma\gamma'\gamma''} + O(4) \right] > 0, \quad (4.10)$$

donde

- Γ_{γ}^i representa la producción de entropía debida a procesos irreversibles de un cuerpo que ocurren al interior del individuo (por ejemplo: fotosíntesis, respiración, evapotranspiración, metabolismo, etc.).
- $\Gamma_{\gamma\gamma'}$ representa la producción e intercambio de entropía debida a procesos irreversibles de dos cuerpos, es decir, entre dos individuos (por ejemplo: interacciones depredador-presa, competencia, simbiosis, mutualismo, etc.).
- $\Gamma_{\gamma\gamma'\gamma''}$ representa la producción e intercambio de entropía debida a procesos irreversibles de tres cuerpos.
- $O(4)$ y términos de mayor grado representan la producción e intercambio de entropía debido a procesos de 4 y más cuerpos (por ejemplo, aquellos procesos necesarios para el funcionamiento de las sociedades).

En este caso, los flujos generalizados están dados por las poblaciones, y los flujos generalizados por los flujos de entropía, es decir,

$$X_{\gamma} = p_{\gamma} \quad (4.11)$$

y

$$J_{\gamma} = \left[\Gamma_{\gamma}^i + \sum_{\gamma'=1}^n p_{\gamma'} \Gamma_{\gamma\gamma'} + \sum_{\gamma'\gamma''=1}^n p_{\gamma'} p_{\gamma''} \Gamma_{\gamma\gamma'\gamma''} + O(4) \right] \quad (4.12)$$

El último resultado que requerimos de la termodinámica no-lineal es un resultado conocido como *criterio general evolutivo* [Prigogine, 1967] expresado en la ecuación (4.2). Este criterio establece que el cambio de la producción de entropía debido a cambios en las fuerzas generalizadas (las poblaciones), debe de ser negativo definido para sistemas con condiciones a la frontera constantes, o sea,

$$\frac{d_X \mathcal{P}}{dt} = \sum_{\gamma} dp_{\gamma} \left[\Gamma_{\gamma}^i + \sum_{\gamma'} p_{\gamma'} \Gamma_{\gamma\gamma'} + \sum_{\gamma'\gamma''} p_{\gamma'} p_{\gamma''} \Gamma_{\gamma\gamma'\gamma''} + O(4) \right] < 0 \quad (4.13)$$

La dinámica del ecosistema puede ser determinada ahora a partir de las ecuaciones (4.10) y (4.13) una vez especificadas las Γ s. Las Γ s representan la producción y flujo de entropía entre los individuos de las especies y entre los individuos con su medio ambiente. Éstas han sido definidas en la ecuación (4.9) para interacciones de un cuerpo. Podemos escribir una expresión similar para las $\Gamma_{\gamma\gamma'}$, etc. representando la producción e intercambio de entropía entre los individuos de las especies γ y γ' en términos de energía, calor y masa generada e intercambiada debido a la interacción de dos cuerpos.

Determinar las Γ s para un ecosistema real requiere la obtención de los flujos de energía, calor y masa entre los individuos de las especies participantes y entre los individuos y el medio ambiente externo. Debido a la carencia de datos experimentales para estos flujos generamos los coeficientes Γ para el ecosistema modelo utilizando un algoritmo genético que respete los criterios termodinámicos.

Una vez determinada la dinámica del ecosistema, las ecuaciones (4.10) y (4.13) con un juego de Γ s específico, nos conducen a dinámicas poblacionales de atractores cíclicos o de punto.

Ya obtenidos los atractores (de ciclo o de punto), perturbamos el ecosistema disminuyendo o aumentando el número de individuos en una o más poblaciones a lo largo de la trayectoria de su dinámica poblacional, y observamos cuáles son los resultados de éstas perturbaciones.

Capítulo 5

Algoritmos Genéticos

Una vez establecido el formalismo con el cual vamos a trabajar, tenemos que decir cómo vamos a encontrar los coeficientes de intercambio y producción de entropía que puedan ser representantes de ecosistemas en la naturaleza. Creemos que una buena forma de establecer estos valores de los coeficientes de interacción es utilizando un algoritmo genético que respete los criterios termodinámicos. A continuación presentaremos las bases de como se constuyen éstos y su realación con el formalismo presentado en el capítulo anterior.

Los algoritmos genéticos son métodos utilizados para la resolución de problemas de búsqueda y optimización global [Goldberg, 1989] que aplican conceptos concernientes con la evolución biológica tales como la selección basada en la población, reproducción sexual y mutación. La mecánica de un algoritmo genético está basada primordialmente en reproducir líneas o cadenas de números al azar, intercambiar fracciones de éstas y evaluarlas con una función de aptitud o “fitness”.

Los algoritmos genéticos buscan encontrar una solución (x_i, \dots, x_n) tal que una función de aptitud o $F(x_i, \dots, x_n)$ sea máxima (o mínima). En el caso del modelo que estamos presentando la función de aptitud es una función de las variables Γ . En primer lugar se genera una población al azar de variables (x_i, \dots, x_n) que se ubica dentro de un rango específico para cada variable. En segundo lugar, se evalúa cada una de las soluciones y se le asigna una función de aptitud. Posteriormente se escoge de la población de soluciones aquellas que tengan una mayor “aptitud”, la cual determina las parejas para el proceso de

- Cruce o “Crossover”
- Mutación
- Evaluación de “fitness”

Después de la producción de la población al azar en la primera generación, seleccionamos las cadenas genéticas más aptas de la población para poder reproducirse.

La selección está basada en la función de aptitud. En nuestro modelo buscamos encontrar un ecosistema representativo de la naturaleza. Para esto es necesario hallar una función de aptitud consistente con los criterios termodinámicos sobre los cuales está basado el modelo. En particular, buscamos un sistema termodinámico que alcance un estado estacionario, por lo cual pedimos que:

$$\left(\frac{d_i S}{dt} + \frac{d_e S}{dt} \right) \rightarrow 0$$

y en segundo lugar buscamos que se cumpla que la producción interna de entropía sea positiva definida y grande, es decir

$$\frac{d_i S}{dt} \gg 0$$

Entonces, una función de aptitud razonable, que cumple con los requisitos antes impuestos y que proponemos para el modelo, es

$$F = \frac{d_i S/dt}{|d_i S/dt + d_e S/dt|}$$

Justo en el estado estacionario esta función diverge. Sin embargo, $d_i S/dt$ y $d_e S/dt$ son funciones de las variables Γ y la función de aptitud posee muchos máximos locales que representan juegos de Γ s. No nos interesa si esta función diverge, únicamente queremos obtener un juego de Γ s que corresponda a la vecindad de un máximo local de la función de aptitud.

Una vez fijada esta función, dejamos evolucionar las Γ s hasta que esta función sea máxima.

Generamos arbitrariamente veinte cadenas genéticas, y escogemos dentro de éstas las diez con mayor capacidad para satisfacer las condiciones que estamos buscando para los coeficientes de interacción. Una vez seleccionados los mejores individuos (juego de Γ s) de acuerdo a la función de aptitud, procedemos con el operador de reproducción.

La operación de cruce es un proceso en el cual dos individuos se combinan para generar uno o más nuevos individuos. Existen dos pasos en esta operación. El primer paso es escoger dos “progenitores” y el segundo es combinar las soluciones para producir de esta manera dos nuevos individuos.

La combinación se da por el cruce simple de la siguiente manera: se elige una posición entera k entre 1 y $l - 1$ donde l es la longitud de la cadena, a lo largo de ésta y se corta. Dos nuevas cadenas son creadas al intercambiar todos los caracteres entre las posiciones $k + 1$ y l . Es decir, todos los valores a la derecha del punto de corte en cada solución son intercambiadas. Por ejemplo, consideremos las cadenas A_1 y A_2 :

$$A_1 = 0111|01 \quad A_2 = 1101|10$$

Supongamos que al escoger un entero al azar entre 1 y 5, obtenemos $k = 4$ (como lo indica el símbolo separador $|$). El cruce resultante produce entonces dos nuevas cadenas A'_1 y A'_2 producto de una nueva generación.

$$A'_1 = 011110 \quad A'_2 = 110101$$

El operador de mutación modifica una sola solución. En un algoritmo genético común, la probabilidad de que ocurra una mutación es muy baja pero su función es muy importante pues intenta prevenir la convergencia prematura a una solución sub-óptima. La mutación consiste en la alteración ocasional del valor de una posición de la cadena genética. Por ejemplo, en el código binario ésto simplemente significa cambiar un 1 a un 0 ó viceversa. El número de valores cambiados durante la mutación y la magnitud del cambio puede ser ajustada por el usuario con el fin de controlar qué tan similar será la solución final a la solución encontrada antes de la mutación.

Una vez realizada la reproducción haciendo uso de los operadores de cruce y mutación, evaluamos la función de aptitud o fitness de nueva

cuenta, para luego seleccionar las cadenas genéticas más adecuadas para formar la siguiente generación.

Una vez obtenidos los coeficientes que cumplen con las condiciones termodinámicas impuestas (reflejadas en la función de aptitud que escogimos), evaluamos estos coeficientes en las ecuaciones (4.8), (4.10) y (4.2) del capítulo anterior. Observamos el comportamiento del ecosistema en el programa principal del modelo numérico y observamos si estos coeficientes cumplen con los requisitos necesarios para representar un ecosistema atractor estable.

Hay que aclarar que los ecosistemas con un juego dado de Γs , aunque respetan los criterios termodinámicos no siempre son viables a largo plazo. En ocasiones sólo existen por lapsos de tiempo cortos pues sus poblaciones eventualmente se extinguen. Por ejemplo, si inventamos un ecosistema seleccionando animales al azar de un zoológico, evidentemente el ecosistema existirá por un lapso de tiempo corto durante el cual necesariamente respetará los criterios de la termodinámica aunque no sea viable a largo plazo (es decir, el sistema nunca alcanza un estado estacionario). Los criterios termodinámicos en este trabajo sirven para definir la trayectoria de un ecosistema viable perturbado.

Entonces, si las poblaciones llegan a un atractor cíclico o a un atractor de punto fijo, entonces consideramos que los coeficientes (Γs) son aceptables para ser utilizados. En cambio, si los coeficientes no llegan a producir un ciclo estable o un punto fijo en el espacio poblacional, entonces realizamos una nueva búsqueda de coeficientes de interacción.

Capítulo 6

Discusión y Resultados

6.1 Modelo y Análisis Numérico

Para estudiar un ecosistema simple bajo las condiciones señaladas en los capítulos anteriores, recurrimos a un análisis numérico. Ya que, las ecuaciones utilizadas para modelar los ecosistemas son no lineales, y como es bien sabido, muy pocas ecuaciones no-lineales tienen resultados analíticos.

El modelo está constituido por tres especies de poblaciones p_1 , p_2 y p_3 que interactúan por medio de los coeficientes encontrados con el algoritmo genético mencionado en el capítulo anterior. Estos coeficientes especifican el intercambio y producción de entropía. Establecemos condiciones a la frontera constantes, y finalmente, determinamos la dinámica del ecosistema tomando en cuenta las condiciones termodinámicas

$$\frac{d_i S}{dt} > 0,$$

y

$$\frac{d_X \mathcal{P}}{dt} \leq 0.$$

Las funciones que se presentan a continuación son las funciones utilizadas en el modelo y representan los flujos generalizados hasta tercer orden en las interacciones.

$$f_1 = \Gamma_1 + p_1\Gamma_{11} + p_2\Gamma_{12} + p_3\Gamma_{13} + p_1^2\Gamma_{111} + p_2^2\Gamma_{122} + p_1p_2\Gamma_{112} \quad (6.1)$$

$$f_2 = \Gamma_2 + p_2\Gamma_{22} + p_1\Gamma_{21} + p_3\Gamma_{23} + p_2^2\Gamma_{222} + p_1^2\Gamma_{211} + p_2p_1\Gamma_{221} \quad (6.2)$$

$$f_3 = \Gamma_3 + p_3\Gamma_{33} + p_2\Gamma_{32} \quad (6.3)$$

como vimos en el Capítulo 4 de aplicabilidad de la termodinámica fuera de equilibrio a los ecosistemas las ecuaciones consideradas que restringen el comportamiento del ecosistema están dadas por

$$\frac{d_i S}{dt} = \sum_{\gamma} p_{\gamma} \left[\Gamma_{\gamma}^i + \sum_{\gamma'} p_{\gamma'} \Gamma_{\gamma\gamma'} + \sum_{\gamma'\gamma''} p_{\gamma'} p_{\gamma''} \Gamma_{\gamma\gamma'\gamma''} + O(4) \right] \geq 0 \quad (6.4)$$

$$\frac{d_e S}{dt} = \sum_{\gamma=1}^n p_{\gamma} \Gamma_{\gamma}^e \leq 0 \quad (6.5)$$

y

$$d_x \mathcal{P} = \sum_{\gamma} dp_{\gamma} \left[\Gamma_{\gamma}^i + \sum_{\gamma'} p_{\gamma'} \Gamma_{\gamma\gamma'} + \sum_{\gamma'\gamma''} p_{\gamma'} p_{\gamma''} \Gamma_{\gamma\gamma'\gamma''} + O(4) \right] < 0 \quad (6.6)$$

que dentro del modelo quedan como:

$$\frac{d_i S}{dt} = p_1 \cdot f_1 + p_2 \cdot f_2 + p_3 \cdot f_3 > 0 \quad (6.7)$$

$$\frac{d_e S}{dt} = p_1 \cdot \Gamma_1^e + p_2 \cdot \Gamma_2^e + p_3 \cdot \Gamma_3^e < 0 \quad (6.8)$$

y

$$d_X \mathcal{P} = dp_1 \cdot f_1 + dp_2 \cdot f_2 + dp_3 \cdot f_3 < 0 \quad (6.9)$$

en donde las Γ s fueron determinadas por la función de aptitud (ver Capítulo 5) la cual asegura que $\frac{d_i S}{dt} \simeq -\frac{d_e S}{dt}$ y que $\frac{d_i S}{dt}$ es positiva en el estado estacionario.

Para encontrar la dinámica poblacional buscada, primero fijamos condiciones iniciales y a la frontera. Establecemos las poblaciones iniciales p_1 y p_2 y mantenemos fija p_3 (que funcionará como las condiciones a la frontera constantes); esto último para asegurar que las condiciones de la teoría de termodinámica fuera de equilibrio sean satisfechas y se pueda llegar a un estado estacionario termodinámico.

La implicación física de mantener p_3 fija, es establecer la constancia del organismo productor (por ejemplo, las algas que realizan fotosíntesis en el agua, el pasto y forraje en un prado, o en general, la cantidad de nutrientes que se introducen en un ecosistema).

La afirmación de que las condiciones a la frontera en un ecosistema sean constantes no es representativa de todos los ecosistemas, pero sí de un número importante de ellos.

Iniciamos la dinámica de las poblaciones p_1 y p_2 induciendo pequeñas variaciones dp_1 y dp_2 en las poblaciones p_1 y p_2 , aceptando el juego de variaciones sólo si $\frac{d_i S}{dt} > 0$ y $\frac{d_x \mathcal{P}}{dt} \leq 0$, que sirvan para establecer la dinámica de las poblaciones bajo las restricciones de la termodinámica. También observamos la dinámica poblacional del sistema al cambiar p_3 (hacemos cambios en las condiciones a la frontera) en distintos momentos y con distintas perturbaciones dp_3 .

Asumimos que un ecosistema se “extingue” o es no viable cuando alguna de las poblaciones o ambas (p_1 y/o p_2) adquieren valores negativos en el espacio poblacional. El otro criterio para considerar la inviabilidad de un ecosistema es encontrar que la producción interna de entropía se vuelva negativa en algún momento a lo largo de la dinámica del ecosistema.

Otro punto que es importante aclarar, es que el flujo de entropía $d_e S/dt$ es constante a lo largo de toda la dinámica del ecosistema (ya sea el atractor de punto fijo o el atractor de ciclo) en todas nuestras gráficas. Esto se debe a que hemos asumido condiciones a la frontera constantes, lo cual implica que el flujo de entropía negativo proveniente del exterior es constante.

$\Gamma_1^e = 0.0780$	$\Gamma_2^e = 0.0392$	$\Gamma_3^e = -9.8602$
$\Gamma_1 = 7.0529$	$\Gamma_{112} = -0.00021001$	$\Gamma_{211} = -0.00034277$
$\Gamma_{11} = -0.047371$	$\Gamma_2 = 1.9151$	$\Gamma_{221} = 0.00036267$
$\Gamma_{12} = -0.030925$	$\Gamma_{22} = 0.008164$	$\Gamma_3 = 6.4525$
$\Gamma_{13} = 0.008164$	$\Gamma_{21} = -0.000236$	$\Gamma_{32} = -0.017443$
$\Gamma_{111} = 0.00031754$	$\Gamma_{23} = -0.003631$	$\Gamma_{33} = 0.006399$
$\Gamma_{122} = 0.00009732$	$\Gamma_{222} = 0.00033966$	

Tabla 6.1: Coeficientes de interacción para la producción y flujo de entropía del atractor de punto fijo.

6.2 Resultados y Discusión

6.2.1 Perturbaciones

A continuación presentaremos resultados correspondientes a la variación de las poblaciones p_1 y p_2 , respectivamente, en distintos puntos de la trayectoria de los ecosistemas para un atractor de punto y uno de ciclo.

La importancia de realizar estas perturbaciones es buscar entender y quizás predecir, el comportamiento de los ecosistemas cuando éstos son perturbados. De esta manera podremos tener una mejor idea de cómo mantener la estabilidad de los ecosistemas, obtener una percepción más clara de qué tan resistente a perturbaciones es un ecosistema en general, y encontrar la manera de fortalecer un ecosistema cuando éste ha sido perturbado sin hacer que colapse.

6.3 Atractor de punto

6.3.1 Condiciones iniciales distintas

A continuación se presentan los resultados para un ecosistema atractor de punto fijo con distintas poblaciones iniciales p_1 y p_2 y una población fija $p_3 = 2000$. Los valores de los coeficientes de interacción (Γ_γ^i , $\Gamma_{\gamma\gamma'}$, $\Gamma_{\gamma\gamma'\gamma''}$ y Γ_k^e) para el atractor de punto fijo son los que se muestran en la tabla (6.1), tanto para la producción interna de entropía como para el flujo de entropía con el exterior.

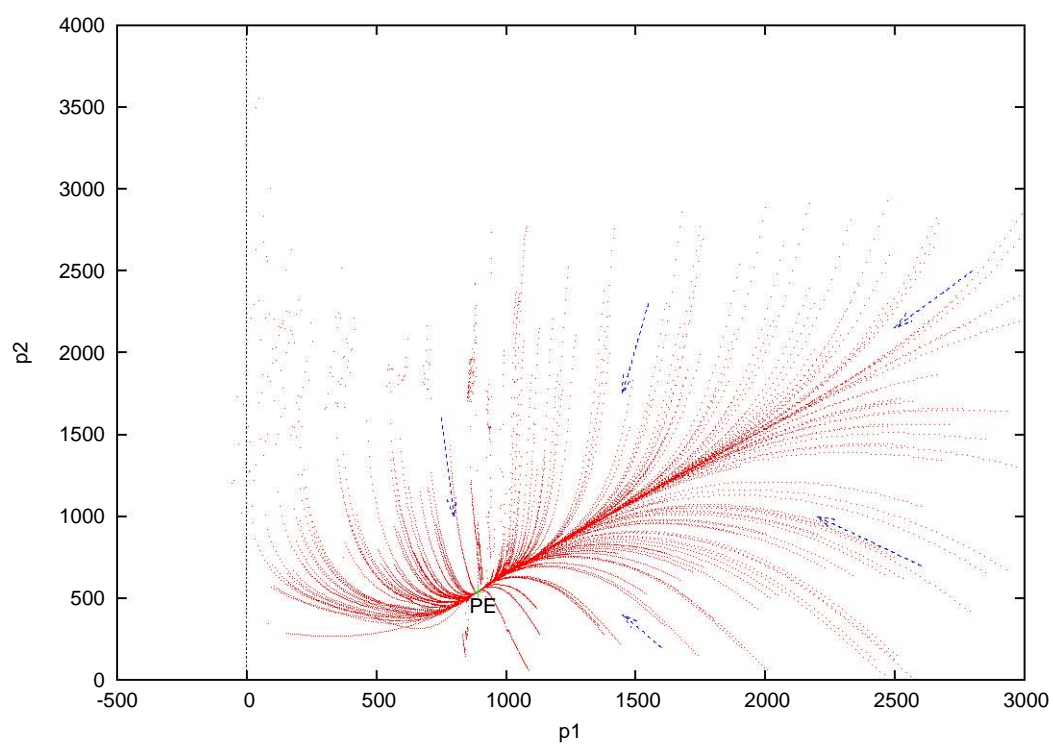


Figura 6.1: Dinámica de un ecosistema de punto fijo para 200 diferentes poblaciones iniciales p_1^0 y p_2^0 .

En la gráfica (6.1) se muestra la dinámica de un ecosistema de punto fijo para distintas poblaciones iniciales (doscientas). Podemos notar que a pesar de tener muchas poblaciones iniciales p_1^0 y p_2^0 distintas, la dinámica del ecosistema siempre nos conduce hacia el mismo punto fijo $((p_1, p_2) = (892, 540))$. Se puede observar que existe una franja en la esquina inferior izquierda de la gráfica donde hay un vacío; esto se debe a que la producción interna de entropía $\frac{d_i S}{dt}$ en esta franja se vuelve negativa, y un ecosistema con producción interna de entropía negativa no puede existir. Físicamente esto quiere decir que, aunque pueden existir ecosistemas con estas poblaciones iniciales en la naturaleza, su dinámica no les conduce a un estado estable (estacionario) y su permanencia es posible únicamente en el corto plazo.

Finalmente, existen diferentes condiciones iniciales para las cuales $d_i S/dt$ es positiva en todo momento pero las poblaciones se hacen negativas o “se extinguen”. Esto quiere decir que hay condiciones iniciales para las cuales la conservación y mantenimiento del ecosistema a largo plazo resulta imposible, a pesar de parecer viables en su inicio y a pesar de que la producción interna de entropía siempre permanece positiva.

En la figura (6.2) se muestra la producción interna y el flujo externo de entropía como función del tiempo o las iteraciones k para este atractor con 10 condiciones iniciales. La gráfica pequeña muestra una ampliación de la grande donde se aprecia claramente el valor al que convergen la producción y flujo de entropía. En este caso $\frac{d_i S}{dt} = -\frac{d_e S}{dt} = 19,600$ en el estado estacionario. La línea del valor negativo del flujo externo de entropía está representado por la línea más gruesa de la gráfica.

También existen condiciones iniciales para las cuales el ecosistema, al desarrollar su dinámica varían de manera que adquieren producción de entropía interna negativa, la cual, aunque no puede ser observada en la gráfica (el algoritmo no grafica estas soluciones) se puede deducir de la misma, pues se observa que en el eje del tiempo k varias trazas están cortados al alcanzar el valor $d_i S/dt = 0$. Esta variación de entropía interna negativa contradice la segunda ley de la termodinámica y por lo tanto estas condiciones iniciales para los ecosistemas no son viables y hacen que el sistema colapse.

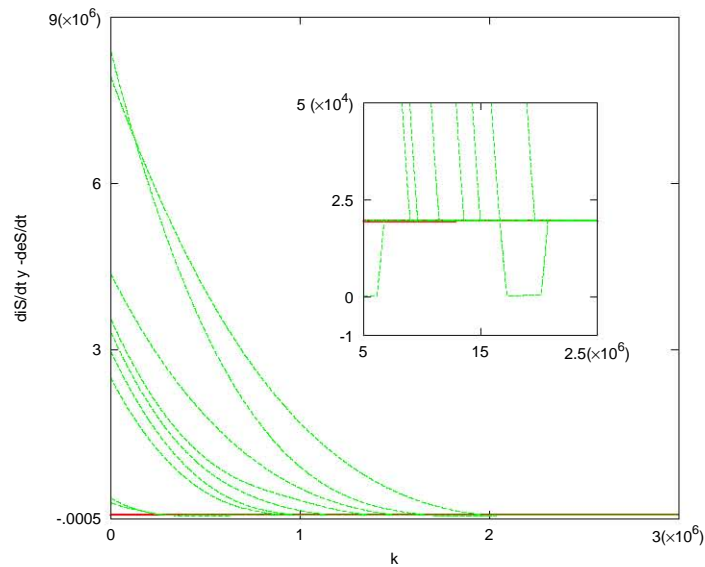


Figura 6.2: Producción y flujo de entropía $d_i S/dt$ y $-d_e S/dt$ negativa como función del tiempo k , para condiciones p_1, p_2 iniciales distintas en el atractor de punto fijo. La gráfica pequeña es una ampliación que muestra como $d_i S/dt$ iguala el valor negativo de $d_e S/dt$ en el estado estacionario.

En lo que sigue, las líneas correspondientes al valor negativo de flujo externo de entropía será más gruesa que las que corresponden a la producción interna de entropía. La finalidad de esto es lograr distinguir mejor la una de la otra, pues en general los valores finales de las dos coinciden exactamente.

6.3.2 Variación de p_1 y p_2

En esta sección presentaremos los resultados correspondientes a la variación de las poblaciones p_1 y p_2 , por perturbaciones a lo largo de la dinámica poblacional del ecosistema, cuando éste ha llegado a su estado estacionario.

Las poblaciones iniciales para este ecosistemas son $p_1^0 = 1000$, $p_2^0 = 3000$ y $p_3 = 2000$ donde p_3 se mantiene fija a lo largo de toda la dinámica poblacional del ecosistema.

Primero consideremos una perturbación de la población p_1 para el ecosistema hacia distintos valores de la misma a distintos tiempos. La

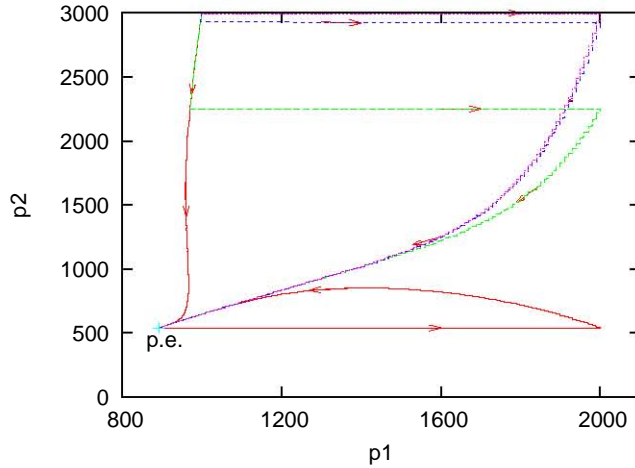


Figura 6.3: Dinámica de un ecosistema de punto fijo al realizar una perturbación hacia el valor $p_1 = 2000$ a tiempos $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$.

gráfica (6.3) corresponde a perturbaciones de la población p_1 (hacia $p_1 = 2000$) a lo largo de la trayectoria a distintos tiempos. Los valores de las perturbaciones ($dp_1 = p_1(k)_f - p_1(k)_i$) con respecto al tiempo en que se realizan son $dp_1 = 1108$ a $k = 5,000,000$, $dp_1 = 1029$ a $k = 500,000$, $dp_1 = 1003$ a $k = 50,000$ y $dp_1 = 1000$ a $k = 5000$ cuando llevamos a la población p_1 al valor de $p_1 = 2000$.

La gráfica (6.4) muestra el caso en el que la perturbación se realiza llevando a la población p_1 hacia el valor de $p_1 = 100$. Los valores de las perturbaciones correspondientes son: $dp_1 = 792$ a $k = 5,000,000$, $dp_1 = 871$ a $k = 500,000$, $dp_1 = 897$ a $k = 50,000$ y $dp_1 = 900$ a $k = 5000$.

En la gráfica de la figura (6.3) observamos un ecosistema resistente a perturbaciones grandes, pues a pesar de que realizamos varias de éstas (e incluso a pesar de que el ecosistema ha alcanzado su punto estacionario antes de realizar la perturbación correspondiente) el resultado final después de la perturbación es que el ecosistema regresa a su estado estacionario ($p_1 = 892$ y $p_2 = 540$). La gráfica (6.4) muestra valores

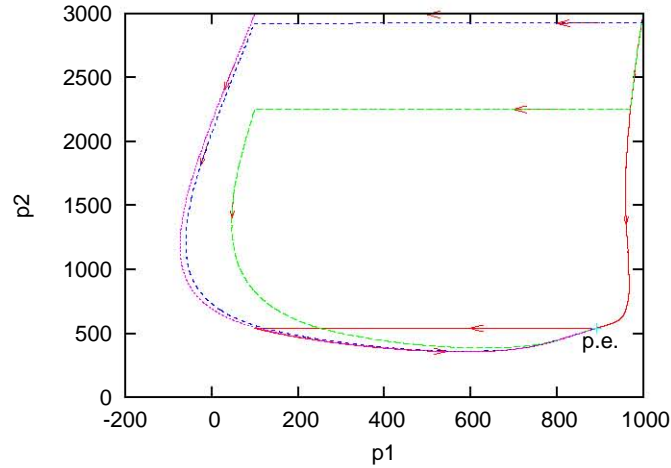


Figura 6.4: Dinámica de un ecosistema de punto fijo al realizar una perturbación hacia el valor $p_1 = 100$ a $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$.

de k para los cuales, el ecosistema colapsa; es decir, la población p_1 adquiere valores negativos y se aniquila ($k = 50,000$ y $k = 5,000$). Si los valores de k son mayores el ecosistema se conserva. Esto sugiere una relación entre el momento en que se realiza la perturbación y el posible colapso del sistema.

De los resultados anteriores podemos concluir que un ecosistema puede o no llegar a extinguirse con una misma perturbación, dependiendo del momento en que se realice ésta y del tamaño de la misma.

Los resultados de producción interna de entropía y flujo de entropía externa arrojados para este tipo de ecosistemas se presentan en las gráficas (6.5) y (6.6). En ambos casos observamos que independientemente del momento en el que se realice la perturbación, el sistema alcanza el mismo valor tanto para la producción de entropía interna como para el flujo externo de entropía ($\frac{d_i S}{dt} = -\frac{d_e S}{dt} = 19600$).

Ahora planteamos el mismo tipo de perturbación para la población p_2 a distintos tiempos. Las gráficas (6.7) y (6.8) corresponden a perturbaciones de la población p_2 hacia valores de $p_2 = 4000$ y $p_2 = 100$ individuos respectivamente para $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$. En el caso de la gráfica (6.7) las perturbaciones adquieren

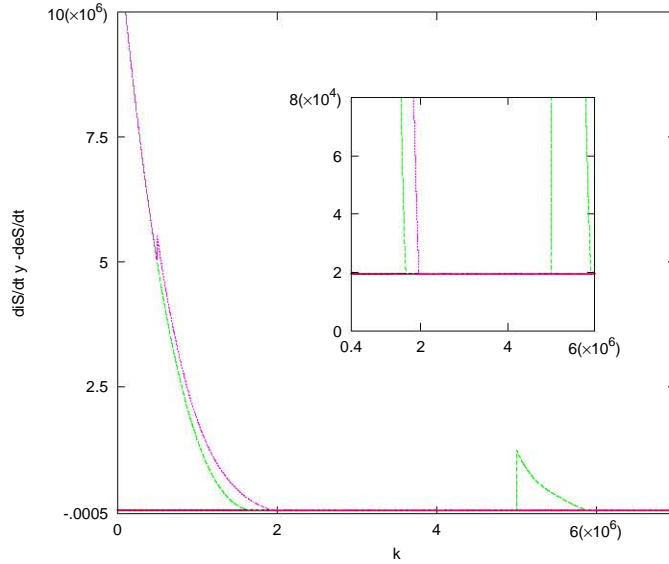


Figura 6.5: Dinámica de la producción y flujo de entropía para el ecosistema: de punto fijo al realizar una perturbación hacia el valor $p_1 = 2000$ a los tiempos $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$.

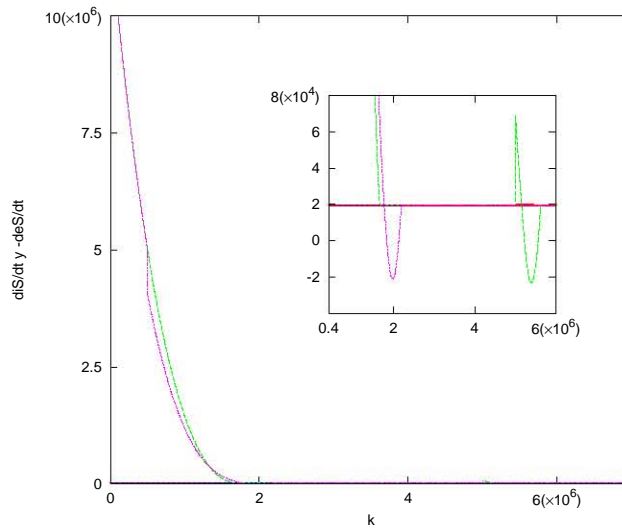


Figura 6.6: Dinámica de la producción y flujo de entropía para el ecosistema: de punto fijo al realizar una perturbación hacia el valor $p_1 = 100$ a los tiempos $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$.

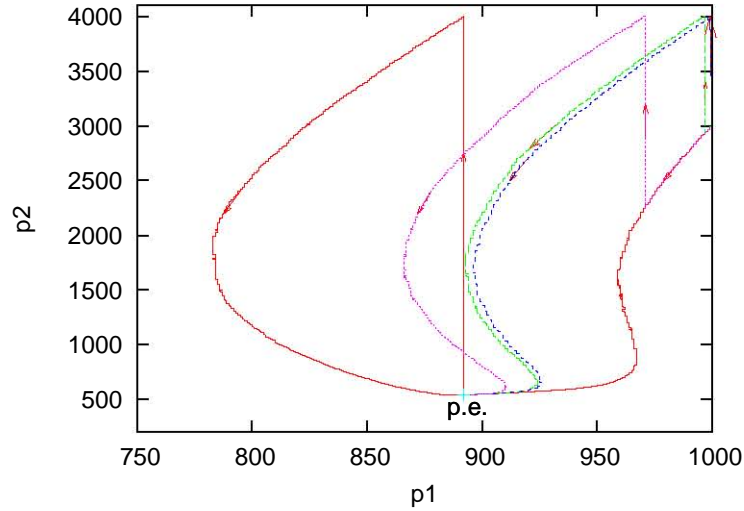


Figura 6.7: Dinámica del ecosistema de punto fijo al realizar una perturbación a la población p_2 hacia $p_2 = 4000$ a $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$.

valores de $dp_1(k = 5,000,000) = 3460$, $dp_1(k = 500,000) = 1750$, $dp_1(k = 50,000) = 1070$ y $dp_1(k = 5000) = 1010$. Para la gráfica (6.8) las perturbaciones son de $dp_1(k = 5,000,000) = 440$, $dp_1(k = 500,000) = 2150$, $dp_1(k = 50,000) = 2830$ y $dp_1(k = 5000) = 2890$.

En ambas gráficas (6.7 y 6.8) encontramos que el resultado después de la perturbación es que el ecosistema llega a su punto estacionario ($p_1 = 892$, $p_2 = 540$). Los resultados de producción y flujo de entropía se presentan en las gráficas (6.9) y (6.10). En las dos gráficas, observamos que independientemente del momento en el que se realice la perturbación la producción interna de entropía permanece positiva y el sistema siempre alcanza un mismo valor tanto para el flujo de entropía externa como para la producción de entropía interna con $\frac{d_i S}{dt} = -\frac{d_e S}{dt} = 19600$.

Los resultados obtenidos para el ecosistema atractor de punto cuando realizamos distintas perturbaciones en un mismo momento se presentan a continuación. La gráfica (6.11) muestra la dinámica del ecosistema con perturbaciones realizadas a $k = 500,000$ y a $k = 5000$ con

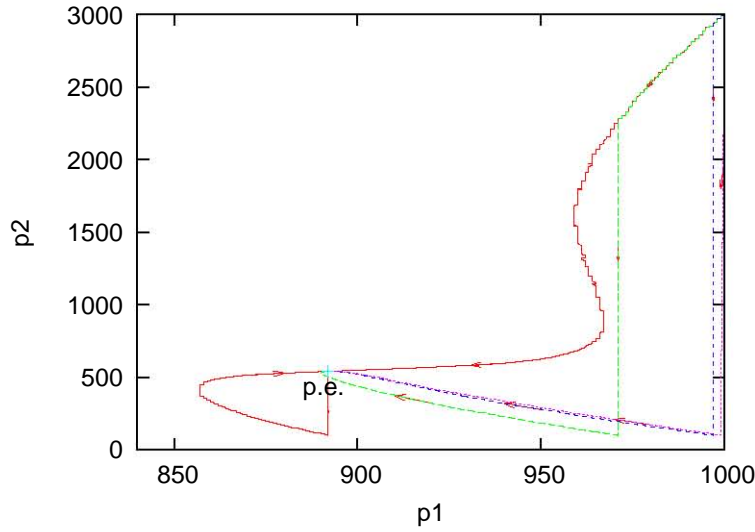


Figura 6.8: Dinámica del ecosistema de punto fijo al realizar una perturbación a la población p_2 hacia $p_2 = 100$ a $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$.

valores de $p_1 = 1500$, $p_1 = 500$ y $p_1 = 100$. Los valores de dp_1 para el caso en el que perturbamos a $k = 500,000$ son $dp_1 = 1029$, $dp_1 = 529$, $dp_1 = -471$ y $dp_1 = -871$. Para el caso en que perturbamos a $k = 5000$ los valores correspondientes son $dp_1 = 1000$, $dp_1 = 500$, $dp_1 = -500$ y $dp_1 = -900$.

Observemos que el ecosistema de la izquierda llega al mismo estado estacionario, sin importar el tamaño de la perturbación; sin embargo, la gráfica de la derecha, con las mismas perturbaciones, pero a un tiempo menor ($k = 5000$) se extingue (p_1 se vuelve negativo) cuando p_1 se perturba a $p_1 = 100$. Al reducir la población de p_1 a $p_1 = 100$ en una etapa temprana de la dinámica del ecosistema ($k = 5000$) es decir, cuando el ecosistema está lejos de su estado estacionario, el ecosistema se extingue. Sin embargo, la misma perturbación, realizada en una etapa posterior de la dinámica (cerca de su estado estacionario) no parece repercutir en la extinción del ecosistema. En la gráfica (6.12) observamos que el sistema alcanza un mismo valor tanto para el flujo de entropía externa como para la producción interna con $\frac{d_i S}{dt} = -\frac{d_e S}{dt} = 19600$, aunque en ambos casos existen perturbaciones

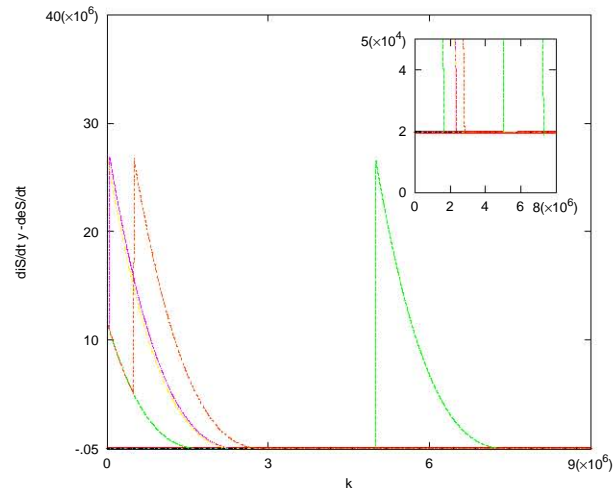


Figura 6.9: Dinámica de la producción y flujo de entropía para el ecosistema de punto fijo al realizar una perturbación a la población p_2 hacia $p_2 = 4000$, a $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$.

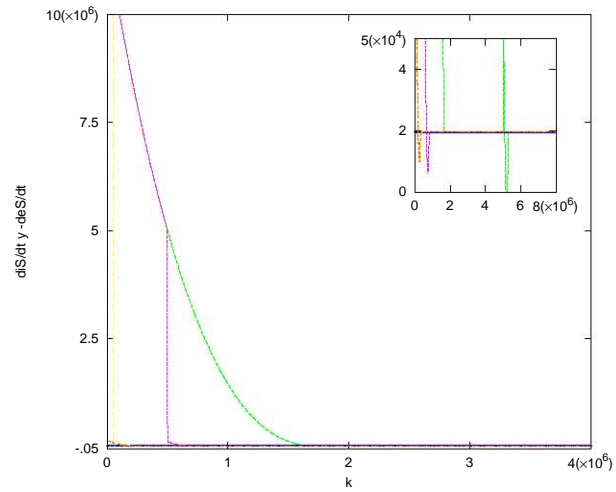


Figura 6.10: Dinámica de la producción y flujo de entropía para el ecosistema de punto fijo al realizar una perturbación a la población p_2 hacia el valor $p_2 = 100$, a $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$.

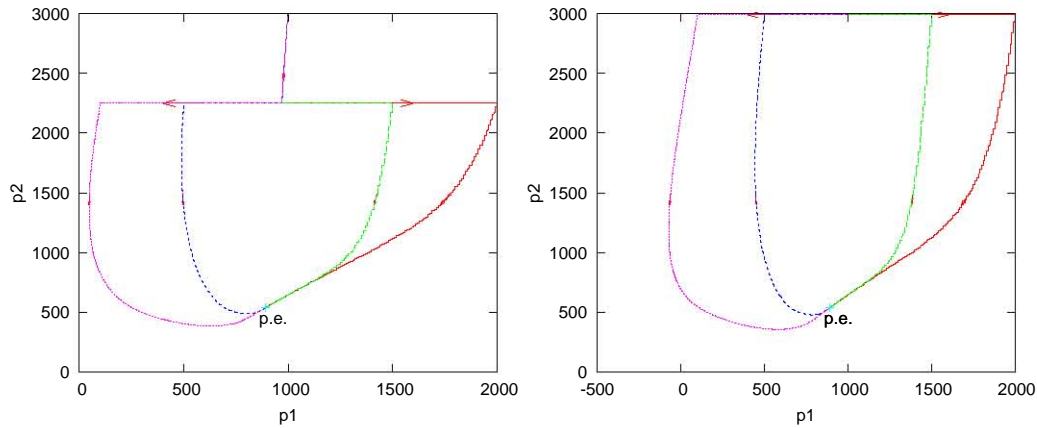


Figura 6.11: Dinámica del ecosistema de punto fijo al variar p_1 a $k = 500,000$ y a $k = 5000$, hacia valores de p_1 equivalentes a $p_1 = 2000$, $p_1 = 1500$, $p_1 = 500$ y $p_1 = 100$.

para las cuales la producción interna de entropía se vuelve negativa al realizar la perturbación, lo cual implica la no permanencia del ecosistema al realizar esta perturbación.

Los resultados arrojados por el sistema atractor de punto cuando realizamos distintas perturbaciones en un mismo momento para la población p_2 son los siguientes. En la gráfica (6.13) el ecosistema sufre perturbaciones de $dp_1 = 1750$, $dp_1 = -250$, $dp_1 = -1750$ y $dp_1 = -2150$ a $k = 500,000$. Para el caso en que perturbamos a $k = 5000$ los valores correspondientes son $dp_1 = 1010$, $dp_1 = -990$, $dp_1 = -2490$ y $dp_1 = -2890$. Los valores hacia los cuales perturbamos el ecosistema son $p_2 = 4000$, $p_2 = 2500$, $p_2 = 2000$, $p_2 = 1000$, $p_2 = 500$ y $p_2 = 100$ a tiempos $k = 500,000$ y $k = 5000$, respectivamente. Las gráficas (6.13) muestran que el ecosistema, sin importar el tamaño de la perturbación, llega al mismo punto estacionario. En lo que se refiere a la producción de entropía para de la gráfica (6.13), el sistema alcanza

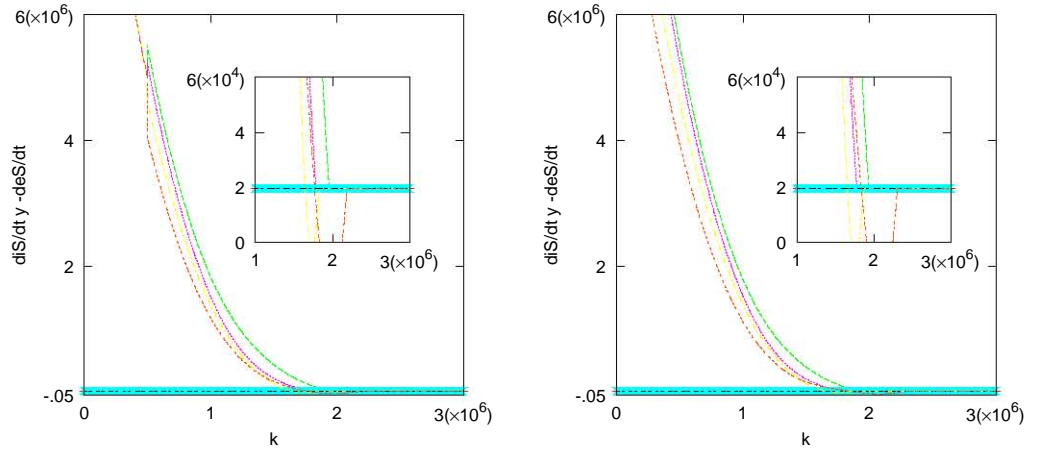


Figura 6.12: Dinámica de la producción y flujo de entropía para el ecosistema de punto fijo al variar p_1 a $k = 500,000$, y a $k = 5000$ hacia valores de p_1 equivalentes a $p_1 = 2000$, $p_1 = 1500$, $p_1 = 500$ y $p_1 = 100$ con rangos distintos en el eje “y”

un mismo valor tanto para el flujo de entropía externa como para la producción de entropía interna con $\frac{d_i S}{dt} = -\frac{d_e S}{dt} = 19600$ lo cual puede ser observado en la gráfica (6.14). En ambos casos las perturbaciones inflingidas sobre los ecosistemas no afectan el valor positivo definido de la producción de entropía en ningún momento.

6.4 Atractor de ciclo

6.4.1 Condiciones iniciales distintas

Consideremos ahora los resultados obtenidos para el ecosistema atractor de ciclo. Los valores de los coeficientes de interacción ($\Gamma_\gamma^i, \Gamma_{\gamma\gamma'}, \Gamma_{\gamma\gamma'\gamma''}$ y Γ_k^e) para el atractor de ciclo son los que se presentan en la tabla (6.2) para la producción de entropía interna y el flujo de entropía externa.

La gráfica (6.15) muestra la dinámica de las poblaciones p_1 y p_2 para veinticinco distintas poblaciones iniciales p_1^0 y p_2^0 , y una población fija $p_3 = 2000$.

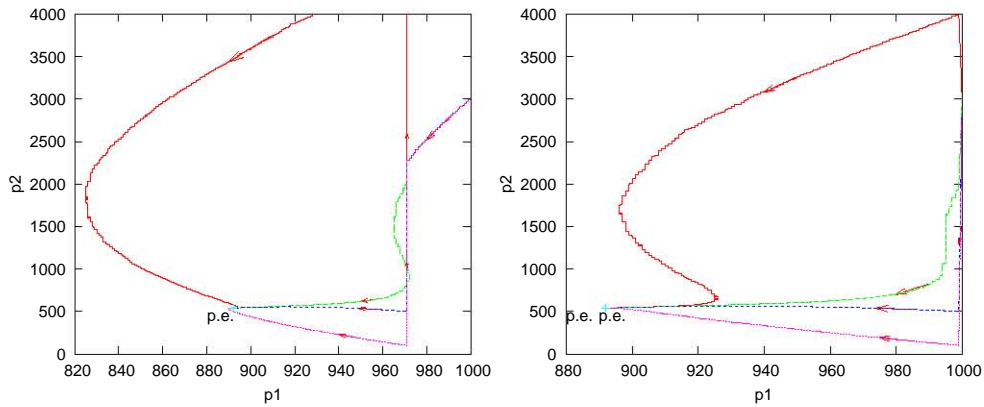


Figura 6.13: Dinámica del ecosistema de punto fijo al variar p_2 a $k = 500,000$ y $k = 5000$ hacia valores de p_2 equivalentes a $p_2 = 4000$, $p_2 = 2500$, $p_2 = 2000$, $p_2 = 1000$, $p_2 = 500$ y $p_2 = 100$.

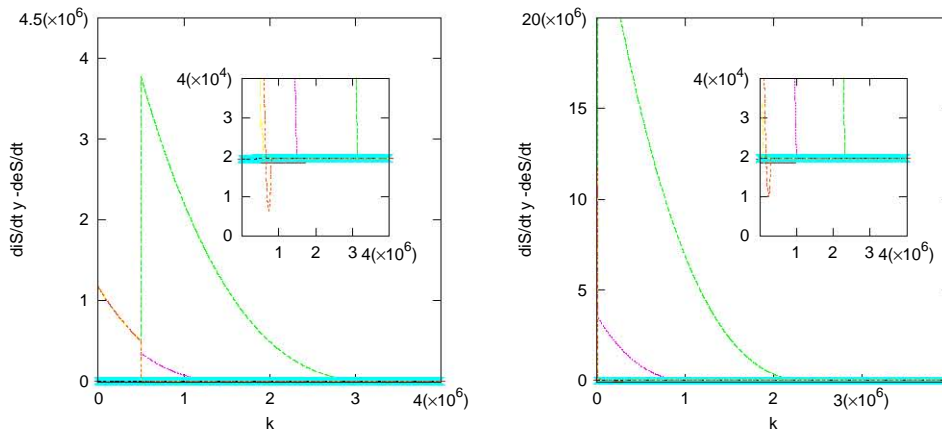


Figura 6.14: Dinámica de la producción y flujo de entropía para el ecosistema de punto fijo al variar p_2 a $k = 500,000$ y $k = 5000$ hacia valores de p_2 equivalentes a $p_2 = 4000$, $p_2 = 2500$, $p_2 = 2000$, $p_2 = 1000$, $p_2 = 500$ y $p_2 = 100$ respectivamente.

$\Gamma_1^e = 1.1721$	$\Gamma_2^e = 0.4710$	$\Gamma_3^e = -55.00$
$\Gamma_1 = 0.6277$	$\Gamma_{112} = -0.00014466$	$\Gamma_{211} = -0.00028569$
$\Gamma_{11} = -0.0161611$	$\Gamma_2 = 8.7874$	$\Gamma_{221} = 0.00028816$
$\Gamma_{12} = 0.037193$	$\Gamma_{22} = -0.048861$	$\Gamma_3 = 1.1884$
$\Gamma_{13} = 0.016171$	$\Gamma_{21} = 0.022214$	$\Gamma_{32} = 0.012619$
$\Gamma_{111} = 0.00044829$	$\Gamma_{23} = 0.000339$	$\Gamma_{33} = 0.020869$
$\Gamma_{122} = -0.00005742$	$\Gamma_{222} = -0.00000784$	

Tabla 6.2: Coeficientes de interacción para la producción y flujo de entropía del atractor de ciclo

Como en el caso del ecosistema de punto podemos observar que para la mayoría de las distintas poblaciones iniciales los ecosistemas convergen a un mismo ciclo, aunque también existen otras condiciones para las cuales las condiciones iniciales conducen a la extinción de las poblaciones, pues estas se vuelven negativas. Finalmente, también existe una franja (p_1 pequeña y $p_2 \geq 1500$) para la cual, la producción de entropía interna es negativa (se observa un vacío en la gráfica (6.15) pues el programa no grafica valores negativos de la producción de entropía), por lo cual su existencia a largo plazo en la naturaleza no es posible.

La gráfica (6.16) muestra que la producción de entropía interna es positiva y en promedio, igual al flujo de entropía externa ($\frac{d_i S}{dt} > 0 = \frac{d_e S}{dt} = 109,000$) para cinco condiciones iniciales distintas en el estado estacionario.

6.4.2 Variación de p_1 y p_2

Como en el caso del atractor de punto, primero consideraremos una perturbación instantánea de las poblaciones p_1 y p_2 a distintos tiempos. Para el ecosistema atractor de ciclo tenemos los siguientes resultados.

Las gráficas (6.17) y (6.18) corresponden a perturbaciones que van de una población inicial $p_1 = 1000$ a poblaciones de $p_1 = 2000$ y $p_1 = 100$ individuos, respectivamente, para $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$. Los valores de las perturbaciones para cada gráfica son los siguientes: $dp_1(k = 5,000,000) = 1822$, $dp_1(k =$

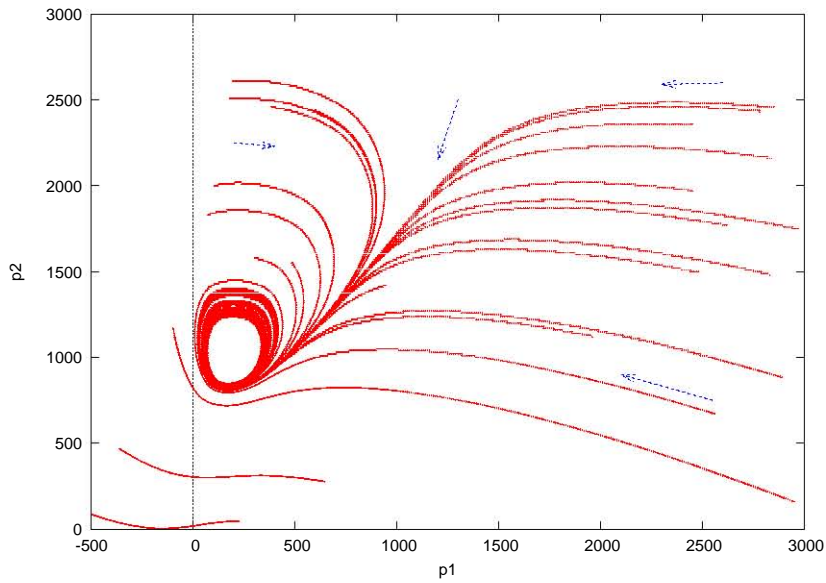


Figura 6.15: Dinámica de las poblaciones p_1 y p_2 de un ecosistema de ciclo para veinticinco condiciones iniciales distintas.

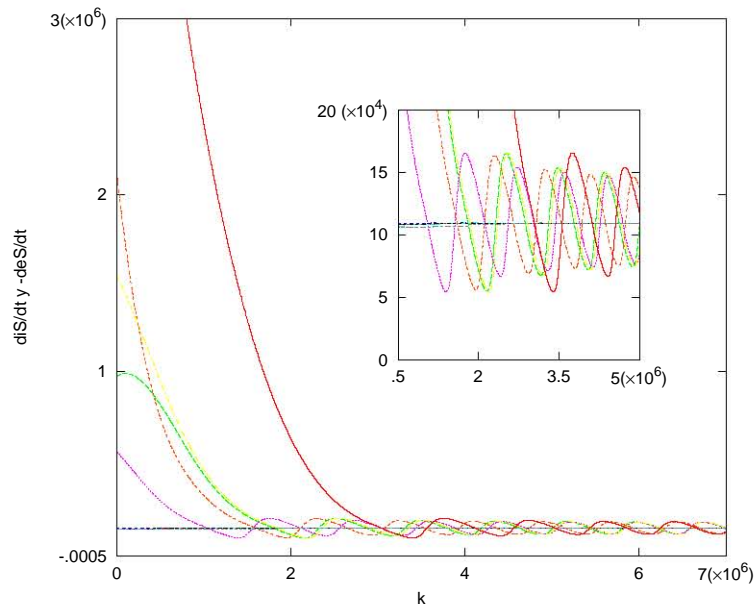


Figura 6.16: Producción de entropía interna y flujo de entropía externa para un ecosistema atractor de ciclo con cinco condiciones iniciales distintas p_1^0 p_2^0 como función del tiempo.

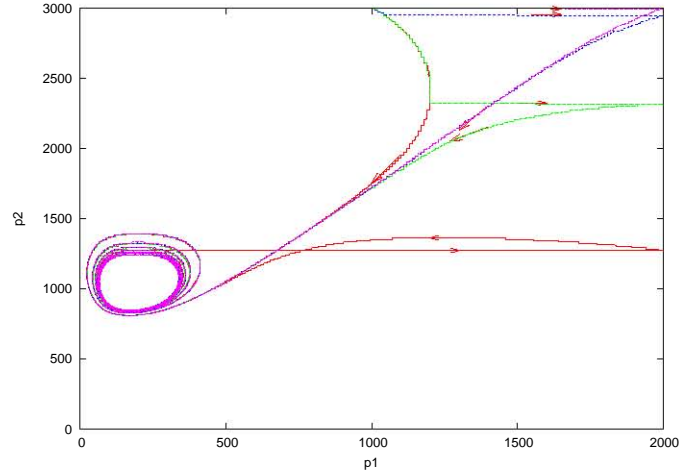


Figura 6.17: Dinámica del ecosistema atractor cíclico al realizar una perturbación a $p_1 = 2000$, a $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$.

$500,000) = 800$, $dp_1(k = 50,000) = 960$ y $dp_1(k = 5000) = 1010$ en (6.17) y $dp_1(k = 5,000,000) = -78$, $dp_1(k = 500,000) = -1100$, $dp_1(k = 50,000) = -960$ y $dp_1(k = 5000) = -900$ en (6.18).

En estas gráficas se muestran dos sistemas bastante estables con resultados similares a los del atractor de punto, pues a pesar de las perturbaciones realizadas, la dinámica del ecosistema los lleva a un mismo ciclo.

En lo que respecta a los resultados de flujo externo y producción interna de entropía para este ecosistema, presentamos la gráfica (6.19). En ambas gráficas observamos que el sistema siempre alcanza un mismo valor tanto para la producción de entropía interna como para el flujo externo ($\frac{d_i S}{dt} \simeq -\frac{d_e S}{dt} = 109000$).

Los resultados arrojados por el ecosistema atractor de ciclo al perturbar la población p_2 a distintos tiempos son los siguientes. Las gráficas (6.20) y (6.21) corresponden a perturbaciones de la población p_2 que van a poblaciones de $p_2 = 4000$ individuos y a poblaciones de $p_2 = 100$ individuos, respectivamente, para $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$. Los valores de estas para poblaciones perturbadas a $p_2 = 4000$ son: $dp_2 = 2730$, $dp_2 = 1680$, $dp_2 =$

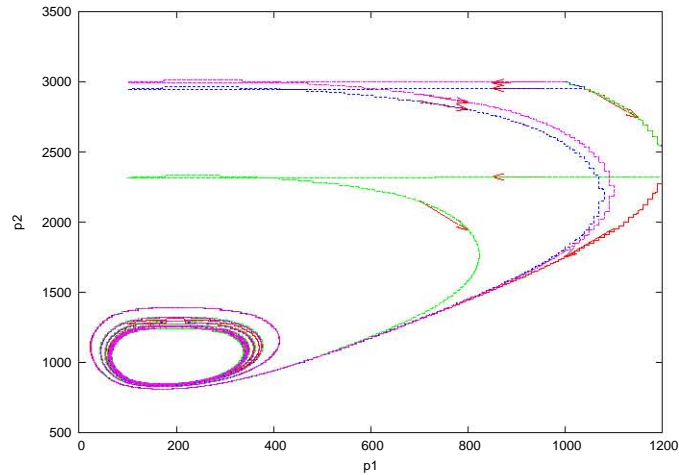


Figura 6.18: Dinámica del ecosistema atractor cíclico al realizar una perturbación a $p_1 = 100$, a $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$.

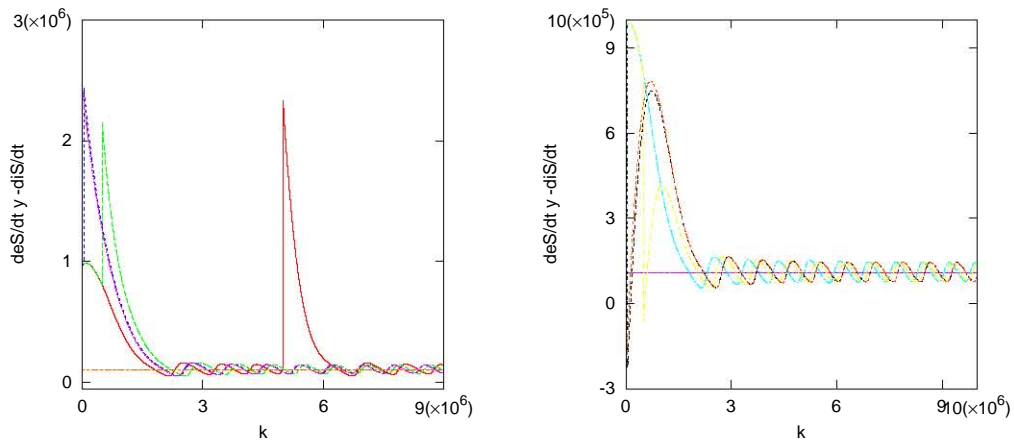


Figura 6.19: Dinámica de la producción y flujo de entropía para el ecosistema atractor cíclico al realizar una perturbación instantánea a $p_1 = 2000$ (izquierda) y a $p_1 = 100$ (derecha), a los tiempos $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$.

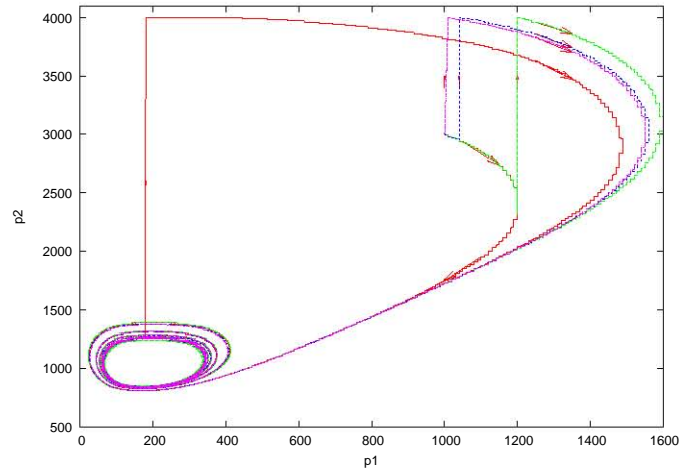


Figura 6.20: Dinámica del ecosistema atractor cíclico al realizar una perturbación instantánea a $p_2 = 4000$, a los tiempos $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$.

1050 y $dp_2 = 1000$. Para poblaciones perturbadas a $p_2 = 100$ los valores de las perturbaciones son $dp_2 = -1170$, $dp_2 = -2220$, $dp_2 = -2850$ y $dp_2 = -2000$.

En la gráfica (6.20) encontramos una serie de resultados similares a los del atractor de punto, pues a pesar del tamaño de las perturbaciones, la dinámica del ecosistema nos lleva a un mismo ciclo. En la gráfica (6.21) observamos que la perturbación realizada resulta en la extinción del ecosistema para todo k , ya sea una etapa temprana de la dinámica del sistema o aún, cuando el ecosistema ha alcanzado su ciclo estacionario.

En la gráfica izquierda de (6.22) observamos que el sistema siempre alcanza un mismo valor tanto para el flujo de entropía externa como para la producción de entropía interna de forma que $\frac{d_i S}{dt} \simeq -\frac{d_e S}{dt} = 109000$. En el caso de la gráfica de la derecha tenemos que todos los sistemas presentan un cambio en la producción y flujo de entropía al momento de la perturbación. Este cambio no solamente desestabiliza la producción interna de entropía momentáneamente, sino que logra que la producción interna de entropía permanezca negativa; mientras

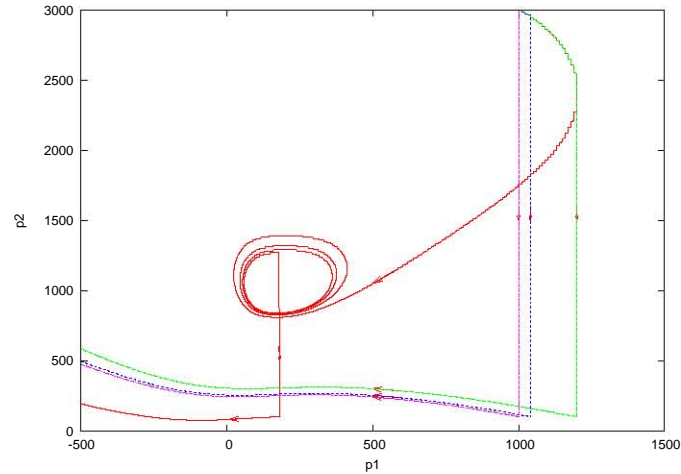


Figura 6.21: Dinámica del ecosistema atractor cíclico al realizar una perturbación instantánea a $p_2 = 100$, a los tiempos $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$.

tanto la producción externa se hace más negativa, pero a un ritmo mucho más lento. Estos resultados implican que el ecosistema colapsa.

Ahora presentamos los resultados del sistema atractor de ciclo al realizar distintas perturbaciones en un mismo momento. La gráfica (6.23) muestra perturbaciones hacia valores de $p_1 = 2000$, $p_1 = 1500$, $p_1 = 500$ y $p_1 = 100$ a un tiempo $k = 500,000$ (izquierda) y a un tiempo $k = 5000$ (derecha). El tamaño de las perturbaciones para estos dos casos son $dp_1 = 800$, $dp_1 = 300$, $dp_1 = -700$ y $dp_1 = -1100$ al variar p_1 a $k = 500,000$. Para poblaciones perturbadas a $k = 5000$ los valores de las perturbaciones son $dp_1 = 1000$, $dp_1 = 500$, $dp_1 = -500$ y $dp_1 = -900$. En la gráfica de la izquierda observamos que el ecosistema, sin importar el tamaño de la perturbación llega al mismo ciclo estacionario. La gráfica de la derecha también muestra que el ecosistema sigue trayectorias hacia el mismo atractor cíclico.

La producción interna y el flujo externo de entropía para los dos sistemas presentados en la gráfica ((6.23) representados en la gráfica 6.24) muestran que en ambos casos se llega a un mismo valor. Observamos que el sistema alcanza un mismo valor tanto para la produc-

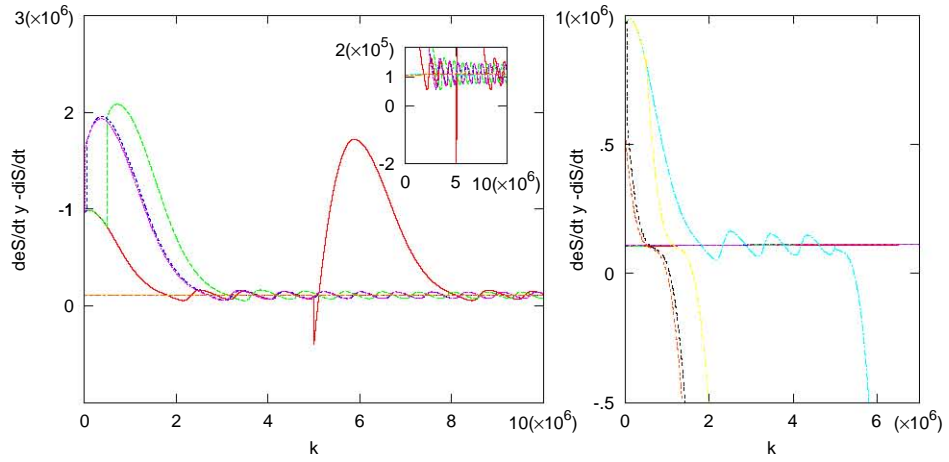


Figura 6.22: Dinámica de la producción y flujo de entropía para un ecosistema atractor cíclico al realizar una perturbación instantánea a $p_2 = 400$ (izquierda) y a $p_2 = 100$ (derecha), a los tiempos $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$ y $k = 5,000$.

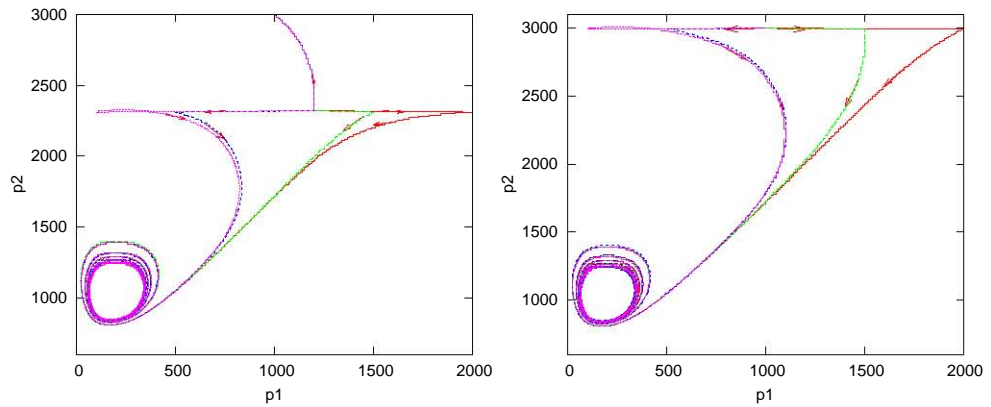


Figura 6.23: Dinámica del ecosistema de ciclo al variar p_1 a $k = 500,000$ (izquierda) y a $k = 5000$ (derecha) hacia valores de p_1 equivalentes a $p_1 = 2000$, $p_1 = 1500$, $p_1 = 500$ y $p_1 = 100$.

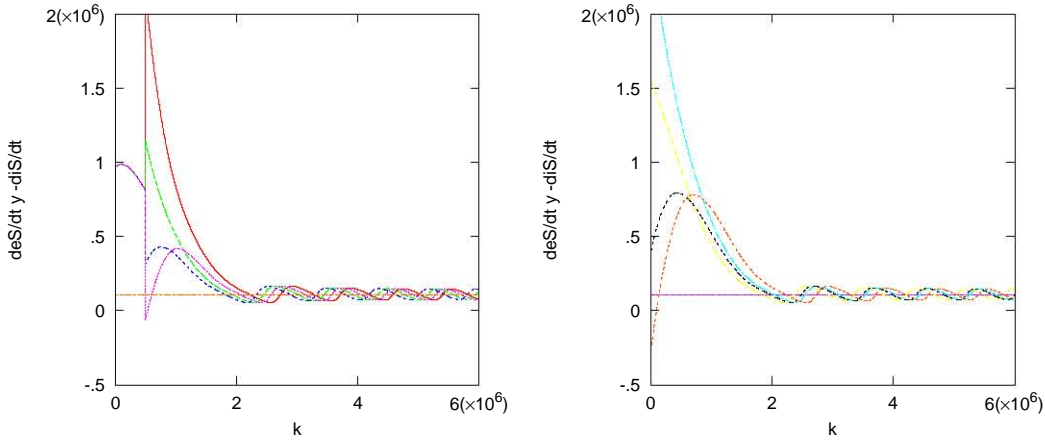


Figura 6.24: Dinámica de la producción y flujo de entropía para el ecosistema de ciclo al variar p_1 a $k = 500,000$ y a $k = 5000$ de izquierda a derecha, con valores de p_1 equivalentes a $p_1 = 2000$, $p_1 = 1500$, $p_1 = 500$ y $p_1 = 100$.

ción de entropía interna como para el flujo externo de entropía con $\frac{d_i S}{dt} \simeq -\frac{d_e S}{dt} = 109000$, aunque, en ambos casos existen ecosistemas para los cuales la producción interna de entropía se vuelve negativa al realizar la perturbación lo cual implica que estos ecosistemas con producción interna de entropía negativa no pueden sobrevivir a largo plazo.

Finalmente presentamos los resultados del sistema atractor de ciclo al realizar distintas perturbaciones en un mismo momento. El ecosistema sufre perturbaciones hacia valores de $p_2 = 4000$, $p_2 = 2500$, $p_2 = 2000$, $p_2 = 1000$, $p_2 = 500$ y $p_2 = 100$ a tiempos $k = 500,000$ y $k = 5000$ recopiladas en las gráficas (6.25). Los valores de las perturbaciones correspondientes a estas gráficas son $dp_2 = 1680$, $dp_2 = -320$, $dp_2 = -1320$ y $dp_2 = -2220$ al variar p_2 a $k = 500,000$. Para poblaciones perturbadas a $k = 5000$ los valores de las perturbaciones son $dp_2 = 1000$, $dp_2 = -1000$, $dp_2 = -2000$ y $dp_2 = -2900$. Observemos que en las dos gráficas de (6.25), los ecosistemas con perturbaciones

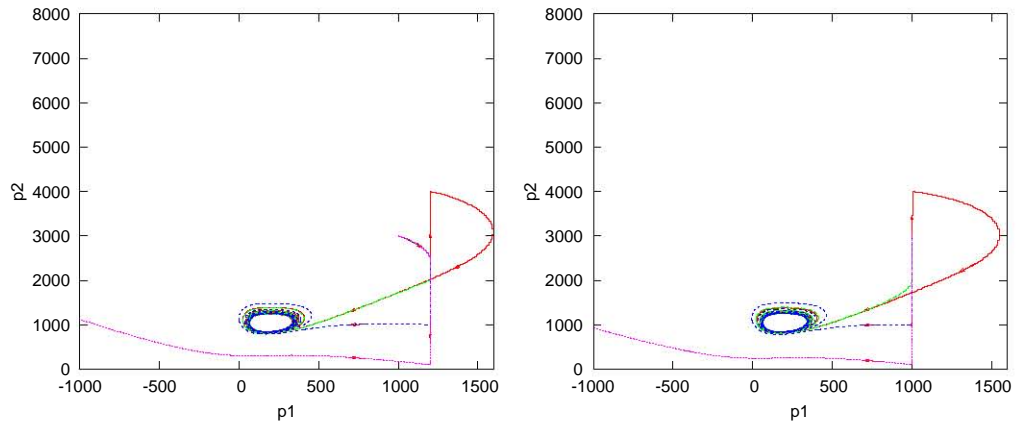


Figura 6.25: Dinámica de un ecosistema de ciclo al variar p_2 a $k = 500,000$ (izquierda) y $k = 5000$, hacia valores de p_2 equivalentes a $p_2 = 4000$, $p_2 = 2000$, $p_2 = 1000$, y $p_2 = 100$.

realizadas hacia valores de $p_2 = 4000$, $p_2 = 2000$ y $p_2 = 1000$ llegan a un atractor cíclico, mientras que los ecosistemas con perturbaciones hacia valores de $p_2 = 100$ se extinguen ($dp_2 = -2220$ y $dp_2 = -2900$). Así pues, en este caso no importa el momento de la perturbación sino la magnitud, pues ésta es la que hace que los ecosistemas colapsen.

La producción interna y el flujo externo de entropía para el ecosistema es presentada en las gráficas (6.26). Ambas gráficas muestran que en los casos en que las perturbaciones son tales que perturbamos a valores de $p_2 = 4000$, $p_2 = 2000$ y $p_2 = 1000$ se llega a un mismo valor ($\frac{d_i S}{dt} \simeq -\frac{d_e S}{dt} = 109000$, mientras en los casos en que las perturbaciones hechas hacia $p_2 = 100$ la producción y flujo de entropía se vuelve negativa.

Los resultados generales obtenidos y presentados al variar p_1 y p_2 para los dos sistemas atractores, nos dicen que existen regiones en el espacio poblacional para las cuales la realización de ciertas perturba-

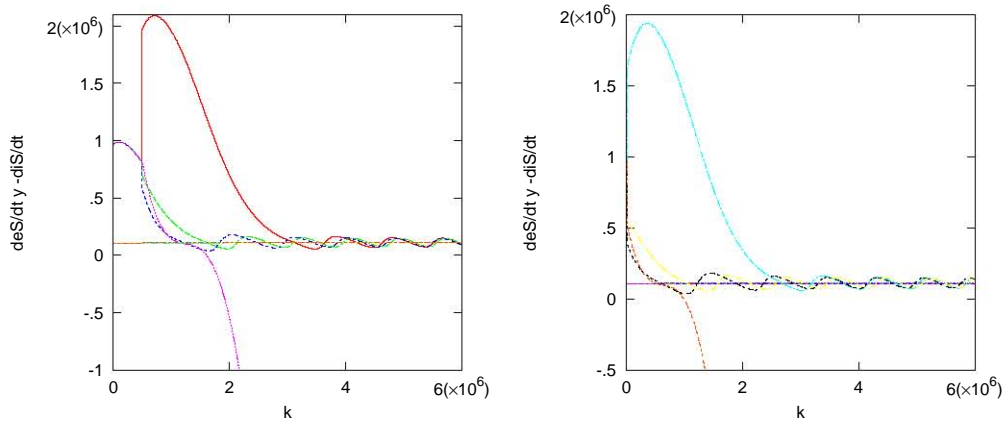


Figura 6.26: Dinámica de la producción y flujo de entropía para varios ecosistemas de ciclo al variar p_2 a $k = 500, 000$ y a $k = 5000$, hacia valores de p_2 equivalentes a $p_2 = 4000$, $p_2 = 2000$, $p_2 = 1000$, y $p_2 = 100$.

ciones resulta en el colapso del ecosistema y otras para las cuales el sistema es muy resistente a perturbaciones. Ésto está íntimamente relacionado con dos “regiones de peligro” y regiones donde $d_i S/dt < 0$ tal y como se presentan en la gráfica (6.27). La primera región de peligro (esquina superior izquierda) representa el espacio poblacional que adquiere valores negativos de la producción interna de entropía, por lo cual esta región no puede ser ocupada por ningún ecosistema real. La segunda región de peligro está ubicada por debajo del atractor y representa valores en el espacio poblacional que nunca llegan a cerrar el ciclo, o que lo cierran con una amplitud tan grande que adquieren valores negativos y por tanto, resultan en el colapso y extinción de ecosistema. Si perturbamos cualquier ecosistema a alguna de estas regiones el resultado general es que los ecosistemas colapsan y se extinguen, ya sea adquiriendo producción de entropía negativa o tomando valores negativos en el espacio poblacional.

Este resultado es interesante pues implica que la existencia de una población pequeña no necesariamente se traduce en lo que comunmente se conoce como “especie en peligro de extinción”, y por lo tanto en el posible colapso del ecosistema. Nuestros resultados sugieren que un valor pequeño de la población puede ser el mínimo valor de la

atractor de ciclo. Las poblaciones iniciales $p_1^0 = 1000$ y $p_2^0 = 3000$ son las mismas tanto como para el atractor de punto fijo como para el atractor de ciclo.

6.5.1 Atractor de punto

En primer lugar, consideremos una serie de condiciones iniciales que hacen variar la población p_3 para el modelo de atractor de punto. En la gráfica (6.28) se observa que para distintas condiciones a la frontera ($p_3 = 5000$, $p_3 = 4000$, $p_3 = 3000$, $p_3 = 2000$, $p_3 = 1500$, $p_3 = 1000$, $p_3 = 300$ y $p_3 = 80$), obtenemos distintos puntos estacionarios en el espacio poblacional. También se grafican algunos sistemas de p_1 y p_2 como función del tiempo k para hacer más claro que los sistemas llegan a un estado estacionario. Los resultados muestran que un ecosistema evoluciona de acuerdo a sus condiciones a la frontera y puede llegar así a distintos puntos estacionarios.

En lo que se refiere a la producción y flujo de entropía externa e interna para este caso obtenemos los resultados mostrados en la gráfica (6.29). Al llegar a distintos puntos estacionarios, la producción interna y externa de entropía cambia para cada ecosistema. En general ésta se mantiene en valores tales que, al llegar al estado estacionario $\frac{d_i S}{dt} \simeq -\frac{d_e S}{dt}$; sin embargo, hay otros valores para los cuales no ocurre esto por no estar en un estado estacionario.

Ahora presentamos el caso en el que establecemos una perturbación de las condiciones a la frontera, para el ecosistema de atractor de punto en distintos momentos. Las gráficas (6.30) corresponden a perturbaciones que van de poblaciones $p_3 = 2000$ a poblaciones de $p_3 = 800$ individuos y a poblaciones de $p_3 = 50$ individuos de izquierda a derecha en los tiempos $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$, $k = 5,000$ y $k = 500$.

En el caso de la gráfica de la izquierda en (6.30), observamos que a pesar de que la perturbación se lleva a cabo en distintos momentos, el estado estacionario alcanzado es el mismo. Sin embargo, en el caso de la gráfica de la derecha observamos que la dinámica del ecosistema nos lleva a la extinción del ecosistema (las poblaciones p_1 y p_2 se vuelven

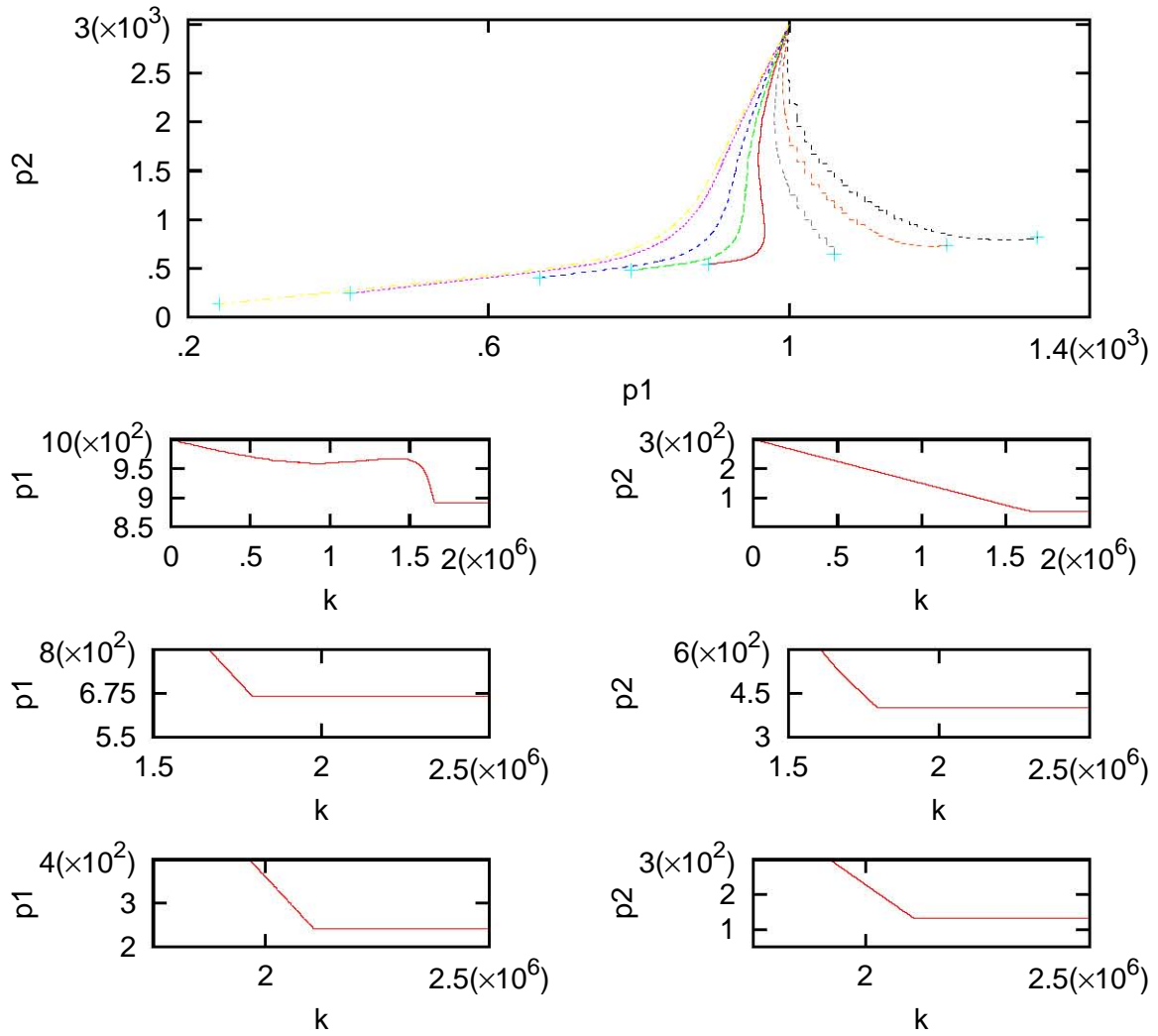


Figura 6.28: Dinámica del ecosistema de punto fijo al variar la población $p_3^0 = 2000$ a valores de $p_3 = 5000$, $p_3 = 4000$, $p_3 = 3000$, $p_3 = 2000$, $p_3 = 1500$, $p_3 = 1000$, $p_3 = 300$ y $p_3 = 80$.

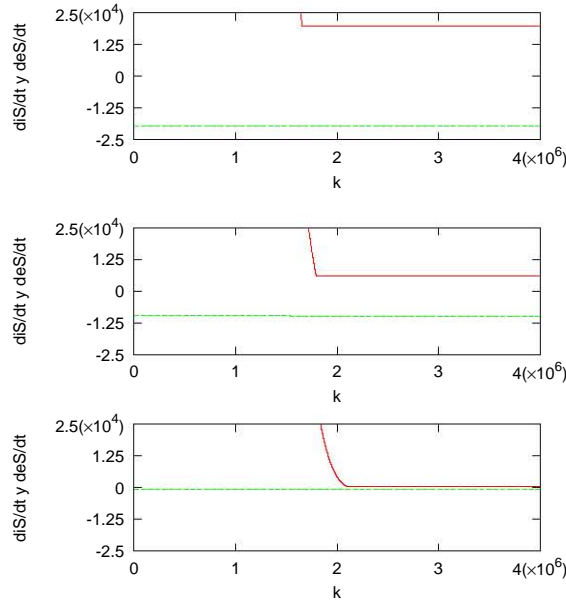


Figura 6.29: Producción y flujo de entropía externa e interna para tres dinámicas del ecosistema atractor de punto fijo ($p_3 = 2000$, $p_3 = 1000$ y $p_3 = 80$) al variar la población p_3^0 a $k = 0$

negativas). Esto quiere decir que dentro de la dinámica de los ecosistemas estudiados existen perturbaciones de las condiciones externas que pueden inducir la extinción de un ecosistema.

La producción y flujo de entropía para la gráficas (6.30) se muestra en las gráficas (6.31). En la gráfica de la derecha de (6.31), notamos que se alcanza un estado estacionario después de cada perturbación. Sin embargo, en el caso de la gráfica de la izquierda de (6.31), cuando las poblaciones p_1 y p_2 toman valores negativos, la producción de entropía interna se vuelve negativa, mientras que el flujo externo va incrementando su valor negativo.

Ahora mostraremos el caso en el que se perturba la población p_3 a un tiempo k fijo. Las gráficas (6.32) muestran los resultados obtenidos para valores que van de $p_3^0 = 2000$ a $p_3 = 1500$, $p_3 = 800$, $p_3 = 300$ y $p_3 = 100$ a tiempos $k = 5,000,000$ y $k = 50,000$ de derecha a izquierda, respectivamente. Ambas gráficas muestran lo ya antes establecido con la gráfica (6.28). Al variar p_3 se llega a distintos puntos fijos. Además, cuando graficamos la producción y el negativo del flujo

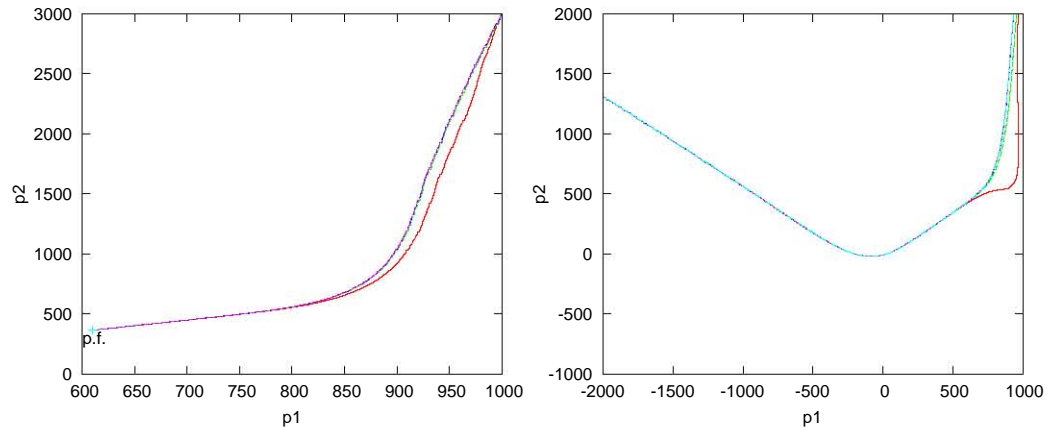


Figura 6.30: Dinámica de un ecosistema de punto fijo al realizar una perturbación de $p_3 = 2000$ a $p_3 = 800$ (izquierda) y a $p_3 = 50$ (derecha) a tiempos $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$, $k = 5,000$ y $k = 500$.

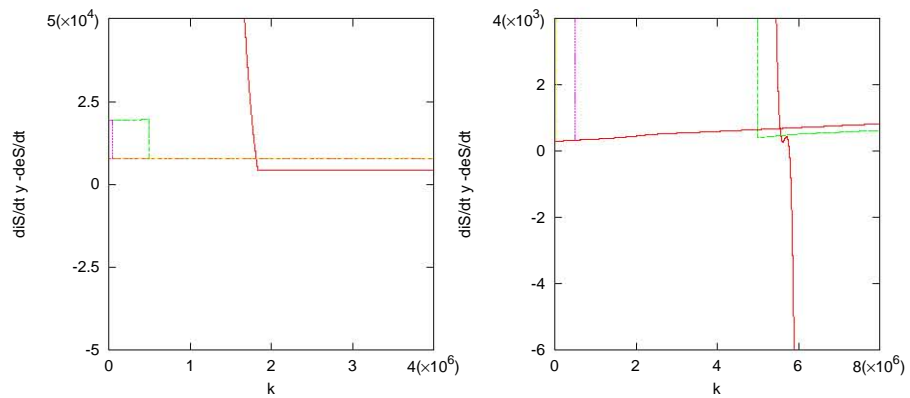


Figura 6.31: Producción y flujo de entropía externa e interna para el ecosistema de punto fijo al realizar una perturbación del valor $p_2 = 2000$ al valor de $p_3 = 800$ (izquierda) y de $p_3 = 50$ (derecha) a los tiempos $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$, $k = 5,000$ y $k = 500$.

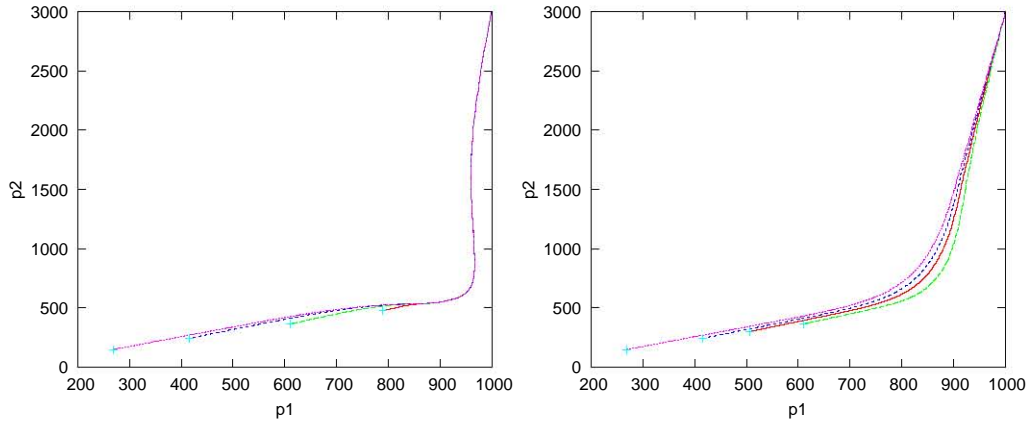


Figura 6.32: Dinámica de un ecosistema de punto fijo al variar p_3 de $p_3 = 2000$ a $p_3 = 1500$, $p_3 = 800$, $p_3 = 300$ y $p_3 = 100$ a tiempos $k = 5,000,000$ y $k = 50,000$, respectivamente.

de entropía como función del tiempo encontramos que éstos llegan a un valor constante y similar, pero de signo contrario. Después de realizar la perturbación, la producción y flujo de entropía varían, pero llegan a un nuevo valor fijo en el que $\frac{d_i S}{dt} \simeq -\frac{d_e S}{dt}$. Las gráficas (6.33) muestran este resultado. El valor de $\frac{d_i S}{dt}$ no es exactamente igual al de $-\frac{d_e S}{dt}$, pues el sistema no está en un estado estacionario.

6.5.2 Atractor de ciclo

Los resultados obtenidos para el ecosistema atractor de ciclo cuando perturbamos p_3 se muestran a continuación. La gráfica (6.34) muestra que para distintas condiciones a la frontera, obtenemos distintos ciclos e incluso distintos puntos fijos, lo cual nos dice que las condiciones a la frontera determinan en gran medida la dinámica de un ecosistema. Por otro lado, hay que notar que al incrementar el flujo de entropía sobre el sistema, el valor de p_3 puede causar un incremento en la amplitud

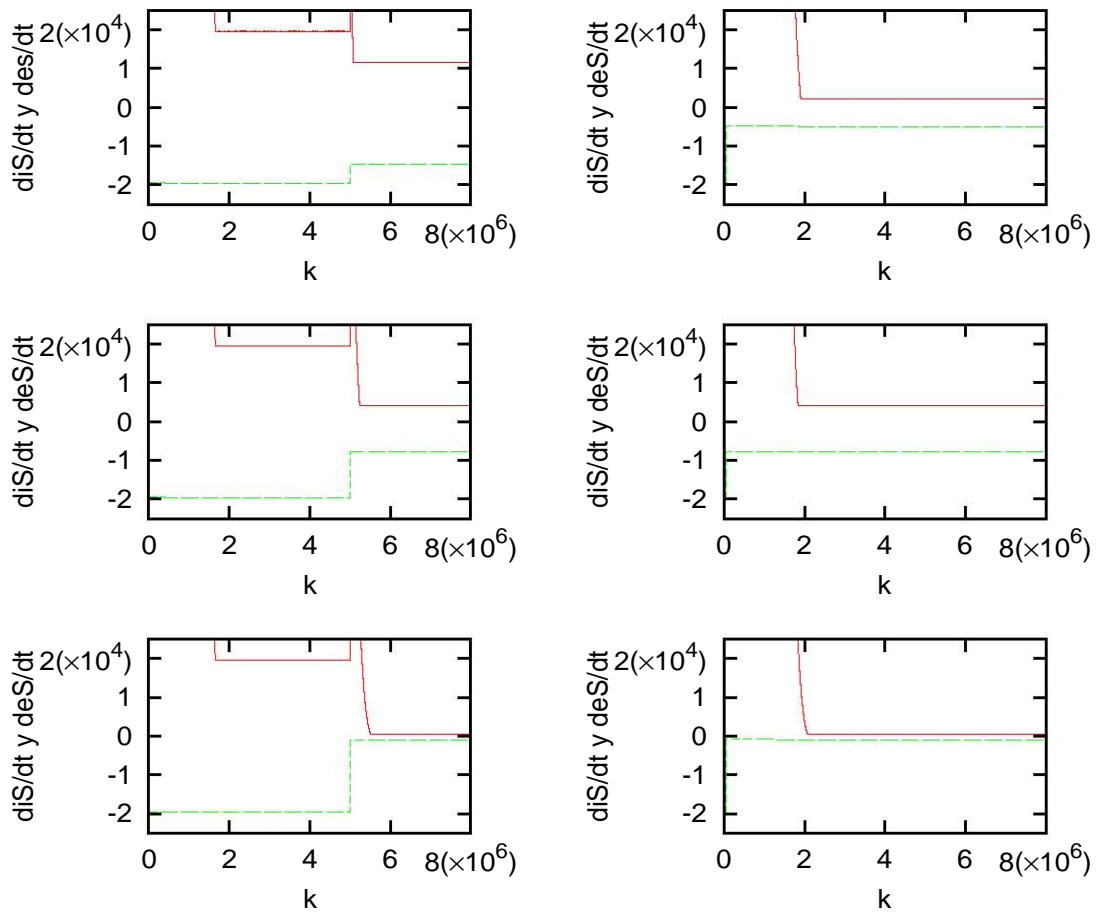


Figura 6.33: Producción y flujo de entropía para el ecosistema atractor de punto fijo al variar p_3 de $p_3 = 2000$ a $p_3 = 1500$, $p_3 = 800$, $p_3 = 300$ y $p_3 = 100$ a tiempos $k = 5,000,000$ (derecha) y $k = 50,000$ (izquierda).

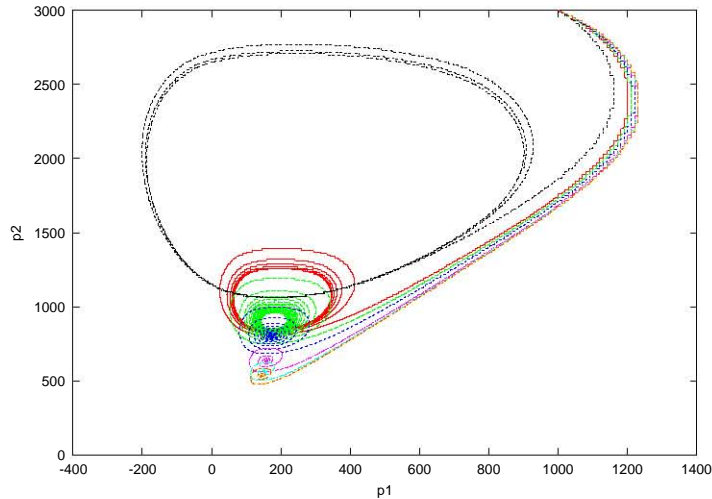


Figura 6.34: Dinámica de un ecosistemas de ciclo al variar p_3 , con valores de $p_3 = 5000$, $p_3 = 2000$, $p_3 = 1500$, $p_3 = 1000$, $p_3 = 300$, $p_3 = 80$, $p_3 = 5$ y $p_3 = 3$.

del atractor cíclico causando así la extinción de una o más especies. Este resultado es de suma importancia pues explica la paradoja de enriquecimiento, tratada más en detalle en la siguiente sección.

Los resultados del comportamiento de la producción y flujo de entropía se muestran en la gráfica (6.35). La producción de entropía oscila alrededor de un valor promedio similar y de signo contrario al valor del flujo de entropía externa, aunque no igual por no estar en un estado estacionario.

Las gráficas (6.36) y (6.37) muestran los resultados del ecosistema de ciclo al realizar una perturbación de p_3 que va de $p_3 = 2000$ a $p_3 = 800$ y a $p_3 = 50$, a los tiempos $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$, $k = 5,000$ y $k = 500$. En estas gráficas encontramos que el tamaño de la perturbación que realizamos en p_3 es lo que determina la dinámica del ecosistema y no el momento en el que se hace la perturbación, es decir, el valor de dp_3 determina la llegada a un mismo ciclo o punto fijo, sin importar el momento en el que se realice el cambio. En ambas gráficas (6.36 y 6.37) observamos un ecosistema bastante resistente a cambios a la frontera, pues aunque el cambio en p_3 sea

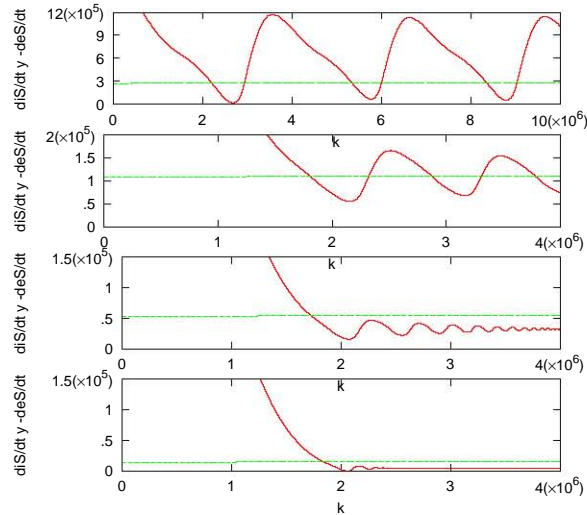


Figura 6.35: Dinámica de $-d_e S/dt$ y $d_i S/dt$ para el ecosistema de ciclo al variar p_3 de $p_3 = 2000$ a $p_3 = 5000$, $p_3 = 1500$, $p_3 = 1000$ y $p_3 = 300$ a $k = 0$ en orden descendente.

muy grande, el ecosistema alcanza un estado estacionario, ya sea que el ciclo permanezca como tal o se convierta en punto fijo.

En lo que respecta a la producción y flujo de entropía, la gráfica (6.38) muestra que al momento de hacer la perturbación, existen algunas oscilaciones y cambios en la dinámica del ecosistema; sin embargo, al transcurrir el tiempo, la producción interna y el flujo de entropía llegan a valores similares y de signo contrario.

Finalmente, se muestra el caso en el que se perturba la población p_3 a un tiempo k fijo. La gráfica (6.39) muestra los resultados para cambios en p_3 que van de $p_3 = 2000$ a valores de $p_3 = 1500$, $p_3 = 1000$, $p_3 = 800$, $p_3 = 500$, $p_3 = 300$ y $p_3 = 100$ con un valor fijo de $k = 5,000,000$. La gráfica (6.40) muestra perturbaciones en p_3 que van de $p_3 = 2000$ a $p_3 = 800$, $p_3 = 500$, $p_3 = 100$ y $p_3 = 50$ pero a un tiempo $k = 50,000$. Ambas gráficas muestran que, al cambiar p_3 , manteniendo el momento en el que se realiza el cambio fijo, se llega a distintos estados estacionarios ya sean atractores cíclicos o puntos fijos. De la misma forma, las gráficas (6.41) y (6.42) muestran que la producción y flujo de entropía antes del cambio en p_3 llegan a un valor

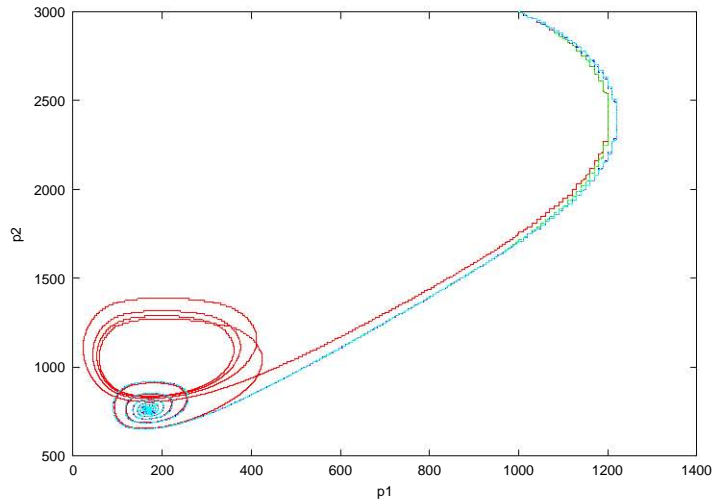


Figura 6.36: Dinámica del ecosistema atractor de ciclo al realizar un cambio en p_3 a partir de $p_3 = 2000$ hacia el valor $p_3 = 800$, a los tiempos $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$, $k = 5,000$ y $k = 500$.

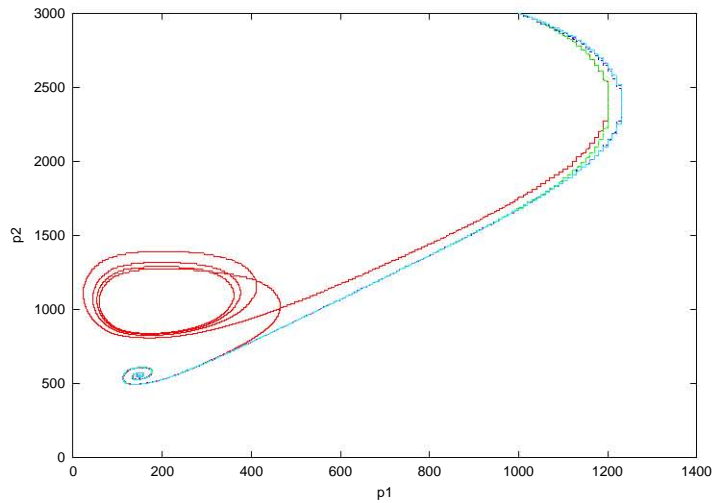


Figura 6.37: Dinámica del ecosistema atractor de ciclo al realizar un cambio en p_3 a partir de $p_3 = 2000$ hacia el valor $p_3 = 50$, a los tiempos $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$, $k = 5,000$ y $k = 500$.

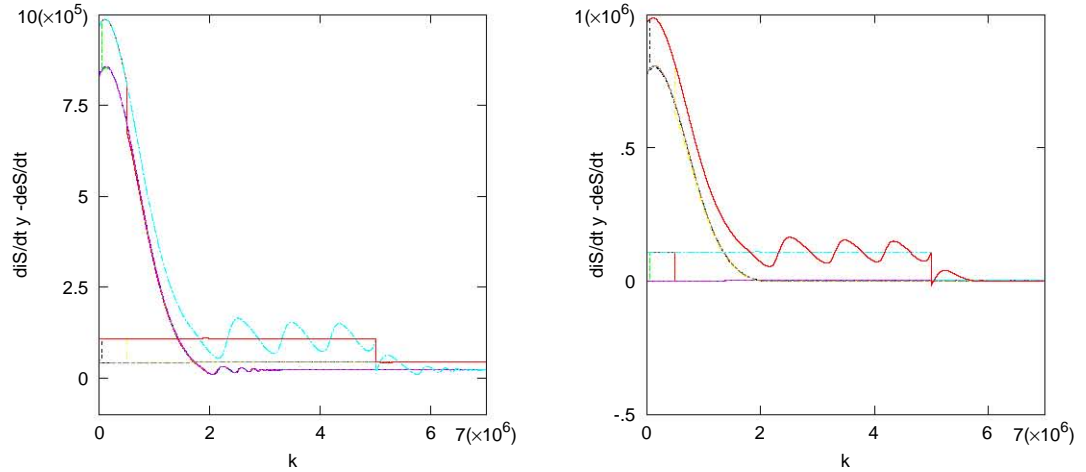


Figura 6.38: Producción y negativo del flujo de entropía para el ecosistema atractor de ciclo al realizar un cambio del valor inicial de $p_3 = 2000$ hacia el valor $p_3 = 800$ (izquierda) y hacia $p_3 = 50$ (derecha) a los tiempos $k = 5,000,000$, $k = 500,000$, $k = 50,000$, $k = 5,000$ y $k = 500$.

constante, más o menos del mismo valor pero de distinto signo. Al realizar el cambio en p_3 , la producción de entropía también varía, pero de nueva cuenta llega a un nuevo valor fijo en el que $\frac{diS}{dt} \simeq -\frac{deS}{dt}$.

6.6 Paradoja de enriquecimiento

Los modelos más simples de ecología poblacional (constituidos por sistemas “predador-presa”) en general suponen que todos los individuos de las especies involucradas son funcionalmente iguales y que el crecimiento del predador depende exclusivamente del consumo per capita de presas. La mayoría de estos modelos predicen una “paradoja de enriquecimiento”, término acuñado por Michael Rosenzweig en 1973. El describió este efecto en seis modelos “predador-presa”, donde el incremento de los recursos de consumo para la presa resultó en la desestabilización de la población predatora. Este efecto, en el cual el enriquecimiento en el número de presas provoca que los ciclos poblacionales en un estado estacionario incrementen su amplitud hasta llegar al grado de la desestabilización y/o extinción del ecosistema ha sido

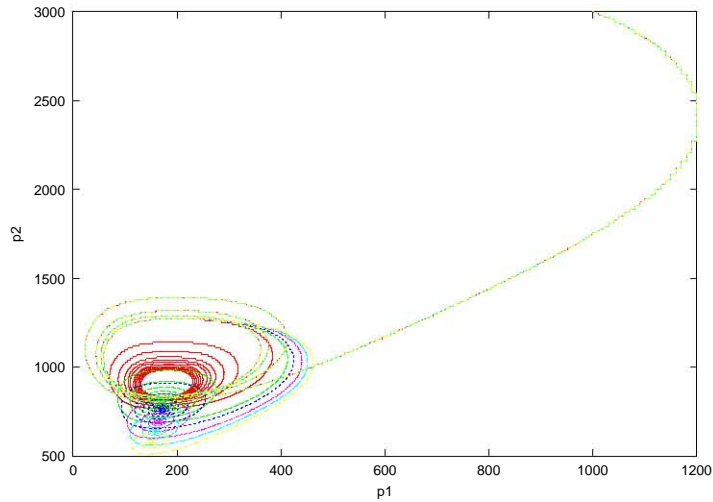


Figura 6.39: Dinámica del ecosistema atractor de ciclo al variar p_3 de $p_3 = 2000$ hacia $p_3 = 1500$, $p_3 = 1000$, $p_3 = 800$, $p_3 = 500$, $p_3 = 300$ y $p_3 = 10$ a $k = 5,000,000$.

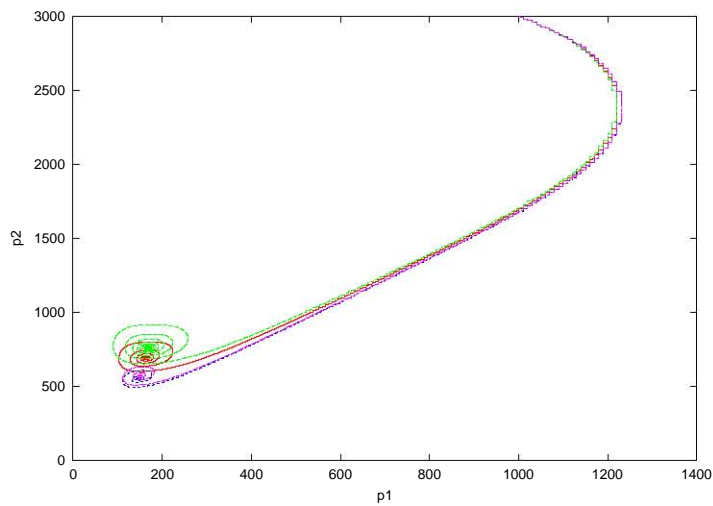


Figura 6.40: Dinámica del ecosistema atractor de ciclo al variar p_3 de $p_3 = 2000$ hacia $p_3 = 800$, $p_3 = 500$, $p_3 = 100$ y $p_3 = 50$ al tiempo $k = 50,000$.

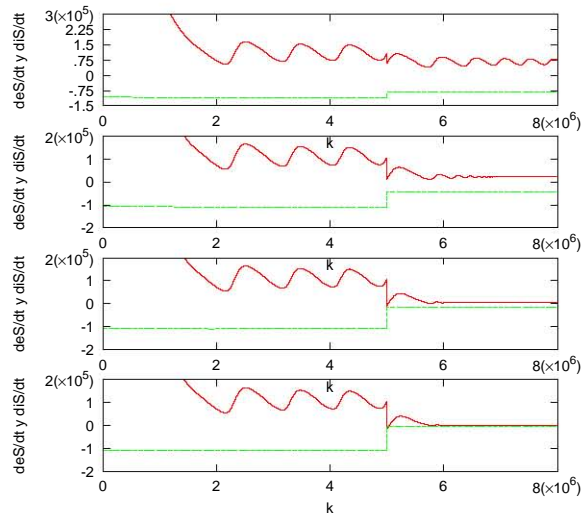


Figura 6.41: Producción y flujo de entropía para cuatro sistemas al variar p_3 de $p_3 = 2000$ a $p_3 = 1500$, $p_3 = 800$, $p_3 = 300$ y $p_3 = 100$ al tiempo $k = 5,000,000$.

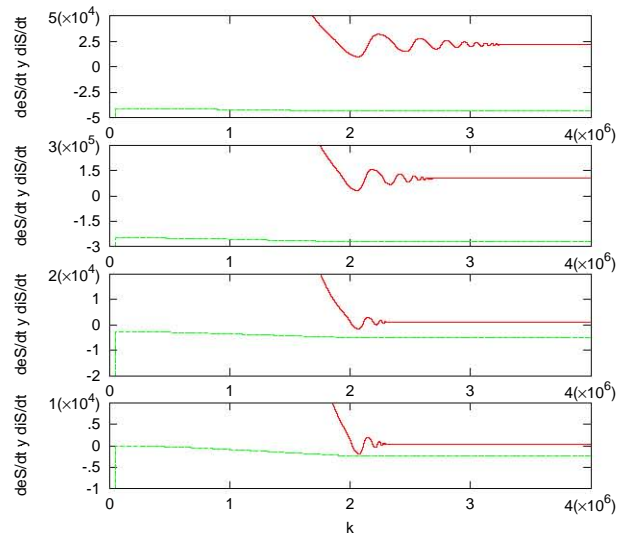


Figura 6.42: Producción y flujo de entropía para cuatro sistemas al variar p_3 de $p_3 = 2000$ a $p_3 = 800$, $p_3 = 500$, $p_3 = 100$ y $p_3 = 50$ al tiempo $k = 50,000$.

explicado por distintos autores (Rosenzweig 1971, May 1972, Gilpin 1972, DeAngelis 1992, Yodzis y Innes 1992, Abrams y Roth 1994).

Los sistemas biológicos contienen muchos tipos de “circuitos reguladores”, entre los que se encuentran la retroalimentación (o “feedback”) positiva y negativa. La retroalimentación negativa tiende a reducir la velocidad de un proceso, mientras que la retroalimentación positiva tiende a acelerarlo. La retroalimentación y la regulación están interrelacionadas. La retroalimentación negativa ayuda a mantener la estabilidad en un sistema a pesar de los cambios externos, mientras que la retroalimentación positiva amplifica las posibilidades de crecimiento de la especie. Es la condición de cambio y crecimiento y da al sistema la posibilidad de acceder a nuevos estados estacionarios.

El enriquecimiento reduce la estabilidad al incrementar la capacidad de crecimiento de la presa, reduciendo el mecanismo de retroalimentación-negativa de la competencia intraespecífica (es decir, la competencia entre los individuos de la misma especie) de ésta (Rosenzweig 1977). Aún cuando los ciclos “predador-presa” no son causados por la paradoja de enriquecimiento, existen teorías que predicen que el enriquecimiento incrementa la amplitud de los ciclos (Cunningham y Nisbet 1983, Pascual y Caswell 1997); es decir, la estructura demográfica de cada población influencia su dinámica y su respuesta al medio en el que se desarrolla. Al variar la cantidad de nutrientes periódicamente, la población predatora muestra oscilaciones aperiódicas causando la desestabilización del sistema. Este tipo de modelos también predicen que, al incrementar la tasa de crecimiento de la presa la dinámica cambia de un estado estacionario estable, a ciclos límite con amplitud creciente (Hutchinson 1948, May 1974). Entonces, la reducción en la estabilidad del ecosistema puede causar extinciones y como consecuencia reducir la diversidad de las especies.

La paradoja de enriquecimiento ha sido probada incluso en el laboratorio. En un experimento conducido por Hauffaker et al. (1963) se comprobó que el aumento de la cantidad de alimento a un tipo de ácaros herbívoros desestabilizó su interacción con otros ácaros predadores, resultando en la extinción de ambas especies.

En contraste, McCauley y Murdoch (1990) encontraron que al agregar nutrientes a unos tanques experimentales la amplitud en los ciclos

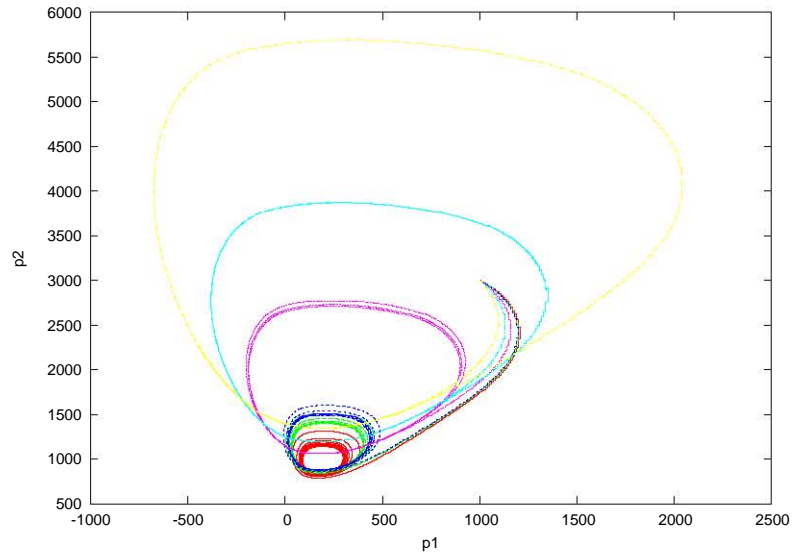


Figura 6.43: Dinámica del ecosistema atractor de ciclo al variar p_3 de su valor inicial $p_1^0 = 2000$ a $p_3 = 1800$, $p_3 = 2300$, $p_3 = 2500$, $p_3 = 5000$, $p_3 = 7000$ y $p_3 = 10000$.

poblacionales de la “cladoceran *Daphnia*” (pulga de agua) no cambió. McCauley y Murdoch también encontraron que no existía correlación alguna entre la biomasa del fitoplancton (índice de enriquecimiento) y la amplitud de los ciclos poblacionales de *Daphnia* en varios lagos.

Nuestro modelo predice la existencia de un enriquecimiento que da lugar a la extinción de las poblaciones al aumentar la cantidad de nutrientes en un ecosistema. Ésto se muestra la gráfica (6.43). Observemos que tal y como lo predice este modelo, al aumentar la cantidad de nutrientes los ecosistemas se extinguen. La gráfica (6.43) muestra la dinámica del ecosistema de atractor cíclico al cambiar la población p_3 de su valor inicial $p_1^0 = 2000$ a poblaciones de $p_3 = 1800$, $p_3 = 2300$, $p_3 = 2500$, $p_3 = 5000$, $p_3 = 7000$ y $p_3 = 10000$.

Notemos que al ir aumentando la cantidad de nutrientes el sistema (valor de p_3) pasa de ser un ciclo estable, con poblaciones p_1 y p_2 positivas a un ecosistema que poco a poco va adquiriendo mayor amplitud, volviéndose negativo a partir de $p_3 = 2500$.

Capítulo 3

Teoría Clásica de la Termodinámica Irreversible

3.1 Introducción

La Termodinámica Clásica es una descripción macroscópica cuya base recae en conceptos tales como procesos reversibles y cuasiestáticos y estados verdaderos de equilibrio. Sin embargo, la mayoría de los fenómenos estudiados en física, biología, meteorología, astrofísica y otras áreas, son procesos irreversibles que tienen lugar fuera de cualquier estado de equilibrio. Para tratar de explicar este tipo de fenómenos es necesaria una teoría de termodinámica de procesos irreversibles.

La termodinámica clásica de procesos irreversibles se puede dividir en dos grandes ramas: Una rama asociada con fenómenos lineales y la otra con problemas no-lineales. En la región lineal se estudian leyes fenomenológicas lineales, los procesos son cercanos al equilibrio y hay una evolución hacia una producción de entropía mínima. En el caso de la región no-lineal los procesos están muy alejados del equilibrio y en lugar de tener un principio de extremos, tenemos un principio evolutivo universal asociado con la tasa de producción de entropía [Prigogine, 1967].

En el caso de la formulación de una teoría no-lineal de la termodinámica clásica parece imposible encontrar una formulación variacional general. Sin embargo, se puede mostrar [Prigogine, 1967] que

incluso fuera del rango lineal, una parte del cambio de la producción de entropía en el tiempo mantiene un signo bien definido como consecuencia de las condiciones de estabilidad de la termodinámica clásica. En la región lineal se cumple el teorema de mínima producción de entropía, mientras que fuera de la región lineal encontramos que el cambio en la producción de entropía siempre es negativo. Esta desigualdad es el elemento básico sobre el cual se fundamenta la teoría no-lineal.

Dentro del marco de la teoría de la termodinámica clásica irreversible existe la *hipótesis de equilibrio local*. Esta hipótesis postula que las relaciones locales entre las propiedades térmicas y mecánicas de un sistema físico son idénticas a las de un sistema uniforme y en equilibrio, sólo que en este caso se suponen regiones de tamaño suficientemente grande como para poder considerarse regiones macroscópicas, pero suficientemente pequeñas como para mantener un estado de equilibrio en cada región.

En este capítulo se intentará explicar de forma clara las bases de la termodinámica clásica irreversible desarrolladas por Prigogine [Prigogine, 1967], para después relacionar estos principios con el tema principal de la tesis que es la termodinámica de los ecosistemas vistos como sistemas abiertos con condiciones a la frontera particulares.

3.2 Conservación de la Masa en Sistemas Abiertos y Cerrados

Un sistema abierto es aquel que puede intercambiar masa y energía con el exterior y un sistema cerrado es el que puede intercambiar energía con el exterior pero no masa.

En primer lugar consideremos un sistema cerrado de c componentes ($\gamma = 1...c$). Como no hay intercambio de masa con el exterior sólo es posible una reacción química entre los c componentes del sistema, de forma tal que cualquier variación en la masa será producto de la reacción química. Entonces el cambio de la masa m_γ de la componente γ durante el intervalo de tiempo dt se puede escribir como:

$$dm_\gamma = \nu_\gamma M_\gamma d\xi \quad (3.1)$$

donde M_γ es la masa molar de la componente γ y ν_γ es el coeficiente estequiométrico en la reacción química (positivo cuando la componente γ aparece a la derecha de la reacción química, negativo cuando aparece a la izquierda). ξ es el grado de avance o extensión de la reacción.

La masa total del sistema está dada por $m = \sum_\gamma m_\gamma$. Tomando la suma de (3.1) sobre γ , el principio de conservación de la masa para un sistema cerrado se puede expresar como:

$$dm = \left(\sum_\gamma \nu_\gamma M_\gamma \right) d\xi = 0 \quad (3.2)$$

En un sistema abierto, podemos dividir el cambio de masa de la componente γ en una parte externa $d_e m_\gamma$, debido a cambios de masa con el exterior, y una parte interna $d_i m_\gamma$ debido a cambios al interior del sistema.

$$dm_\gamma = d_e m_\gamma + d_i m_\gamma \quad (3.3)$$

Como $d_i m_\gamma = (\sum_\gamma \nu_\gamma M_\gamma) d\xi = 0$ obtenemos que el cambio total de masa es:

$$dm = d_e m \quad (3.4)$$

Esta relación indica que el cambio en la masa total para sistemas abiertos es igual a la cantidad de masa intercambiada con el exterior.

3.3 Conservación de la Energía en Sistemas Cerrados y Abiertos

El principio de la conservación de la energía, dice que la energía total contenida en un volumen arbitrario V de un sistema puede cambiar sólo si existe energía que fluye hacia el interior o sale del volumen considerado a través de la superficie que lo rodea. Esto puede ser expresado simbólicamente como

$$dE = d_e E_\gamma \quad d_i E = 0 \quad (3.5)$$

En un sistema cerrado la energía obtenida a partir del exterior durante un intervalo de tiempo dt es igual a la suma del flujo de calor

dQ más el trabajo mecánico dW donde $dW = -pdV$; si la presión p es normal a la superficie del volumen V del sistema. De esta forma la ecuación (3.5) toma la forma

$$dE = dQ - pdV \quad (3.6)$$

Cuando aplicamos la fórmula (3.6) a sistemas abiertos, debemos tomar en cuenta el intercambio no sólo de calor sino también de energía asociada con el intercambio de masa con el exterior, entonces en lugar de (3.6) escribimos

$$dE = d\Phi - pdV \quad (3.7)$$

Esta fórmula posee la forma general de (3.6), pero en lugar de tener únicamente la transferencia de calor de (3.6), ahora tenemos un flujo de energía $d\Phi$ debido a la transferencia de calor y al intercambio de masa con el exterior.

3.4 Producción de Entropía

3.4.1 Procesos Reversibles e Irreversibles

Consideremos una serie de ecuaciones que describan ciertos procesos físicos dependientes del tiempo. Si estas ecuaciones resultan invariantes bajo inversiones en el tiempo, entonces se dice que los procesos son reversibles; en cambio, si las ecuaciones no son invariantes bajo inversiones en el tiempo, los procesos son irreversibles.

3.4.2 Entropía

La segunda ley de la termodinámica postula una función de estado llamada entropía. Ésta establece que

$$\frac{dS}{dt} \geq 0 \quad (3.8)$$

para sistemas cerrados.

Si ahora pensamos en sistemas abiertos, la variación de entropía será la suma de dos términos. Un flujo de entropía $d_e S$ debido a

las interacciones con el exterior (cambios de masa y/o energía) y una producción de entropía $d_i S$ debida a la contribución de los cambios al interior del sistema.

$$dS = d_e S + d_i S \quad (3.9)$$

donde el incremento de entropía $d_i S$ debido a procesos internos, nunca es negativo; es cero cuando el sistema lleva a cabo procesos reversibles y es positivo cuando los procesos llevados a cabo por el sistema son irreversibles

$$d_i S = 0, \quad \text{procesos reversibles,} \quad (3.10)$$

$$d_i S > 0, \quad \text{procesos irreversibles.} \quad (3.11)$$

Para sistemas aislados, no existe flujo de entropía del exterior, así que (3.9) y (3.11) se reducen a:

$$dS = d_i S \geq 0 \quad (3.12)$$

lo cual es equivalente al postulado clásico de la termodinámica, que dice que la entropía nunca puede decrecer. Incluso si el sistema es abierto o no-aislado $d_i S$ describirá todos aquellos procesos (irreversibles) que continuarán efectuándose aún en ausencia del término de flujo $d_e S$. Entonces la forma extendida de la segunda ley de la termodinámica se escribe como

$$\frac{d_i S}{dt} \geq 0 \quad (3.13)$$

Como ejemplo consideremos un sistema como el que se muestra en la figura. Supongamos que como condición inicial una caja está llena con partículas que interactúan. Finalmente, con la ayuda de un pistón hacemos que las partículas interactúen únicamente en la mitad del volumen de la caja manteniendo la temperatura constante. Para mantener la temperatura constante permitimos que haya un flujo de calor hacia el exterior del sistema. La entropía interna del primer sistema será mayor que la entropía interna del segundo sistema, es decir la entropía interna del sistema disminuye al final del proceso.

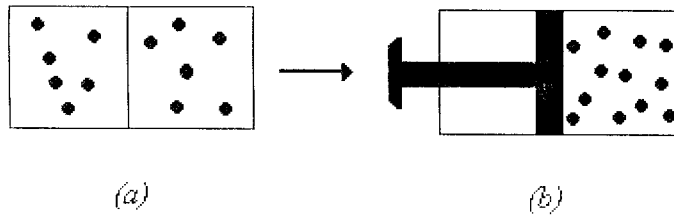


Figura 3.1: El gas contenido inicialmente en la caja (a) ocupa el volumen completo de la caja. Con la ayuda de un pistón comprimimos cuasiestáticamente el gas de manera que al final del proceso el gas ocupa únicamente la mitad del volumen de la caja (b). La entropía interna del sistema disminuye mientras que la producción interna de entropía aumenta y se manifiesta en un flujo de calor hacia el exterior.

Sin embargo la producción de entropía siempre es positiva. La entropía interna del sistema disminuye a expensas de una enorme producción de entropía al interior del sistema que se manifiesta en el flujo de calor hacia el exterior.

3.4.3 Temperatura Absoluta

Para un sistema cerrado, que no intercambia masa sino sólo calor con sus alrededores, el teorema de Carnot-Clausius dice:

$$dS = \frac{dQ}{T} \quad (3.14)$$

donde T es una cantidad positiva llamada *temperatura absoluta*.

Despejando dS de la ecuación (3.6) y tomando en cuenta todos los posibles cambios en el número de moles $n_1 \dots n_c$, podemos escribir:

$$dS = \frac{dE}{T} + \frac{p}{T} dV - \sum_{\gamma} \frac{\mu_{\gamma}}{T} dn_{\gamma} \quad (3.15)$$

Las cantidades μ_γ son los potenciales químicos y están definidos como:

$$\mu_\gamma = -T \left(\frac{\partial S}{\partial n_\gamma} \right)_{EV, n'_\gamma} \quad (3.16)$$

donde n'_γ denota que todos los números de mol con excepción de n_γ se mantienen constantes al tomar la diferencial.

La fórmula (3.15) se debe a Gibbs y juega un papel fundamental en la evaluación de la producción de entropía.

3.4.4 Producción de Entropía en Sistemas Continuos

Hasta ahora, hemos considerado únicamente sistemas en los que se considera un número finito de "regiones homogéneas". Las variables de estado intensivas tienen el mismo valor en cada región homogénea, pero distinto valor con respecto a otras regiones. Como resultado, las propiedades intensivas son discontinuas en la frontera de cada región homogénea. En esta sección estudiaremos sistemas en los cuales las variables de estado intensivas no son sólo funciones del tiempo, sino funciones continuas de las coordenadas espaciales. A estos sistemas se les llama sistemas continuos. Por ejemplo, una barra de metal calentada por un extremo y a la vez enfriada por el otro extremo es un sistema continuo.

La conservación de la masa en sistemas continuos se expresa por la ecuación de continuidad para la densidad ρ

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = -\text{div} \rho \vec{w}, \quad (3.17)$$

donde \vec{w} es la velocidad macroscópica del elemento de masa. La ecuación (3.17) dice que la masa total en cualquier elemento de volumen del sistema puede cambiar únicamente si existe un flujo de materia hacia afuera (o hacia adentro) del elemento de volumen.

En general, el cambio local de una cantidad física se debe no sólo a la divergencia de la corriente a la cual está asociada, sino también a un término "fuente", que debe ser tomado en cuenta. Estableciendo una ecuación para cualquier variable con propiedades

de una “densidad” generalizada, es decir una variable extensiva por unidad de volumen, por ejemplo la entropía s por unidad de volumen, s_v , la ecuación de balance será

$$\frac{\partial s_v}{\partial t} = -\text{div } \vec{\phi} + \sigma, \quad (3.18)$$

donde $\vec{\phi}$ es el flujo de entropía y σ es la producción de entropía por unidad de volumen y unidad de tiempo. Esta ecuación es la extensión de (3.9) para sistemas continuos, y en lugar de (3.10) y (3.11), postulamos

$$\sigma = 0, \quad \text{procesos reversibles,} \quad (3.19)$$

$$\sigma > 0, \quad \text{procesos irreversibles.} \quad (3.20)$$

3.5 Producción de Entropía y Procesos Irreversibles

Entre los procesos irreversibles más comunes que contribuyen a la producción interna de entropía $d_i S$ están las reacciones químicas, la conducción de calor, difusión, etc. Para cada uno de estos fenómenos se puede definir un flujo interno J_k , el cual esencialmente denota la tasa de cambio de los procesos irreversibles, y una fuerza X_k , relacionada con la forma de mantener las condiciones de no-equilibrio; entonces la producción de entropía puede ser escrita como una suma de productos de fuerzas generalizadas más las razones o tasas correspondientes (o “flujos” generalizados) de los procesos irreversibles:

$$\frac{d_i S}{dt} = \sum_k J_k X_k > 0 \quad (3.21)$$

Hemos adoptado la notación en la que denotamos las fuerzas generalizadas como X_k y los flujos generalizados como J_k . Con esta notación, tenemos que por ejemplo, la producción de entropía debida a una reacción química se escribe como

$$\frac{d_i S}{dt} = J_q X_q \quad \text{con} \quad J_q = v, \quad X_q = \frac{A}{T} \quad (3.22)$$

donde v es la velocidad o tasa de reacción química y A es la afinidad de la reacción química.

En general los flujos J_k son funciones complicadas de las fuerzas; pero cuando la relación entre los flujos y las fuerzas es lineal la situación se vuelve bastante sencilla

$$J_k = \sum_l^l L_{kl} X_l \quad (3.23)$$

en la cual L_{kl} denota el conjunto de coeficientes fenomenológicos. Esto es lo que sucede cerca del equilibrio, donde además $L_{kl} = L_{lk}$ como lo dicen las relaciones de reciprocidad de Onsager donde la propiedad principal de la reversibilidad microscópica consiste en la invarianza de todas las ecuaciones mecánicas de movimiento de las partículas individuales con respecto a la transformación $t \rightarrow -t$.

3.6 Estados estacionarios de no-equilibrio

3.6.1 Significado termodinámico de los estados estacionarios de no-equilibrio

Un estado estacionario no debe confundirse con aquel estado en el que la producción de entropía es cero (estado de equilibrio). Un estado estacionario es aquel que se caracteriza por un principio extremal que establece que en el estado estacionario, la producción de entropía posee un valor mínimo compatible con algunas condiciones auxiliares dependientes del sistema especificado.

En un estado estacionario todas las variables de estado son independientes del tiempo incluyendo la entropía. Es entonces claro que en el estado estacionario una producción de entropía positiva tiene que ser compensada con un flujo externo de entropía de forma tal que la variación total de la entropía en el tiempo es cero:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt} = 0 \quad (3.24)$$

pero como

$$\frac{d_i S}{dt} > 0 \quad (3.25)$$

necesariamente

$$\frac{d_e S}{dt} = -\frac{d_i S}{dt} < 0 \quad (3.26)$$

Los estados estacionarios de no-equilibrio, no pueden ocurrir en sistemas cerrados pues el flujo de entropía necesariamente debe mantener el estado estacionario.

3.7 Termodinámica de procesos irreversibles para interacciones no lineales

El propósito fundamental de la termodinámica clásica irreversibles consiste en la evaluación de la producción de entropía y el flujo de entropía empezando con la fórmula de Gibbs (3.15). La interpretación física de esta fórmula consiste en que (incluso fuera del equilibrio) la entropía depende de las mismas variables de las que depende en equilibrio. Esto es cierto únicamente para regiones no muy alejadas del equilibrio.

3.7.1 Variación de la producción de entropía

Primero que nada asumiremos que para la producción de entropía por unidad de tiempo, la notación es:

$$\mathcal{P} = \frac{d_i S}{dt}, \quad (3.27)$$

entonces la producción de entropía está dada por

$$\mathcal{P} = \frac{d_i S}{dt} = \sum_k J_k X_k \geq 0 \quad (3.28)$$

Si descomponemos el cambio en el tiempo de $d\mathcal{P}$ en dos partes; una relacionada con el cambio en las fuerzas y la otra relacionada con el cambio en los flujos, tenemos

$$d\mathcal{P} = d_X \mathcal{P} + d_J \mathcal{P} = \sum_k J_k dX_k + \sum_k X_k dJ_k, \quad (3.29)$$

y se puede probar que [Prigogine,1967]: -

En todo el dominio de validez de la termodinámica de procesos irreversibles, la contribución del cambio de las fuerzas en el tiempo a la producción de entropía es negativo o cero, es decir

$$d_X \mathcal{P} \leq 0 \quad (3.30)$$

esta ecuación es válida, siempre y cuando las condiciones de frontera sean independientes del tiempo. Esta ecuación expresa el resultado más general obtenido hasta ahora en la termodinámica de procesos irreversibles.

Las ecuaciones (3.24), (3.25), (3.26) y (3.30) son resultados que serán utilizados en el modelo que presentamos en esta tesis.

Capítulo 5

Algoritmos Genéticos

Una vez establecido el formalismo con el cual vamos a trabajar, tenemos que decir cómo vamos a encontrar los coeficientes de intercambio y producción de entropía que puedan ser representantes de ecosistemas en la naturaleza. Creemos que una buena forma de establecer estos valores de los coeficientes de interacción es utilizando un algoritmo genético que respete los criterios termodinámicos. A continuación presentaremos las bases de como se constuyen éstos y su realación con el formalismo presentado en el capítulo anterior.

Los algoritmos genéticos son métodos utilizados para la resolución de problemas de búsqueda y optimización global [Goldberg, 1989] que aplican conceptos concernientes con la evolución biológica tales como la selección basada en la población, reproducción sexual y mutación. La mecánica de un algoritmo genético está basada primordialmente en reproducir líneas o cadenas de números al azar, intercambiar fracciones de éstas y evaluarlas con una función de aptitud o "fitness".

Los algoritmos genéticos buscan encontrar una solución (x_1, \dots, x_n) tal que una función de aptitud o $F(x_1, \dots, x_n)$ sea máxima (o mínima). En el caso del modelo que estamos presentando la función de aptitud es una función de las variables Γ . En primer lugar se genera una población al azar de variables (x_1, \dots, x_n) que se ubica dentro de un rango específico para cada variable. En segundo lugar, se evalúa cada una de las soluciones y se le asigna una función de aptitud. Posteriormente se escoge de la población de soluciones aquellas que tengan una mayor "aptitud", la cual determina las parejas para el proceso de

	Γ_1	Γ_2	Γ_{11}	Γ_{12}	\cdot	\cdot	\cdot		
A_1	1101	1011	1111	1001	\cdot	\cdot	\cdot	0101	0011
A_2	0001	0011	1010	0110	\cdot	\cdot	\cdot	0010	1110
A_3	1001	0110	1100	0000	\cdot	\cdot	\cdot	0011	1001
\vdots									
\vdots									
\vdots									
A_{20}	0010	1110	0001	1111	\cdot	\cdot	\cdot	1010	1011

Figura 5.1: Las cadenas de números son generadas al azar y se escogen las mejores para el entrecruzamiento y mutación, formando así la siguiente generación. Las Γ s que representan los coeficientes de producción e intercambio de entropía son las variables a optimizar.

manipulación genética y, finalmente se realiza la mutación (cambio) y entrecruzamiento (combinación) de las diferentes soluciones de esa parte escogida, para reconstruir la población. Este proceso se repite un número determinado de veces, hasta que se encuentre la solución deseada.

La población inicial de individuos, representada por las cadenas de la figura (5.1), está formada por una serie de coeficientes cuyos valores son generados al azar dentro de un límite establecido. Estos individuos representan el conjunto de los coeficientes de interacción en el modelo presentado, es decir, las Γ s. En primera instancia las cadenas generadas al azar están representados por números binarios, que posteriormente se convierten en números reales para poder utilizarlos en el modelo.

Ya generada la población al azar se comienza a elaborar el algoritmo genético empleando cuatro operadores básicos:

- Producción
- Selección
- Reproducción

- Cruce o "Crossover"
- Mutación
- Evaluación de "fitness"

Después de la producción de la población al azar en la primera generación, seleccionamos las cadenas genéticas más aptas de la población para poder reproducirse.

La selección está basada en la función de aptitud. En nuestro modelo buscamos encontrar un ecosistema representativo de la naturaleza. Para esto es necesario hallar una función de aptitud consistente con los criterios termodinámicos sobre los cuales está basado el modelo. En particular, buscamos un sistema termodinámico que alcance un estado estacionario, por lo cual pedimos que:

$$\left(\frac{d_i S}{dt} + \frac{d_e S}{dt} \right) \rightarrow 0$$

y en segundo lugar buscamos que se cumpla que la producción interna de entropía sea positiva definida y grande, es decir

$$\frac{d_i S}{dt} \gg 0$$

Entonces, una función de aptitud razonable, que cumple con los requisitos antes impuestos y que proponemos para el modelo, es

$$F = \frac{d_i S/dt}{|d_i S/dt + d_e S/dt|}$$

Justo en el estado estacionario esta función diverge. Sin embargo, $d_i S/dt$ y $d_e S/dt$ son funciones de las variables Γ y la función de aptitud posee muchos máximos locales que representan juegos de Γ s. No nos interesa si esta función diverge, únicamente queremos obtener un juego de Γ s que corresponda a la vecindad de un máximo local de la función de aptitud.

Una vez fijada esta función, dejamos evolucionar las Γ s hasta que esta función sea máxima.

Generamos arbitrariamente veinte cadenas genéticas, y escogemos dentro de éstas las diez con mayor capacidad para satisfacer las condiciones que estamos buscando para los coeficientes de interacción. Una vez seleccionados los mejores individuos (juego de Γ s) de acuerdo a la función de aptitud, procedemos con el operador de reproducción.

La operación de cruce es un proceso en el cual dos individuos se combinan para generar uno o más nuevos individuos. Existen dos pasos en esta operación. El primer paso es escoger dos "progenitores" y el segundo es combinar las soluciones para producir de esta manera dos nuevos individuos.

La combinación se da por el cruce simple de la siguiente manera: se elige una posición entera k entre 1 y $l - 1$ donde l es la longitud de la cadena, a lo largo de ésta y se corta. Dos nuevas cadenas son creadas al intercambiar todos los caracteres entre las posiciones $k + 1$ y l . Es decir, todos los valores a la derecha del punto de corte en cada solución son intercambiadas. Por ejemplo, consideremos las cadenas A_1 y A_2 :

$$A_1 = 0111|01 \quad A_2 = 1101|10$$

Supongamos que al escoger un entero al azar entre 1 y 5, obtenemos $k = 4$ (como lo indica el símbolo separador |). El cruce resultante produce entonces dos nuevas cadenas A'_1 y A'_2 producto de una nueva generación.

$$A'_1 = 011110 \quad A'_2 = 110101$$

El operador de mutación modifica una sola solución. En un algoritmo genético común, la probabilidad de que ocurra una mutación es muy baja pero su función es muy importante pues intenta prevenir la convergencia prematura a una solución sub-óptima. La mutación consiste en la alteración ocasional del valor de una posición de la cadena genética. Por ejemplo, en el código binario esto simplemente significa cambiar un 1 a un 0 ó viceversa. El número de valores cambiados durante la mutación y la magnitud del cambio puede ser ajustada por el usuario con el fin de controlar qué tan similar será la solución final a la solución encontrada antes de la mutación.

Una vez realizada la reproducción haciendo uso de los operadores de cruce y mutación, evaluamos la función de aptitud o fitness de nueva

cuenta, para luego seleccionar las cadenas genéticas más adecuadas para formar la siguiente generación.

Una vez obtenidos los coeficientes que cumplen con las condiciones termodinámicas impuestas (reflejadas en la función de aptitud que escogimos), evaluamos estos coeficientes en las ecuaciones (4.8), (4.10) y (4.2) del capítulo anterior. Observamos el comportamiento del ecosistema en el programa principal del modelo numérico y observamos si estos coeficientes cumplen con los requisitos necesarios para representar un ecosistema atractor estable.

Hay que aclarar que los ecosistemas con un juego dado de Γ_s , aunque respetan los criterios termodinámicos no siempre son viables a largo plazo. En ocasiones sólo existen por lapsos de tiempo cortos pues sus poblaciones eventualmente se extinguen. Por ejemplo, si inventamos un ecosistema seleccionando animales al azar de un zoológico, evidentemente el ecosistema existirá por un lapso de tiempo corto durante el cual necesariamente respetará los criterios de la termodinámica aunque no sea viable a largo plazo (es decir, el sistema nunca alcanza un estado estacionario). Los criterios termodinámicos en este trabajo sirven para definir la trayectoria de un ecosistema viable perturbado.

Entonces, si las poblaciones llegan a un atractor cíclico o a un atractor de punto fijo, entonces consideramos que los coeficientes (Γ_s) son aceptables para ser utilizados. En cambio, si los coeficientes no llegan a producir un ciclo estable o un punto fijo en el espacio poblacional, entonces realizamos una nueva búsqueda de coeficientes de interacción.

Capítulo 4

Aplicabilidad de la Termodinámica fuera de Equilibrio a los Ecosistemas

4.1 Introducción

Ahora que ya tenemos una base teórica tanto de estabilidad como de termodinámica irreversible, podemos ubicar a los ecosistemas, dentro de un marco teórico basado en estos criterios.

La teoría de termodinámica fuera de equilibrio aplicada a la estabilidad de los ecosistemas puede rendir grandes frutos pues las leyes de la termodinámica son las leyes más generales y funcionan a todos niveles de forma similar, en el sentido de que éstas tienen su origen en simetrías de la naturaleza como invarianza temporal, invarianza bajo rotaciones, entre otras transformaciones de norma. No hay duda de que estas simetrías existen en todas las escalas y por consecuencia las leyes de la termodinámica son aplicables siempre y cuando uno sea cuidadoso al aplicarlas (por ejemplo, asegurando que el sistema esté en equilibrio). Por otro lado, cuando usamos las leyes de la termodinámica en el estudio de un sistema complejo, el número de variables usadas para describir al sistema se ven reducidas a un número menor de variables efectivas. Finalmente, los estados estacionarios y de equilibrio puntual dentro de los ecosistemas, parecen tener gran similitud con los estados

estacionarios y transiciones de fase que aparecen en la termodinámica fuera de equilibrio.

Han habido numerosos intentos para encontrar una teoría plausible que explique a los ecosistemas. El primer intento basado en leyes físicas, fue realizado por Alfred J. Lotka (1922). Pero la primera vez que se quiso introducir la teoría de termodinámica fuera de equilibrio para la explicación de los ecosistemas fue en 1944 por Schrödinger [Schrödinger, 1944]. Schrödinger afirmó que los seres vivos están regidos por las leyes de la termodinámica y que tanto la estructura como los procesos biológicos son mantenidos por un continuo flujo interno de entropía negativa a expensas de un incremento de la entropía en el ambiente externo. Posteriormente Prigogine encontró enormes similitudes entre los seres vivos y los estados estacionarios y de equilibrio que se dan en termodinámica fuera de equilibrio [Prigogine, 1967]. En 1994 Schneider y Kay describieron por primera vez características de los ecosistemas, basándose en varios aspectos de la termodinámica fuera de equilibrio [Schneider, E., Kay, J., 1994]. Finalmente en 2005, Michaelian [Michaelian, 2005] realizó por primera vez una descripción cuantitativa, basada en la teoría de termodinámica fuera de equilibrio de la dinámica de los ecosistemas. En esta tesis tomaremos el trabajo de Michaelian como base para explicar la dinámica de los ecosistemas. Ampliaremos el modelo e investigaremos qué tan sensibles son los ecosistemas a perturbaciones externas.

4.2 Modelo Teórico

La hipótesis general en este trabajo consiste en suponer que un ecosistema es un sistema termodinámico abierto y fuera de equilibrio, sobre el cual hay condiciones de frontera consideradas como constantes durante ciertos intervalos de tiempo. Supondremos también que los principios de la termodinámica fuera de equilibrio pueden aplicarse a este sistema.

Consideramos que los individuos de las especies son centros de producción e intercambio de entropía, y como suponemos condiciones a la frontera constantes, la termodinámica fuera de equilibrio nos dice que este sistema llegará a un estado estacionario en el cual la entropía

total será constante. Bajo estas condiciones a la frontera, cualquier respuesta del ecosistema a alguna perturbación (inducida interna o externamente) debe respetar los siguientes principios de la termodinámica irreversible:

1. La producción interna de entropía debe ser positiva definida,

$$\frac{d_i S}{dt} > 0, \quad (4.1)$$

y

2. como las condiciones a la frontera son independientes del tiempo el cambio de la producción de entropía debido a cambios en las fuerzas generalizados (las poblaciones) debe ser negativa definida.

$$\frac{d_X \mathcal{P}}{dt} < 0, \quad (4.2)$$

con

$$\mathcal{P} = \frac{d_i S}{dt}. \quad (4.3)$$

Estos principios limitan las posibles respuestas de un ecosistema a perturbaciones, dando lugar a predicciones cuantitativas de las relaciones de las tasas de cambio de las poblaciones que componen el ecosistema.

El marco formal de la termodinámica irreversible para tratar los ecosistemas fue considerado en detalle en el artículo "Thermodynamic Stability of Ecosystems" [Michaelian, 2005].

El cambio total de la entropía dentro un ecosistema, puede ser escrito como:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt}, \quad (4.4)$$

donde los subíndices "e" e "i" se refieren a cambios en la producción y flujo de entropía debido a flujos "externos" y producción "interna" respectivamente.

Por otro lado como estamos suponiendo que las condiciones a la frontera son constantes y las ecuaciones (4.1) y (4.2) se cumplen, el

cambio en la entropía total del sistema será igual a cero al llegar a un estado estacionario estable

$$\frac{d_i S}{dt} + \frac{d_e S}{dt} = 0, \quad (4.5)$$

y como la producción interna de entropía del sistema siempre es positiva, el flujo externo de entropía está dado por:

$$\frac{d_e S}{dt} = -\frac{d_i S}{dt}, \quad (4.6)$$

En los procesos irreversibles definimos un flujo interno J_k , el cual denota la tasa de cambio de los procesos irreversibles, y una fuerza X_k , relacionada con la forma de mantener las condiciones de no-equilibrio. La producción de entropía en un sistema se escribe como una suma de productos de fuerzas generalizadas más las razones o tasas correspondientes (o "flujos" generalizados) de los procesos irreversibles:

$$\frac{d_i S}{dt} = \sum_k J_k X_k > 0. \quad (4.7)$$

En el marco de los ecosistemas las poblaciones representan las fuerzas generalizadas. Los flujos generalizados están representados por el flujo e intercambio de entropía con el medio ambiente externo.

El ecosistema modelo que presentamos es un modelo simple y poco realista, pero bastante ilustrativo. El ecosistema está formado por tres poblaciones que incluyen términos de interacción de hasta tres cuerpos. Dos de las poblaciones p_1 y p_2 se consideran variables, mientras que la tercera p_3 permanece constante y representa las condiciones a la frontera, que como hemos mencionado permanecen constantes en el ecosistema. Esto último lo hacemos para asegurarnos de que las condiciones de la teoría de termodinámica fuera de equilibrio sean satisfechas y se pueda llegar a un estado estacionario termodinámico. La implicación física de mantener p_3 fija, es establecer la constancia del organismo productor (por ejemplo las algas que realizan fotosíntesis en el agua, el pasto y forraje en un prado, o en general, la cantidad de nutrientes que se introducen en un ecosistema).

Al asumir que un ecosistema es un sistema termodinámico abierto con condiciones a la frontera constante, suponemos que el ecosistema

recibe un flujo de entropía constante proveniente de los organismos primarios del ecosistema. Estos organismos utilizan la luz del Sol para producir energía utilizable por medio de la fotosíntesis. Cuando fijamos p_3 fijamos las condiciones a la frontera constantes sobre el ecosistema, pues el hecho de mantener un flujo de nutrientes constante producido por el organismo primario del ecosistema, es equivalente a fijar las condiciones a la frontera. Fijar una población representante del organismo productor en el modelo, es más simple de implementar que considerar todos los flujos que mantienen las condiciones a la frontera del ecosistema constantes (flujo de luz, agua, masa, etc.). Es una gran simplificación, sin embargo, no afecta los resultados generales de la teoría.

La entropía total introducida o expelida del ecosistema debido a procesos irreversibles de un cuerpo puede ser escrita como:

$$\frac{d_e S}{dt} = \sum_{\gamma=1}^n p_\gamma \Gamma_\gamma^e, \quad (4.8)$$

donde la suma se toma sobre las n especies del ecosistema, la p_γ es la población de las especies γ y Γ_γ^e representa la tasa de cambio o flujo de entropía con el medio externo por individuo de la especie γ por unidad de tiempo como resultado del flujo de energía, masa o calor. Por ejemplo, la energía por individuo por unidad de tiempo introducida en el ecosistema debido a la fotosíntesis está dada por de_γ , el calor transportado al ambiente por individuo por unidad de tiempo es dq_γ y las componentes de masa (digamos por ejemplo los nutrientes de una comunidad) del tipo α tomadas o expelidas por las especies γ , son las $dn_{\gamma\alpha}$ con potencial químico $\mu_{\gamma\alpha}$. Entonces el flujo e intercambio de entropía con el medio ambiente por individuo estará dado por

$$\Gamma_\gamma^e = \frac{1}{T} \frac{de_\gamma + dq_\gamma}{dt} - \frac{1}{T} \sum_{\alpha} \mu_{\gamma\alpha} \frac{dn_{\gamma\alpha}}{dt}, \quad (4.9)$$

La temperatura T de los individuos se supone como aproximadamente constante para el ecosistema [Gallucci, 1973].

Similarmente la producción interna de entropía, incluyendo la producción interna por individuo y el intercambio de entropía entre los

individuos de las especies puede ser escrito como:

$$\frac{d_i S}{dt} = \sum_{\gamma=1}^n p_{\gamma} \left[\Gamma_{\gamma}^i + \sum_{\gamma'=1}^n p_{\gamma'} \Gamma_{\gamma\gamma'} + \sum_{\gamma'\gamma''=1}^n p_{\gamma'} p_{\gamma''} \Gamma_{\gamma\gamma'\gamma''} + O(4) \right] > 0, \quad (4.10)$$

donde

- Γ_{γ}^i representa la producción de entropía debida a procesos irreversibles de un cuerpo que ocurren al interior del individuo (por ejemplo: fotosíntesis, respiración, evapotranspiración, metabolismo, etc.).
- $\Gamma_{\gamma\gamma'}$ representa la producción e intercambio de entropía debida a procesos irreversibles de dos cuerpos, es decir, entre dos individuos (por ejemplo: interacciones depredador-presa, competencia, simbiosis, mutualismo, etc.).
- $\Gamma_{\gamma\gamma'\gamma''}$ representa la producción e intercambio de entropía debido a procesos irreversibles de tres cuerpos.
- $O(4)$ y términos de mayor grado representan la producción e intercambio de entropía debido a procesos de 4 y más cuerpos (por ejemplo, aquellos procesos necesarios para el funcionamiento de las sociedades).

En este caso, los flujos generalizados están dados por las poblaciones, y los flujos generalizados por los flujos de entropía, es decir,

$$X_{\gamma} = p_{\gamma} \quad (4.11)$$

y

$$J_{\gamma} = \left[\Gamma_{\gamma}^i + \sum_{\gamma'=1}^n p_{\gamma'} \Gamma_{\gamma\gamma'} + \sum_{\gamma'\gamma''=1}^n p_{\gamma'} p_{\gamma''} \Gamma_{\gamma\gamma'\gamma''} + O(4) \right] \quad (4.12)$$

El último resultado que requerimos de la termodinámica no-lineal es un resultado conocido como *criterio general evolutivo* [Prigogine,1967] expresado en la ecuación (4.2). Este criterio establece que el cambio de la producción de entropía debido a cambios en las fuerzas generalizadas (las poblaciones), debe de ser negativo definido para sistemas con condiciones a la frontera constantes, o sea,

$$\frac{d_X \mathcal{P}}{dt} = \sum_{\gamma} dp_{\gamma} \left[\Gamma_{\gamma}^i + \sum_{\gamma'} p_{\gamma'} \Gamma_{\gamma\gamma'} + \sum_{\gamma' \gamma''} p_{\gamma'} p_{\gamma''} \Gamma_{\gamma\gamma' \gamma''} + O(4) \right] < 0 \quad (4.13)$$

La dinámica del ecosistema puede ser determinada ahora a partir de las ecuaciones (4.10) y (4.13) una vez especificadas las Γ s. Las Γ s representan la producción y flujo de entropía entre los individuos de las especies y entre los individuos con su medio ambiente. Éstas han sido definidas en la ecuación (4.9) para interacciones de un cuerpo. Podemos escribir una expresión similar para las $\Gamma_{\gamma\gamma'}$, etc. representando la producción e intercambio de entropía entre los individuos de las especies γ y γ' en términos de energía, calor y masa generada o intercambiada debido a la interacción de dos cuerpos.

Determinar las Γ s para un ecosistema real requiere la obtención de los flujos de energía, calor y masa entre los individuos de las especies participantes y entre los individuos y el medio ambiente externo. Debido a la carencia de datos experimentales para estos flujos generamos los coeficientes Γ para el ecosistema modelo utilizando un algoritmo genético que respete los criterios termodinámicos.

Una vez determinada la dinámica del ecosistema, las ecuaciones (4.10) y (4.13) con un juego de Γ s específico, nos conducen a dinámicas poblacionales de atractores cíclicos o de punto.

Ya obtenidos los atractores (de ciclo o de punto), perturbamos el ecosistema disminuyendo o aumentando el número de individuos en una o más poblaciones a lo largo de la trayectoria de su dinámica poblacional, y observamos cuáles son los resultados de éstas perturbaciones.

Capítulo 7

Conclusiones

Bajo el marco de la termodinámica irreversible desarrollamos un modelo teórico del comportamiento de un ecosistema al ser perturbado. Consideramos que todo ecosistema es un sistema macroscópico sujeto a las leyes de la termodinámica fuera de equilibrio. Definimos a un ecosistema como un sistema termodinámico abierto y fuera de equilibrio sobre el cual existen condiciones de frontera que pueden ser consideradas constantes a lo largo de lapsos de tiempo determinados. Los individuos de cada especie que componen al ecosistema son centros de producción e intercambio de entropía y, como suponemos condiciones a la frontera constantes, la termodinámica irreversible predice que este sistema llegará a un estado estacionario en el cual el cambio en la entropía total es cero. Bajo estas condiciones, cualquier respuesta del ecosistema a alguna perturbación (inducida interna o externamente) debe respetar los siguientes principios fundamentales de la termodinámica irreversible. El cambio total de la entropía de un ecosistema, puede escribirse como:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt} \quad (7.1)$$

donde los subíndices “e” e “i” se refieren a cambios en la entropía del sistema debido a flujos “externos” y producción “interna” respectivamente, donde

$$\frac{d_i S}{dt} > 0 \quad (7.2)$$

por la segunda ley de la termodinámica. Como estamos buscando un estado estacionario en el cual las condiciones a la frontera sean constantes suponemos que $\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt} = 0$, entonces,

$$\frac{d_e S}{dt} \simeq -\frac{d_i S}{dt}, \quad (7.3)$$

de donde concluimos que,

$$\frac{d_e S}{dt} < 0. \quad (7.4)$$

El flujo de entropía a través del ecosistema puede ser escrito como:

$$\frac{d_e S}{dt} = \sum_{\gamma=1}^n p_{\gamma} \Gamma_{\gamma}^e. \quad (7.5)$$

La suma se toma sobre las n especies del ecosistema. Las p_{γ} son las poblaciones de las especies y Γ_{γ}^e representa la tasa de cambio o flujo de entropía con el medio externo por individuo de una especie γ .

$$\Gamma_{\gamma}^e = \frac{1}{T} \frac{de_{\gamma} + dq_{\gamma}}{dt} - \frac{1}{T} \sum_{\alpha} \mu_{\gamma\alpha} \frac{dn_{\gamma\alpha}}{dt} \quad (7.6)$$

Para un ecosistema real, estas Γ s pueden ser determinadas empleando la ecuación de Gibbs y midiendo flujo de energía, calor, y masa. La energía de un individuo por unidad de tiempo está dada por de_{γ} , el calor transportado al ambiente por individuo por unidad de tiempo es dq_{γ} y las componentes (digamos por ejemplo los nutrientes de una comunidad) del tipo α tomados o expelidos por las especies γ son las $dn_{\gamma\alpha}$ con potencial químico $\mu_{\gamma\alpha}$.

Desarrollando la interacción entre individuos de especies en un desarrollo de n -cuerpos tenemos que la producción interna de entropía del ecosistema es:

$$\frac{d_i S}{dt} = \sum_{\gamma=1}^n p_{\gamma} \left[\Gamma_{\gamma}^i + \sum_{\gamma'=1}^n p_{\gamma'} \Gamma_{\gamma\gamma'} + \sum_{\gamma'\gamma''=1}^n p_{\gamma'} p_{\gamma''} \Gamma_{\gamma\gamma'\gamma''} + O(4) \right] > 0 \quad (7.7)$$

donde

- Γ_γ^i representa la producción de entropía debida a procesos irreversibles de un cuerpo (fotosíntesis, respiración, evapotranspiración, metabolismo, etc.).
- $\Gamma_{\gamma\gamma'}$ representa la producción de entropía debida a procesos irreversibles de dos cuerpos (interacciones depredador-presa, competencia, simbiosis, mutualismo, etc.).
- $\Gamma_{\gamma\gamma'\gamma''}$ representa la producción de entropía debida a procesos irreversibles de tres cuerpos.
- $O(4)$ representa la producción de entropía debida a procesos irreversibles de 4 y más cuerpos como las sociedades.

El último resultado que requerimos de la termodinámica irreversible es un resultado conocido como el criterio general evolutivo [Prigogine, 1967]. Este criterio dice que el cambio en la producción de entropía debido a cambios en las fuerzas generalizadas (que en este caso corresponden a las poblaciones -ver capítulo 3-), debe de ser negativo definido para sistemas con condiciones a la frontera constantes

$$\frac{d_X \mathcal{P}}{dt} \leq 0, \quad (7.8)$$

donde

$$\mathcal{P} = \frac{d_i S}{dt}. \quad (7.9)$$

Cualquier respuesta del ecosistema a perturbaciones debe respetar las ecuaciones (7.1), (7.7) y (7.8). Y aplicando estas tres ecuaciones simultáneamente, junto con los cambios en la entropía del sistema en términos de las poblaciones (Ec. (7.5 y 7.7)), llegamos al resultado buscado como respuesta dinámica del ecosistema a la perturbación.

Bajo las condiciones y criterios termodinámicos mencionados a lo largo de este trabajo y otros [Michaelian, 2005], hemos mostrado que la dinámica del ecosistema es conducida a un estado estacionario termodinámico que es representativo ya sea de un atractor de punto o un atractor cíclico.

Una vez establecido el formalismo con el cual trabajamos, encontramos los coeficientes de intercambio y producción de entropía. La

forma de establecer estos valores de los coeficientes de interacción es por medio de un algoritmo genético (ver capítulo 5) con una función de aptitud representativa de los criterios termodinámicos antes mencionados.

Estudiamos la respuesta de los ecosistemas a perturbaciones externas, bajo las condiciones y criterios termodinámicos antes mencionados. Mostramos que este análisis nos da una nueva perspectiva del destino de ecosistemas perturbados.

Primero analizamos el caso en el que teníamos muchas poblaciones iniciales p_1^0 y p_2^0 distintas pero manteníamos la población p_3 fija. Encontramos que la dinámica del ecosistema nos conduce en general hacia un mismo atractor (ya sea cíclico o de punto fijo). Sin embargo, los resultados muestran que existen regiones del espacio poblacional para las cuales la producción interna de entropía $\frac{d_i S}{dt}$ es negativa, lo que implica que estos ecosistemas con estas poblaciones iniciales no pueden sobrevivir en la naturaleza. También encontramos que existen condiciones iniciales para las cuales una o ambas poblaciones se hacen negativas o “se extinguen”.

En lo que respecta a la producción y flujo de entropía hallamos que en todos los casos en los que se llega a un estado estacionario $d_i S/dt$ y $d_e S/dt$ son similares y de signo contrario. Este resultado tiene su origen en el diseño del ecosistema modelo por la selección de los coeficientes de interacción, los cuales son seleccionados por medio de un algoritmo genético con una función de aptitud que favorece el estado estacionario tal y como lo requiere la termodinámica fuera de equilibrio.

Después realizamos perturbaciones en las poblaciones p_1 y p_2 a lo largo de su trayectoria en el espacio poblacional, encontrando diversos resultados. Corroboramos que los casos en los que se llega a un estado estacionario, son totalmente compatibles con las leyes de la termodinámica fuera de equilibrio.

Encontramos que una perturbación a lo largo de la trayectoria del ecosistema puede o no, determinar el colapso de un ecosistema dependiendo del tamaño de la perturbación, la población sobre la cual se realiza la perturbación y el momento en el que se realiza ésta. En resumen, podemos decir que la permanencia o sobrevivencia de un ecosistema depende de la región del espacio poblacional hacia la cual

se realiza la perturbación. Es decir, en general encontramos que existen regiones en el espacio poblacional para las cuales la generación de una perturbación hacia estas regiones resulta en el colapso del ecosistema. También podemos concluir que existen regiones dentro del espacio poblacional que resultan ser más resistentes a las perturbaciones de forma tal que enormes perturbaciones no logran colapsar el ecosistema. En este caso el ecosistema regresa al punto estacionario original. Éste es un descubrimiento importante pues indica que la extinción o colapso de un ecosistema no necesariamente depende del número de individuos de cierta población sino de la región en el espacio poblacional hacia la cual se perturba el ecosistema.

Dentro del modelo teórico que hemos presentado p_3 representa la población primaria o productora la cual mantiene las condiciones a la frontera constantes, así que al cambiar p_3 lo que estamos variando, son las condiciones a la frontera. Variando la población p_3 encontramos resultados sumamente interesantes.

Por un lado observamos que al reducir los nutrientes del ecosistema (el flujo de entropía negativa desde el exterior), éste puede llegar a extinguirse. Otra posibilidad es que el ecosistema llegue a un nuevo atractor en el espacio poblacional. Sin embargo, este nuevo atractor no corresponde a un estado estacionario por lo que se deja de cumplir que $\frac{d_i S}{dt} = -\frac{d_e S}{dt}$. Tal sistema es inestable y sus parámetros de interacción siguen evolucionando hasta que la producción y el flujo de entropía llegan a ser iguales pero de signo contrario.

Encontramos que existen ocasiones en las cuales, al aumentar la población p_3 ; es decir la cantidad de nutrientes que entran al ecosistema, la amplitud del ciclo atractor del ecosistema en el espacio poblacional aumenta, trayendo como consecuencia dos posibles resultados. El primero es que, cualquier perturbación, por pequeña que ésta sea provoca el colapso o extinción del ecosistema. El otro resultado consiste en que, aún sin realizar perturbación alguna, el simple hecho de aumentar la cantidad de nutrientes en el ecosistema provoca el aumento de la amplitud del ciclo estable. Este aumento es tal que el ciclo toma valores negativos para una o ambas poblaciones en el espacio poblacional, provocando la extinción de una o ambas poblaciones. Este resultado sugiere una explicación a la “paradoja de enriquecimiento”

sustentada en un modelo basado en la teoría de la termodinámica.

El modelo presentado es un modelo muy simplificado y poco realista, pues únicamente consideramos tres poblaciones que interactúan entre sí, mientras que, en la realidad sabemos que los ecosistemas están constituidos por miles de especies interactuantes.

Sin embargo, la importancia del modelo es que su simplicidad nos permite observar comportamientos generales de la respuesta de ecosistemas a perturbaciones evitando complejidades innecesarias.

Se muestra que el tamaño y el momento de una perturbación a lo largo de la dinámica de un ciclo poblacional puede ser crucial en el buen (o fatal) desarrollo de un ecosistema, pues dependiendo de éstos dos factores el ecosistema persiste o se extingue.

Este trabajo genera una nueva perspectiva y una nueva visión de la forma de tratar con los ecosistemas, pues además de proveer una base sólida sobre la cual fundamentar el comportamiento de los ecosistemas, realiza predicciones explica experimentos relacionados con la dinámica poblacional de los ecosistemas, tales como el comportamiento de éstos al ser perturbados. También proporciona una explicación bajo un marco termodinámico de la paradoja de enriquecimiento.

El objetivo principal de la tesis fue satisfecho, pues basándonos en un formalismo teórico cuyo sustento es la termodinámica irreversible pudimos estudiar la respuesta de ecosistemas a perturbaciones tales como cambios en el tamaño de poblaciones y cambios en las condiciones a la frontera.

El trabajo que falta por realizar para el futuro relacionado con la predicción de la dinámica de los ecosistemas es bastante amplio. Por ejemplo, en un futuro se pueden realizar modelos con un mayor número de especies, es decir, ecosistemas más grandes y más realistas que nos den una mejor idea de la complejidad en el comportamiento de los ecosistemas. Por otro lado, con el incremento del número de especies podemos realizar búsquedas de ecosistemas caóticos; es decir, ecosistemas cuya dinámica los conduzca a atractores caóticos.

Otro aspecto que no tocamos aquí pero que es de suma importancia es la variación de los coeficientes de interacción (Γ 's) pues al variar estos coeficientes podemos analizar ecosistemas que pueden evolucionar, según evolucionan sus interacciones.

Otra cosa que podría ser aplicada al modelo es un cambio periódico en las condiciones a la frontera. Esto último sería de gran utilidad para entender qué pasa al cambiar periódicamente la cantidad de nutrientes en un ecosistema, tal y como ocurre en los cambios de estación, por ejemplo.

Finalmente, un trabajo interesante que podría realizarse en un futuro, es la parte experimental; una parte en la cual se estudien microecosistemas para averiguar si las predicciones del marco aquí presentado son correctas y verificables.

Por mi parte, planeo continuar con mis estudios alrededor de este tipo de temas dentro de grupos de ecología matemática, para desarrollar aún más conocimiento y ciencia dentro de esta área tan importante que es la ecología matemática y física.

Bibliografía

- [1] Lotka, A. J., "Contribution to the energetics of evolution",
Proc. Natl. Acad. Sci., (8) 147-155
1922
- [2] Michaelian., K., "Thermodynamic stability of ecosystems"
Journal of Theoretical Biology, (237), 3, 323-335
2005
- [3] Lineo, C., "Systema Naturae"
1758
- [4] Dinerstein,E., "Terrestrial Ecoregions of North America: A Con-
servation Assessment"
Island Press,
Washington, D.C., 1995
- [5] Mittermeier, R. A., Goettsch., "La importancia de la diversidad
biológica de México''
Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversi-
dad,
México, D. F., 1992
- [6] Flores Villelo, O., Gérez Fernandes, P., "Patrimonio vivo de
México: Un diagnóstico de la diversidad biológica''
Conservation International e Instituto Nacional de Recursos
Bióticos, A. C.,
México, D. F., 1989
- [7] Prigogine, I., "Thermodynamics of Irreversible Processes''

- Interscience Publishers
USA, 1967
- [8] Castro Figueroa, A., "Estabilidad de las ecuaciones diferenciales ordinarias y de las ecuaciones funcionales" ' '
Instituto Politécnico Nacional,
México, D.F., 1998
- [9] Lyapunov, A., "The general problem of motion stability"
Ph.D. Thesis
Kharkov, 1892
- [10] Lotka, A., "Elements of mathematical biology" ' '
Dover Publications, Inc. New York,
New York, E. U., 1956
- [11] Merkin, D. R., "Introduction to the theory of stability" ' '
Springer-Verlag, New York Inc.
E.U., 1997
- [12] Britton, N. F., "Essential Mathematical Biology"
Springer-Verlag, London.
E.U., 2003
- [13] Schrödinger, E., "What is Life?"
Cambridge University Press, Cambridge.
Cambridge, 1944
- [14] Schneider, E., Kay, J., "Complexity and Thermodynamics: towards a new ecology"
Futures **24**, 626-647
(1994)
- [15] McCann, K.S., "The diversity-stability debate"
Nature **242**, 228-233
(1990)
- [16] Jou, D. et. al., "Extended Irreversible Thermodynamics"
Springer-Verlag, Berlin.
Heidelberg, New York, 1996

- [17] De Groot, S. R., Mazur, P. "Non-equilibrium Thermodynamics"
North-Holland Publishing Company Co.,
Netherlands, 1961
- [18] Katchalsky, A., Curran, P. F., "Nonequilibrium Thermodynamics
in Biophysics"
Harvard University Press.,
U.S.A., 1965
- [19] Nicolis, G., Prigogine, I., "Exploring Complexity: An Introduction"
W. H. Freeman and Company, New York.,
U.S.A 1989
- [20] Devillers, James., "Genetic algorithms in molecular modeling"
Academic Press, London.
U.K., 1996
- [21] Goldberg, David E., "Genetic algorithms in search, optimization
and machine learning"
Addison-Wesley Publishing Co., Inc.
E.U., 1989
- [22] Rosenzweig L.M., "Paradox of Enrichment: Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time"
Science **171** 385-387
(1971)
- [23] Abrams, P.A, and J.Roth, "The responses of unstable food chains to enrichment"
Evolutionary Ecology **8** 356-375
(1975)
- [24] May, R.M., "Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles and chaos"
Science **186** 645-647
(1974)
- [25] Gilpin, M.E., "Enriched predator-prey systems: theoretical stability"

- Science **177** 902-904
(1972)
- [26] Yodzis, P., and S. Innes, "Body size and consumer-resource dynamics"
American Naturalist **139** 1151-1175
(1992)
- [27] Pascual, M. and H. Caswell, "From the cell cycle to population cycles in phytoplankton-nutrient interactions"
Ecology **78** 897-912
(1974)
- [28] Hutchinson, G.E., "Circular causal systems in ecology"
Annals of the New York Academy of Sciences **50** 221-246
(1948)
- [29] McCauley, E., and W.W. Murdoch, "Predator-prey dynamics in environments rich and poor in nutrients"
Nature **343** 455-457
(1990)
- [30] Zotin, A.A., et al. "Bioenergetic progress and heat barriers"
J. Non-Equilib. Thermodyn. **26** 191-202
(2001)
- [31] Zotin, A.I., "Thermodynamic Bases of Biological Processes: Physiological Reactions and Adaptations."
Walter de Gruyter Inc.
Berlin, (1990)
- [32] Chakrabarti, C.G., et al. "Non-Equilibrium thermodynamic of Lotka-Volterra ecosystems: Stability and Evolution."
J. Biol. Phys. **21** 273-284
(1995)
- [33] Svirezhev, Y.M., "Thermodynamics and Ecology"
Ecol. Model. **132** 11-22
(2000)

- [34] Swenson, R., "Emergent attractors and the law of maximum entropy production: foundations to a theory of general evolution."
Syst. Res. **6** 187-198
(1989)
- [35] Swenson, R., "Spontaneous order, autocatakinetic closure, and the development of space-time."
Ann. NY Acad. Sci. **901** 311-319
(2000)

