



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

De las condiciones que generan complejidad ecológica

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

YANUS ANDRÉS DECHNIK VÁZQUEZ

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS:

DR. PEDRO MIRAMONTES VIDAL - FACULTAD DE CIENCIAS

COMITÉ TUTOR:

DR. CARLOS MARTORELL DELGADO- FACULTAD DE CIENCIAS

DRA. KARINA BOEGE PARÉ - INSTITUTO DE ECOLOGÍA

MÉXICO, D.F. JUNIO, 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

De las condiciones que generan complejidad ecológica

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

YANUS ANDRÉS DECHNIK VÁZQUEZ

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS:

DR. PEDRO MIRAMONTES VIDAL - FACULTAD DE CIENCIAS

COMITÉ TUTOR:

DR. CARLOS MARTORELL DELGADO- FACULTAD DE CIENCIAS

DRA. KARINA BOEGE PARÉ - INSTITUTO DE ECOLOGÍA

MÉXICO, D.F. JUNIO, 2014



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/311/14

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **12 de mayo de 2014** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **DECHNIK VÁZQUEZ YANUS ANDRÉS** con número de cuenta **406060077** con la tesis titulada **“De las condiciones que generan complejidad ecológica”**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. PEDRO EDUARDO MIRAMONTES VIDAL:**

Presidente: DR. MANUEL JESÚS FALCONI MAGAÑA
Vocal: DR. LUIS DAVID ALCARAZ PERAZA
Secretario: DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
Suplente: DRA. MARIANA BENÍTEZ KEINRAD
Suplente: DRA. KARINA BOEGE PARÉ

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

Atentamente
“POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, D.F., a 2 de junio de 2014

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/grf*



AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por la oportunidad para realizar mis estudios de posgrado a nivel maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por su apoyo por medio de una beca (número de becario 271065) durante la duración de mis estudios.

Finalmente, a mi tutor principal, el Dr. Pedro Eduardo Miramontes Vidal, y a mis cotutores, la Dra. Karina Boege Paré y el Dr. Carlos Martorell Delgado, por aceptar dirigir este trabajo, por su paciencia y sus invaluable observaciones.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis padres, Andrzej y Gusvelia, mis más altos ejemplos. A mi hermano, Aleksander, siempre cuento contigo. A toda mi familia.

A mis tutores y sinodales. Pedro, cuya amistad y guía, académica y personal, me permitieron definir mi camino académico. Karina y Carlos, que me brindaron su compañerismo, confianza y consejos. A mis sinodales, Mariana Benítez, Luis David Alcaraz y Manuel Falconi, por tomarse el tiempo de revisar mi tesis y sus valiosos aportes y correcciones.

A mi gente, amigos, compañeros y colegas, de antaño y más recientes: Valeria, Nahúm, Eniak, Jonathan, David, Jonás, Rafa, Rafita, Germán, León, Elizabeth, Yolanda, Lalo, Julia, Daniel, Alex C., Mariana B. y la gente de su grupo de trabajo, Sergio H., Diego, Luis G-B., Erick, Jorge M., Julia M., Axel, Omar, Cristiano, Salch, León F., Gonzalo, Luis V., Valerie, Mirna, Thai, Abraham, Piña, Irving, Daniel A., Silva, Alan, Poncho, Daniel B., Eduardo, y un muy largo etcétera. Los quiero a todos.

A la vida y su creciente complejidad.

“Systems cohere, and as a unit their feedbacks often establish a preferred directionality. Such directionality is purely local and in each case is set by the particulars of the system. Once a bearing has been established, however, the system no longer reacts blindly to all manner of chance...”

- Robert E. Ulanowicz

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVOS	1
2.1. <i>Hipótesis</i>	1
3. ANTECEDENTES	1
3.1. <i>El nicho ecológico y la coexistencia de las especies</i>	1
3.2. <i>Ecología y sistemas complejos</i>	2
3.3. <i>Desenredando los factores asociados a la complejidad. Fenómenos relacionados con las adaptaciones y la especiación.</i>	4
3.4. <i>¿Es la complejidad en sistemas ecológicos un resultado probable?</i>	5
3.5. <i>Un mecanismo para generar segregación de caracteres al interior de una población</i>	6
4. METODOLOGÍA.	9
4.1. <i>Modelos y simulaciones como herramientas ecológicas.</i>	9
4.2. <i>Propiedades generales del modelo</i>	10
4.3. <i>Tipos de variables y ecuaciones</i>	10
4.4. <i>Análisis</i>	19
5. RESULTADOS	22
5.1. <i>Simulación principal</i>	22
5.2. <i>Control</i>	28
5.3. <i>Variación en la cantidad de recursos</i>	30
5.4. <i>Incremento en la tasa de mutación</i>	32
5.5. <i>Incremento en el espacio disponible</i>	32
5.6. <i>Dispersión variable</i>	32
5.7 <i>Plasticidad fenotípica</i>	34

6. DISCUSIÓN	34
6.1. <i>La selección natural de fenotipos alternativos en escenarios naturales</i>	34
6.2. <i>La coexistencia en modelos ecológicos basados en el individuo</i>	39
6.3. <i>Consecuencias sobre la forma de pensar la adaptación</i>	40
6.4. <i>Extensiones al modelo</i>	41
6.5. <i>Consideraciones adicionales</i>	42
7. CONCLUSIONES	43
LITERATURA CITADA	43
APÉNDICE	49
LISTA DE FIGURAS Y CUADROS	
Figura 1. <i>Esquema de selección dependiente de la frecuencia por diferencias de densidad de individuos de diferentes fenotipos</i>	7
Figura 2. <i>Esquema de diferencias de densidad debido a agregaciones de recursos</i>	8
Figura 3. <i>Esquema de diferencias de densidad debido a espacio y dispersión</i>	9
Figura 4. <i>Gráfica de las funciones que determinan el fenotipo de los individuos del modelo</i>	13
Figura 5. <i>Gráfica de la función que determina el resultado de la competencia a escala local entre los individuos</i>	15
Tabla 1. <i>Variables del modelo</i>	18
Figura 6. <i>Diagrama de flujo de los procedimientos de los individuos</i>	19
Tabla 2. <i>Valores de las variables en las simulaciones</i>	21
Figura 7. <i>Serie de tiempo del tamaño poblacional, y los promedios del genotipo y los componentes del fenotipo</i>	22
Figura 8. <i>Promedios de la velocidad de selección del fenotipo alternativo de la simulación principal</i>	23

Figura 9. <i>Vista del espacio de la simulación en diferentes tiempos de la misma</i>	24
Figura 10. <i>Cambios en la distribución del genotipo</i>	25
Figura 11. <i>Cambios en las distribuciones de los componentes del fenotipo</i>	26
Figura 12. <i>Gráficas de los componentes del fenotipo en el tiempo</i>	27
Figura 13. <i>Gráficas de máximos exponentes de Liapunov</i>	29
Figura 14. <i>Promedios ajustados de la velocidad de selección del fenotipo alternativo de la simulación control</i>	30
Figura 15. <i>Promedios ajustados de la velocidad de selección del fenotipo alternativo aislando el efecto de la cantidad de recursos y la variación.</i>	31
Figura 16. <i>Promedios ajustados de la velocidad de selección del fenotipo alternativo aislando el efecto de tener más espacio, la dispersión y la plasticidad fenotípica</i>	33
Figura 17. <i>Series de tiempo del promedio del carácter alternativo bajo diferentes condiciones de dispersión</i>	34
Figura 18. <i>Esquema del cambio del paisaje adaptativo en un ambiente de recursos limitantes</i>	40

RESUMEN

Entender las diferencias en diversidad entre diferentes lugares implica, en esencia, los mecanismos de diferenciación del nicho al interior de la comunidad: parece ser que los sistemas ecológicos tienden a ser más diversos en este sentido. También parece que ciertas condiciones ecológicas, como la abundancia de recursos, pueden inducir la evolución de especies con nichos diferentes.

En este modelo pongo a prueba la hipótesis de que las condiciones de mayor densidad de individuos en una población, debido a una abundancia de recursos y otros factores como baja dispersión, promueven la evolución de alternativas del nicho ecológico, aún cuando la única interacción entre los individuos es la competencia.

Construí un modelo espacialmente explícito de una población asexual en un ambiente con dos recursos, donde los individuos competían de forma local por éstos y donde al inicio sólo podían usar uno de ellos, pero donde la población tenía la capacidad de evolucionar para usar el segundo recurso. Bajo las condiciones del modelado los resultados fueron positivos: la agregación produjo un efecto de selección dependiente de la frecuencia que aceleró la diferenciación del nicho debido a que la fuerza de la exclusión competitiva entre individuos de fenotipos parecidos aumentó

El cambio fenotípico procedió por una trayectoria que se movió de una forma discreta en el paisaje adaptativo. Otros aspectos incorporados en el modelo como la baja dispersión y la plasticidad fenotípica aceleraron aún más la evolución del nicho. Este fenómeno de segregación del nicho ecológico nos puede ayudar a explicar patrones de especiación simpátrica observados en la naturaleza.

ABSTRACT

Underlying the explanation of the differences in diversity between different environments is the explanation of how species evolve to use different ecological niches: it seems that ecological systems have a tendency to be more diverse in this sense. It would seem that certain ecological conditions, like resource abundance, can promote the evolution of species with different niches.

In this model I tested the hypothesis that conditions of higher density of individuals within a population, whether it is due to resource abundance or low dispersion, promote the evolution of niche alternatives, even when the only interaction between individuals is competition.

I constructed a spatially-explicit individual-based ecological model of an asexual population living in a space with two resources in which the individuals competed locally for them, and in which the individuals did not have the initial ability to use the second, but were endowed with the ability to mutate as they reproduced, which enabled the population to evolve to use the second resource. Within the context of the model the results were positive: aggregation accelerated the process of the niche differentiation because the force of competitive exclusion between individuals of similar phenotypes was higher.

The phenotypic change in the adaptive landscape had a route which had seemingly discrete moments, in which the trajectory seemed to revolve around attraction zones. Other variables such as low dispersion rates and the incorporation of phenotypic plasticity accelerated even more the niche differentiation. This niche segregation phenomenon can help us understand patterns of sympatric speciation observed in nature.

1. INTRODUCCIÓN

Las especies que conforman una comunidad necesitan ocupar nichos diferentes para poder coexistir, lo que promueve la evolución de muchas adaptaciones particulares, como en el ejemplo de los pinzones de Darwin (Dall *et al.* 2012). Aclarar cuáles son las condiciones que provocan la diversidad y la coexistencia de las especies y sus interacciones es una pregunta frecuente en ecología (Palmer, 1994; Gaston, 2000) La diferenciación del nicho ha sido estudiada a nivel interespecífico (Fargione y Tilman, 2005, Narwani *et al.* 2013) pero también a nivel intraespecífico (Bolnick *et al.* 2011). En este trabajo me enfoco en averiguar cómo se da la diferenciación del nicho ecológico entre los individuos que componen una población. Propongo un mecanismo de segregación de caracteres que ocurre bajo condiciones de agregación de individuos, mismo que puede promover la variación genotípica dentro de una población.

2. OBJETIVOS

El objetivo de este trabajo fue evaluar teóricamente si una población sujeta a competencia por dos recursos (mediada por un carácter sencillo que impone una disyuntiva en su uso) en un escenario espacialmente explícito puede experimentar diferenciación espontánea del nicho mediada por la densidad de distintos fenotipos.

2.1. Hipótesis

Una mayor cantidad de recursos o una baja dispersión y la alta densidad que esto genera puede provocar la evolución en la distribución del carácter, empujando a la población a segregarse en dos variantes diferentes a mayor velocidad que en situaciones de baja densidad.

3. ANTECEDENTES

3.1. *El nicho ecológico y la coexistencia de las especies*

El nicho de una especie se define comúnmente como la suma de los requerimientos ambientales de la misma (Hutchinson 1957, 1961). Este concepto es importante aunque es difícil de medir (Leibold, 1995). La definición de Hutchinson es una de las más precisas (Godsoe, 2010). Según ésta, considerando que el ambiente puede ser representado como un hiperespacio de n dimensiones, donde cada una de éstas representa una variable ambiental, la porción de ese espacio donde la especie puede sobrevivir y reproducirse representa su nicho. Una presunción importante de muchos estudios ecológicos es el hecho de que el nicho es fundamentalmente idéntico entre individuos de la misma población y especie (Nakamura, 2009). Las diferencias del nicho entre individuos afectan procesos como la especiación (Broennimann *et al.* 2007). Un nicho que permanece igual puede favorecer la especiación alopátrica (Wiens y Graham, 2005) y uno que es variable puede promover la

especiación simpátrica (Levin, 2005). El papel de la diferenciación del nicho se considera importante para mantener la biodiversidad en diferentes escalas (Leibold y McPeck, 2006).

El proceso de diferenciación de una especie en varias, en el que los diferentes fenotipos aprovechan diferentes fuentes de recursos o están adaptados a diferentes condiciones se denomina radiación adaptativa (Schluter, 2000c). Para que un proceso de evolución se reconozca como una radiación adaptativa, ciertas características se deben de cumplir: las especies deben tener un ancestro común, debe de haber habido una especiación rápida a partir de éste, y sobre todo, debe haber una asociación entre los ambientes biótico y abiótico y las características fenotípicas de las especies, es decir, adaptaciones de cada especie que les permitan sobrevivir en su ambiente. Estas adaptaciones deben de estar genéticamente determinadas. Dentro del paradigma actual de la teoría evolutiva, una de las ideas más aceptadas es que debería de haber una progresión continua de la evolución de las especies hacia nichos cada vez más especializados. En las palabras de R. Fischer: “la evolución implica una adaptación continua y progresiva, nada más” (Schluter, 2000b).

La competencia por recursos juega un papel fundamental en la evolución y la diferenciación de nichos. La competencia intraespecífica en particular puede tener un efecto diversificador sobre las poblaciones (Bolnick *et al.* 2003; Bolnick y Fitzpatrick, 2007; Svanbäck y Bolnick, 2007). Debido a la diferenciación de los caracteres que permiten aprovechar diferentes recursos, los efectos de la competencia entre los individuos pueden llevar a la evolución de polimorfismos promoviendo el uso de diferentes fuentes de recursos (Svanbäck y Bolnick, 2007). En vista de la importancia de la variación intraespecífica para la evolución de las especies, hay preguntas relevantes que hacer al respecto de cómo la cantidad de variación fenotípica y su heredabilidad al interior de las poblaciones afectan el comportamiento de los modelos de coexistencia (Bolnick *et al.* 2011).

3.2. *Ecología y sistemas complejos*

Cuando nos referimos a una comunidad o ecosistema como un sistema complejo, lo hacemos porque reconocemos en un ambiente determinado una gran variedad de especies que se interrelacionan y se reparten de forma notable varios nichos. Responder por lo tanto preguntas relacionadas con la aparición de esta variedad de nichos contribuiría con nuestro entendimiento de la coexistencia de las especies. Aquí debemos parar para hacer una distinción clave: por un lado, tenemos la complejidad tal y como se reconoce de una manera intuitiva: más especies y una estructura de la comunidad más compleja. Por otro lado, la complejidad comprendida de una manera formal, enmarcada en el estudio de los llamados *sistemas complejos*.

La teoría de sistemas complejos surgió gracias a una serie de descubrimientos teóricos y experimentales enmarcados en el reconocimiento de la prevalencia de la no linealidad en la naturaleza. Un ejemplo de esto es el descubrimiento de Edward Lorenz de las trayectorias caóticas

en simulaciones del clima (Gribbin, 2004). Esta disciplina estudia sistemas formados por muchas partes heterogéneas que interactúan entre sí y que se encuentran en un estado crítico a medio camino entre una completa correlación u orden y otro de total independencia. La metáfora “entre el cristal y el humo” fue acuñada por Atlan (1979) para describir estos sistemas que se encuentran en un estado crítico entre orden y azar.

No hay una medida única de la complejidad, siendo esta definición un problema actual. A pesar de esto, se saben reconocer algunas de sus huellas fenomenológicas, algunas de las cuales son: (1) fractalidad o autosimilaridad, es decir, presentan estructuras discernibles en cualquier escala espacial y sus fluctuaciones siguen reglas de distribución de abundancia de ley de potencias. Este tipo de relaciones son prevalentes en biología (Brown *et al.* 2002); (2) criticalidad autoorganizada: este tipo de sistemas evolucionan solos hacia un estado crítico donde una perturbación pequeña puede causar efectos de cualquier tamaño; (3) tienen propiedades emergentes: el todo es más que la suma de las partes; (4) poseen ruptura de simetría o aparición de estructuras en donde previamente existe homogeneidad; (5) atractores extraños, es decir, la trayectoria en el espacio de estado o espacio fase (que resume las dimensiones del sistema) es extremadamente sensible a las condiciones iniciales y su dinámica es alrededor de una senda de atracción fractal (Bak *et al.* 1988; Miramontes, 1999; Pagels, 1991).

Los sistemas ecológicos son sistemas complejos. Ecosistemas, comunidades y poblaciones se componen de elementos heterogéneos que pueden interactuar de formas no lineales. En este contexto se conocen las condiciones bajo las cuales aparece caos en modelos ecológicos simples de estos sistemas (May, 1975). En poblaciones naturales se ha demostrado la aparición de dinámicas caóticas en poblaciones experimentales de escarabajos (Constantino *et al.* 1996) y hay evidencias del fenómeno en poblaciones de roedores (Turchin y Ellner, 2000) y en poblaciones de roedores bajo depredación por mustélidos (Hanski *et al.* 1993). Este fenómeno podría contribuir a la coexistencia de individuos de fenotipos diferentes. Se ha observado que la dinámica caótica, en la forma de fluctuaciones cada vez menos sincronizadas de las diferentes poblaciones que forman una comunidad disminuye la probabilidad de que todas se extingan al mismo tiempo (Allen *et al.* 1993). Esto puede ser la explicación de la “paradoja del plancton”: el hecho de que parece haber más especies de plancton en la columna de agua del mar de lo que podría permitir la fuerza de la exclusión competitiva bajo las condiciones y recursos disponibles. En el caso de metapoblaciones, las fluctuaciones caóticas desincronizan las fluctuaciones poblacionales de los demes y permiten su coexistencia (Huisman y Wessing, 1999). Cabe preguntarse si un mecanismo de esta naturaleza podría tener un efecto similar entre los organismos de una sola población con fenotipos ligeramente diferentes, y además cómo los elementos del ambiente podrían promover esta situación, de tal forma que la diferenciación del nicho sería el resultado.

3.3. Desenredando los factores asociados a la complejidad. Fenómenos relacionados con las adaptaciones y la especiación.

Aunque la exclusión competitiva sucede, bajo condiciones ecológicas realistas la condición de presencia de una sola especie ocurre sólo bajo condiciones muy estrictas (Le Galliard *et al.* 2003). El resultado de la competencia entre individuos depende de distintos factores que modulan la coexistencia de variantes dentro de una población. Los sistemas ecológicos tienen elementos abióticos y bióticos que interactúan entre sí (estos últimos forman una compleja red de organismos que interactúan con los elementos abióticos y entre sí mismos). En total, estas interacciones pueden ser: (1) interacciones intraespecíficas, (2) interacciones interespecíficas; (3) interacciones con el ambiente; (4) Interacciones entre los componentes del ambiente (Varughese, 2011). La importancia relativa de estas interacciones cambia la evolución del sistema ecológico.

Por ejemplo, el espacio es un factor que regula la coexistencia de las especies. Los modelos ecológicos muchas veces asumen la hipótesis del campo medio, lo que implica que los elementos que interactúan están mezclados uniformemente, sin que haya estructura espacial (Law *et al.* 2000). La incorporación del espacio en los modelos cambia las predicciones pues permite a las especies relajar la competencia: introducir este factor implica una reducción en la cantidad de encuentros entre los posibles competidores, provocando así una disminución del efecto de las interacciones que introducen inestabilidad. Este factor es una condición crucial que modifica las relaciones entre los organismos y permite la persistencia de las especies dentro de los sistemas ecológicos (Morozow y Poggiale, 2012). Este fenómeno ha sido reconocido tanto por trabajos teóricos (Durrett y Levin, 1994; Bolker y Pacala, 1997) como experimentales (Ellner *et al.* 2001, Molofsky y Ferdy, 2005).

Otro determinante son los recursos disponibles para una población y su disposición espacial y temporal. Por ejemplo, hay evidencias de que la especiación simpátrica es un resultado probable de la competencia por recursos (Dieckmann y Doebeli, 1999). En este contexto, se sabe que la especiación no requiere necesariamente la presencia de barreras geográficas que induzcan la alopatría (de Aguiar *et al.* 2009) porque algunas condiciones ecológicas como los gradientes ambientales de recursos puede promover la especiación simpátrica, siendo este proceso más pronunciado o más efectivo cuando el gradiente tiene una pendiente media, ya que las interacciones locales a lo largo del gradiente producen selección dependiente de la frecuencia que resulta en patrones de segregación de nuevas especies (Doebeli y Dieckmann, 2003).

La fuerza de la recombinación sexual también es un factor importante, pues la aparición de una adaptación ecológica novedosa puede deberse a la unión de genes como resultado de la recombinación de genes con características tales que juntos confieren una adecuación relativa mayor (por efectos epistáticos), que separados. Sin embargo, la misma recombinación también puede

destruir genotipos ya adaptados a condiciones particulares (Friedman *et al.* 2013). Otro aspecto es la dispersión de los organismos. Estudios hechos sobre la dispersión nos indican que altas tasas de dispersión hacen la aparición de especies mucho más difícil (Claramunt *et al.* 2011; Kissel y Barraclough, 2010) y que la baja dispersión promueve la diversidad en metacomunidades. Por otro lado, en comunidades donde la competencia intraespecífica es fuerte, la baja dispersión al momento de replicarse sería una desventaja. Esto se ha documentado en el caso de comunidades vegetales, donde hay un efecto negativo por la presencia de competidores de la misma especie (Harms *et al.*, 2000; Lebrija-Trejos *et al.* 2014).

3.4. ¿Es la complejidad en sistemas ecológicos un resultado probable?

La idea de un sistema ecológico como un sistema que se desarrolla hacia un punto en particular, en donde hay más estructura y dinámicas complejas se hace más convincente si conocemos los factores y mecanismos exactos que promueven la evolución y coevolución de las especies, mencionados algunos en la sección anterior. Ahora bien, no se tiene claro si los sistemas ecológicos poseen realmente la capacidad, bajo ciertas condiciones, de tener más especies y por lo tanto más nichos. Esta pregunta es importante porque la biodiversidad podría estar ligada a la estabilidad y resiliencia de los ecosistemas, constituyendo un indicador de su funcionamiento y salud (Mace *et al.* 2012; Parrot, 2010).

La pregunta implica entender hasta qué punto un sistema ecológico tiende a ser un conjunto de poblaciones que tienen la misma posibilidad de sobrevivir y de morir bajo diferentes condiciones (es decir, una comunidad neutral) o un conjunto en donde hay una diferenciación del nicho entre las especies, ya sea porque evitan la competencia o porque se benefician mutuamente. Es importante encontrar aquellas condiciones ecológicas que están relacionadas específicamente con la segregación del nicho y la aparición de distintos caracteres funcionales. Usando como ejemplo a las comunidades ecológicas, éstas emergen como consecuencia del establecimiento exitoso de ciertas especies, influenciados por procesos como la exclusión por competencia, y posteriormente, en escalas más grandes de tiempo, por la especiación y la inmigración natural (Brännström *et al.* 2011). Averiguar cómo surge la diversidad a este nivel implica entender cómo cada uno de estos pasos va estructurando la comunidad, cambiando la forma en que se dan las interacciones entre organismos y su ambiente, biótico y abiótico. En el caso de una sola población, puede postularse un escenario sencillo, tomando en cuenta la competencia intraespecífica dentro de una población donde cada individuo tiene un fenotipo ligeramente distinto, que le confiere habilidades competitivas diferentes y por lo tanto donde puede haber segregación de nicho.

Me enfoco particularmente en el caso de los individuos dentro de poblaciones, pues me parece importante investigar la capacidad de evolucionar de las poblaciones y cómo los individuos

puedan adaptarse a una característica del ambiente, en contraste con el escenario donde las especies ya están determinadas en sus características evolutivas y que llegan con esas características a formar parte del ensamble. La realidad, por supuesto, es una mezcla de ambos escenarios, pero me parece importante investigar esto como un primer paso conceptual. Experimentos con *E. coli* muestran que en poblaciones donde los individuos coexisten en el espacio puede haber segregación del nicho de los individuos, especializándose unos en crecimiento rápido y otros en crecimiento lento en relación al uso de dos fuentes distintas de carbono. Un tipo de bacterias es capaz de cambiar rápidamente al uso de una fuente distinta a la glucosa mientras que la otra es incapaz (Herron y Doebeli, 2013). Las diferencias individuales son capaces de contribuir a la evolución de linajes divergentes partiendo de una sola población en el caso de animales (McKinnon *et al.* 2004) y bacterias (Koeppel *et al.* 2013). La especiación simpátrica en bacterias es dirigida por la selección natural paulatina de loci que confieren ventajas en diferentes ambientes (Friedman *et al.* 2013).

3.5. Un mecanismo para generar segregación de caracteres al interior de una población

La competencia depende de la similitud del nicho. Los organismos que poseen el nicho más parecido son los que pertenecen a una misma población, pues tienen necesidades muy similares de recursos y condiciones. Esto es un hecho reconocido desde que se formuló el principio de exclusión competitiva, y continúa siéndolo (Violle *et al.* 2011). Podemos preguntarnos entonces ¿Qué sucede cuando aumenta la densidad de una población de organismos con nichos muy similares? Imaginemos una población asexual donde los individuos compiten por un recurso y en la que hay variación entre los individuos que permite a algunos aprovechar un segundo recurso. Además de esto, pensemos en que hay una disyuntiva en estos caracteres, lo que no permite aprovechar bien ambos recursos al mismo tiempo. Si los individuos que componen la población sólo aprovechan el primer recurso bien, las variantes que son menos eficientes en aprovecharlo sufrirán los efectos de la exclusión competitiva intraespecífica. Sin embargo, si estas variantes son capaces de aprovechar el segundo recurso más eficientemente, bajo un escenario donde el primer recurso se agota conforme la porción de la población capaz de usarlo muy bien crece, y si asumimos que la competencia se da de forma local y de manera más intensa entre los individuos más parecidos, las variantes tendrían una ventaja selectiva. Así, la selección natural estaría sujeta a la frecuencia de los distintos genotipos y dependería de las condiciones de agregación (figura 1).

Ahora bien, ¿qué condiciones provocan cambios en la densidad de una población? Los cambios en la densidad de la población dependen en primera instancia de la cantidad de recursos, puesto que éstos promueven la reproducción, por lo que entre mayor cantidad de recursos la densidad también debería de aumentar. Asimismo, los organismos como bacterias tienden a ir y

permanecer donde hay recursos (Eisenbach, 2011). Otro efecto de las agregaciones de recursos que podría aumentar la velocidad a la que ocurre la segregación del nicho es un incremento en la tasa de aparición de nuevas variantes, ya que implica que aparecen más individuos potencialmente mutantes, capaces de aprovechar diferentes fuentes de recursos. Estos hechos nos llevan a la conclusión de que los sitios abundantes en recursos son relevantes pues promoverían los encuentros entre los individuos de nichos similares que tienden a ir hacia ellos (figura 2).

Otras variables afectan las condiciones de agregación de variantes dentro de una población. La distribución espacial de los genotipos afecta el grado de competencia intraespecífico puesto que modifica la posibilidad de encuentros entre individuos, relajando o aumentando la competencia por los recursos (figura 3). Se puede inferir que un espacio infinito o enorme, junto con una tasa de dispersión media a alta en teoría haría que la homogeneidad del sistema tardara en cambiar, pues no habría presión sobre la sobrevivencia dependiente de la interacción entre organismos.

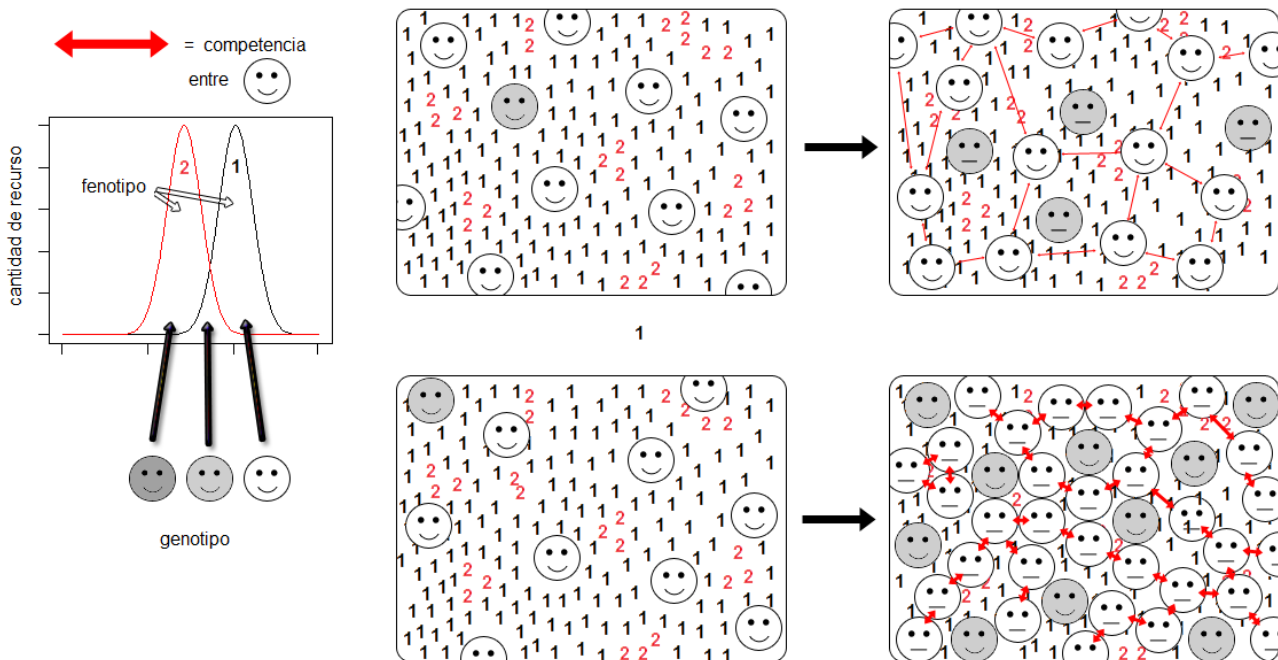


Figura 1. Los individuos tienen un fenotipo que se compone de dos elementos, diferentes en valor. Cuando el genotipo da la capacidad de aprovechar bien el recurso 1, no se aprovecha bien el recurso 2 (individuos blancos) y viceversa (individuos grises). Si las condiciones de interacción son laxas, los individuos que consumen bien el recurso 1 dominan. Si la agregación es alta, la competencia por el recurso 1 hace que las variantes que pueden tomar bien el recurso 2, aunque sea menos abundante que el 1, se vean favorecidas.

La suposición de que los individuos pueden en principio variar ligeramente en la forma en que aprovechan los recursos y en cómo interactúan es la clave de este mecanismo: bajo esta presunción

y si las condiciones permiten la coexistencia durante el tiempo suficiente como para que ocurra la evolución, el sistema ecológico entra en una dinámica en conflicto: en principio todos los individuos necesitarían ir al mismo sitio con recursos y esto provocaría inestabilidad por la exclusión competitiva; pero bajo la posibilidad de variar en la forma en que se usan los recursos, si los nuevos elementos de la población son ligeramente diferentes en principio las variantes que más sobrevivirían serían aquellas que usaran recursos ligeramente distintos. La mayor interferencia competitiva debería empujar la aparición de variantes.

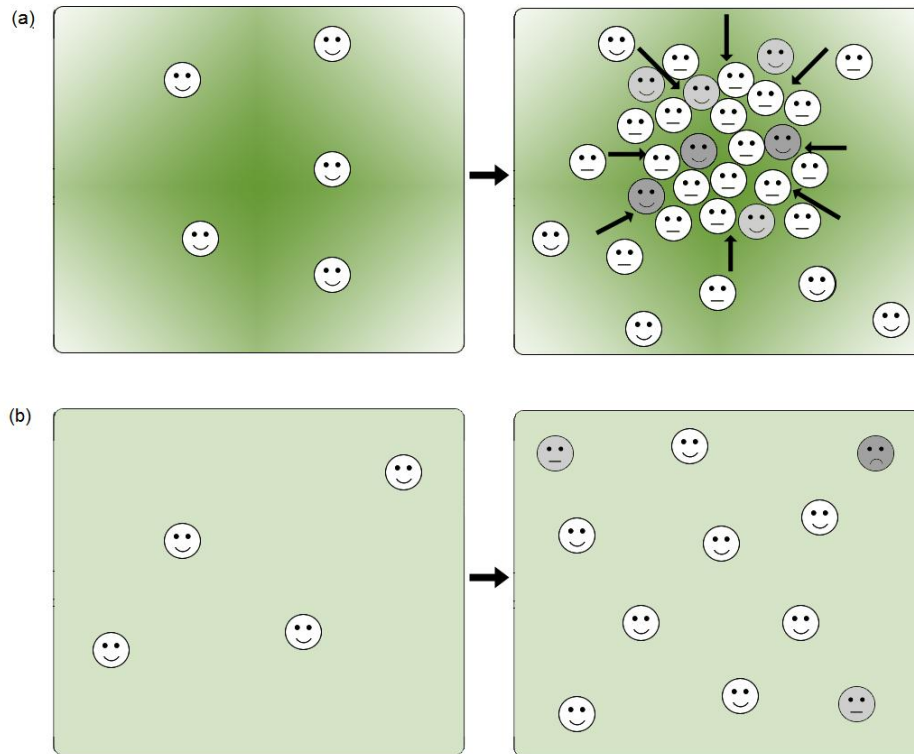


Figura 2. Las agregaciones de recursos poseen en teoría la capacidad de aumentar la densidad, ya sea promoviendo la reproducción, atrayendo a los organismos hacia las mismas, o promoviendo su permanencia en el lugar, o una mezcla de estos procesos (a), en contraste con un sitio donde haya menos y su distribución sea más homogénea (b).

Cabe preguntarse ahora qué le podría suceder a la dinámica poblacional si esto ocurre. Ciertas dinámicas caóticas en sistemas complejos surgen precisamente cuando hay dinámicas en conflicto, como en el mapeo logístico: una parte de la ecuación hace que el número suba pero otra hace que disminuya. Cuando el parámetro que controla el crecimiento tiene cierto valor, estas dinámicas en conflicto llevan a la aparición de dinámica caótica. Mencioné el caso de que la dinámica caótica puede aumentar la sobrevivencia de poblaciones locales en un escenario de metapoblaciones por disminuir la interacción. En este mismo sentido, la dinámica que propongo podría llevar a relajar la

competencia y a una segregación del nicho promoviendo una disminución en la correlación del uso de recursos de los individuos al interior de la población.

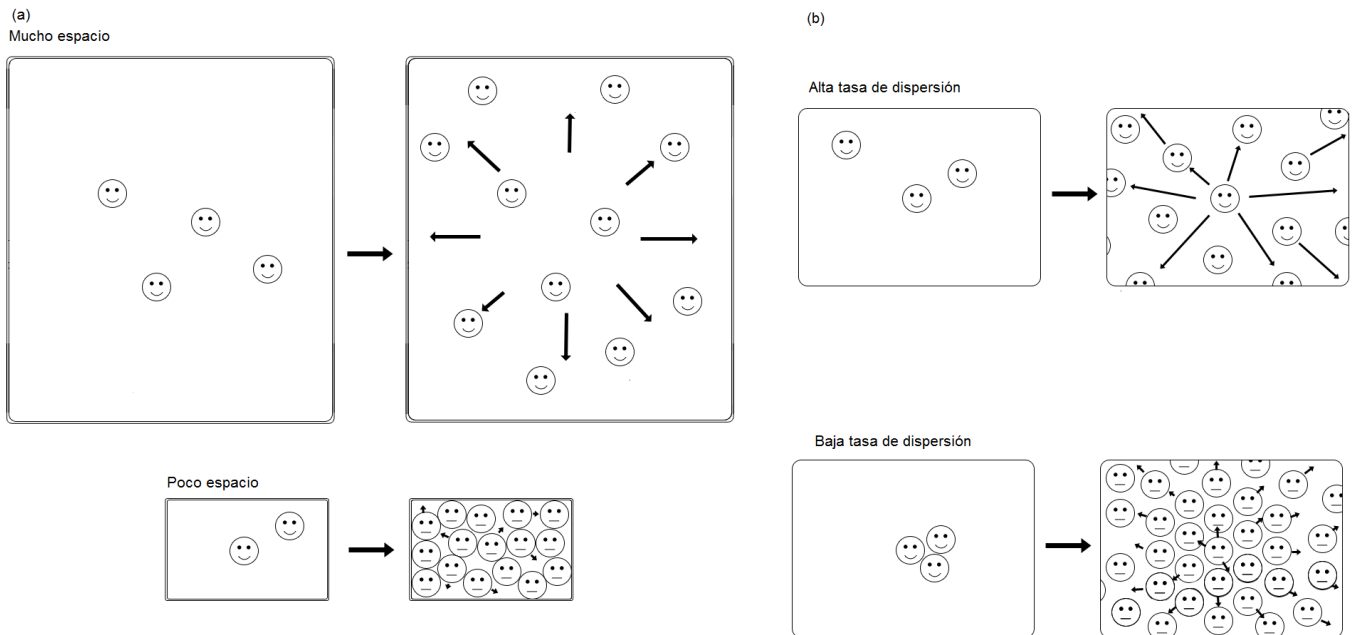


Figura 3. Si hay poco espacio para los individuos de una población, como se ve en (a), o la tasa de dispersión es baja, como se ve en (b), la densidad aumenta.

4. METODOLOGÍA

4.1. Modelos y simulaciones como herramientas ecológicas.

Estudiar en el campo la evolución natural de una población presenta un problema logístico difícil de superar, pues debe pasar una cierta cantidad de tiempo para que podamos observar el cambio en el genotipo y fenotipo de las poblaciones. Una alternativa es simular la evolución de una comunidad mediante una computadora. El rápido aumento de la velocidad de las computadoras nos permite modelar las comunidades de forma mucho más realista: la ecología teórica ha evolucionado y atrás se han quedado los modelos básicos, pues la velocidad de las computadoras actuales nos permite elaborar simulaciones en donde los individuos nacen, mueren y se mueven en un espacio virtual. El modelado de sistemas ecológicos es un campo creciente de investigación (Caldarelli *et al.* 1988; Drossel *et al.* 2001; Drossel 2004; Anderson y Jensen, 2005; Loueille *et al.* 2005; Williams y Martínez, 2000) y una meta actual es construir modelos en los que las propiedades de sistema emerjan de la forma más natural posible (McKane y Drossel, 2006; Bornholdt *et al.* 2005).

Una clase de modelos útiles para entender la estructuración de la comunidad son los modelos basados en el individuo. Cada individuo se representa como una entidad discreta con propiedades que le permiten responder a su ambiente y a otros individuos (Law *et al.* 2000). Estos modelos son

una implementación de modelos basados en agentes. Para todo fin práctico, los términos modelo basado en el individuo y modelo basado en agentes se refieren exactamente a lo mismo, *sensu stricto* (Reuter *et al.* 2011). Estos modelos también tienen limitaciones: ya que intentan capturar más características explícitas de los sistemas ecológicos, son más complejos de interpretar y difíciles de comunicar en términos comunes (Grimm y Railsback, 2005), pero son un enfoque que permite analizar la aparición de características globales en términos de los individuos, lo cual es necesario en este modelo, para observar el proceso de especiación desde el nivel individual. Uno de los éxitos de su uso ha sido descubrir que ciertos patrones ecológicos de distribución pueden ser generados por simulaciones en donde los principales eventos de la historia de vida de los individuos suceden al azar, lo cual nos pone sobre aviso sobre la importancia de los procesos históricos (Bell, 2000).

4.2. *Propiedades generales del modelo*

Este es un modelo de una población asexual, donde cada individuo es representado explícitamente y posee cierta autonomía respecto a los demás. Los individuos obedecen reglas que determinan cómo interactúan con el ambiente y con los demás individuos, de acuerdo a variables que regulan la competencia y la capacidad de usar distintos recursos. El modelo es espacialmente explícito, habiendo un ambiente continuo de dos dimensiones. No hay condiciones de frontera, aunque sí un espacio finito, pues éste tiene forma toroidal. Considero números relativamente grandes (~ 3000) de individuos, pero no del orden de millones, como en estudio de partículas de gas, por lo tanto, la escala espacial es a nivel de mesoescala.

Un programa eficaz para hacer simulaciones basadas en agentes es la implementación de Java llamada NetLogo (Wilensky, 1999). Es rápida y útil, y su uso en investigación ecológica se ha extendido (Thiele *et al.* 2012; Stigberg, D., 2012). La desventaja es que los resultados son difíciles de analizar. Una herramienta reciente dentro del lenguaje R (R Core Team, 2012), llamada *RNetLogo*, permite usar NetLogo desde R (Thiele *et al.* 2012), con lo cual se hace sencillo extraer series de tiempo y otros datos para analizarlos posteriormente y calcular índices relevantes. En este trabajo utilicé estos dos programas combinados para realizar las simulaciones y analizar los resultados.

4.3. *Tipos de variables y ecuaciones*

En todo modelo basado en agentes, hay tres tipos generales de variables: 1) variables globales, 2) variables asociadas al espacio, 3) variables asociadas a los agentes. (Reuter, 2011). Las describiré a continuación en el caso de mi modelo. Con el fin de poder simular la competencia y la adaptación a un nicho, es necesario asignar un genotipo y un fenotipo a los agentes. El genotipo de cada individuo es un número tomado al azar de una distribución normal con media $\mu = 1$ y desviación estándar $\sigma = 1$.

$$G_i \sim N(\mu = 1, \sigma = 1)$$

Al momento de reproducirse, los nuevos individuos mutan su genotipo de acuerdo a la siguiente regla:

$$G'_i = G_i + e_1$$

$$e_1 \sim N(\mu = 0, \sigma = 0.05)$$

Donde G' es el genotipo del nuevo individuo, y e_1 es un número tomado de una distribución normal con media cero y desviación estándar 0.05. Adicionalmente, en una variante del modelo se añade más variación, es decir, simulo saltos grandes en el genotipo, de acuerdo a una instrucción que dependiendo de un número al azar introduce un error adicional.

$$G'_i = G_i + e_1 + 0$$

$$\begin{cases} \text{si } r \sim [0, 1000] \geq 997 \rightarrow e_2 \sim N(\mu = 0, \sigma = 10) \\ \text{si } r \sim [0, 1000] < 997 \rightarrow e_2 = 0 \end{cases}$$

Donde e_2 es número tomado de una distribución normal con media cero y desviación estándar 10 si r , que es un número generado al azar en el intervalo cerrado $[0, 1000]$ es mayor o igual que 997. De este genotipo depende el fenotipo \mathbf{z} de los organismos. Modelo el fenotipo mediante un par ordenado de números y un conjunto de reglas que regulan el comportamiento de los individuos con el ambiente y con otros individuos de acuerdo a estos valores. El fenotipo \mathbf{z} consiste de un par ordenado de dos números que son una función de su genotipo y de cuyos valores depende el aprovechamiento de los dos recursos del ambiente. Por esto, denomino a estos dos componentes del fenotipo eficiencias de uso de recursos, y los identifico como z_1 y z_2 . Su valor se encuentra en el intervalo $[0, 1]$:

$$\mathbf{z} = f(\mathbf{G})$$

$$\mathbf{z} = \{z_{1i}, z_{2i}\}$$

$$z_1 \in [0, 1]; z_2 \in [0, 1]$$

Un hecho reconocido en la segregación de caracteres funcionales es que no se puede ser bueno para todo, siempre hay disyuntivas o *trade-offs* entre los caracteres que le permiten a las especies estar adaptadas a diferentes recursos (Roff y Fairbain, 2007). Por esta razón está presente la

propiedad de que estos dos componentes no pueden ser iguales, uno siempre debe ser mayor que otro, para simular un *trade-off* o disyuntiva en el uso de recursos:

$$z_1 \neq z_2$$

Las funciones específicas con las que calculé z_1 y z_2 fueron las siguientes:

Eficiencia de consumo 1:

$$z_{1i} = 1 + \left(-1 \times \left| \frac{1 - e^{-0.5(\acute{x} - G_i)}}{1 + e^{-0.5(\acute{x} - G_i)}} \right| \right)$$

Eficiencia de consumo 2:

$$z_{2i} = 1 + \left(-1 \times \left| \frac{1 - e^{-0.5(\acute{x} - G_i) + c}}{1 + e^{-0.5(\acute{x} - G_i) + c}} \right| \right)$$

Donde \acute{x} es un parámetro de referencia (de valor 0.1 en la simulación) con el cual se calcula la diferencia respecto al genotipo G_i de cada individuo para obtener z_1 y z_2 , mientras que el parámetro c regula la distancia entre las distribuciones de estas dos eficiencias de consumo. Esto provoca que para un mismo genotipo los valores de las eficiencias de consumo no puedan tener dos valores iguales (su valor en la simulación fue de 7). Esto reproduce el comportamiento de que conforme un individuo es mejor en el uso de un recurso, no es capaz de usar el otro igual de bien, y todo depende de la distancia c . En la figura 4 se muestran la gráfica de ambas funciones. Un ejemplo de una regla parecida es el *trade-off* entre poder aprovechar eficientemente glucosa o acetato como fuentes de carbono en *E. coli* (Herron y Doebeli 2013).

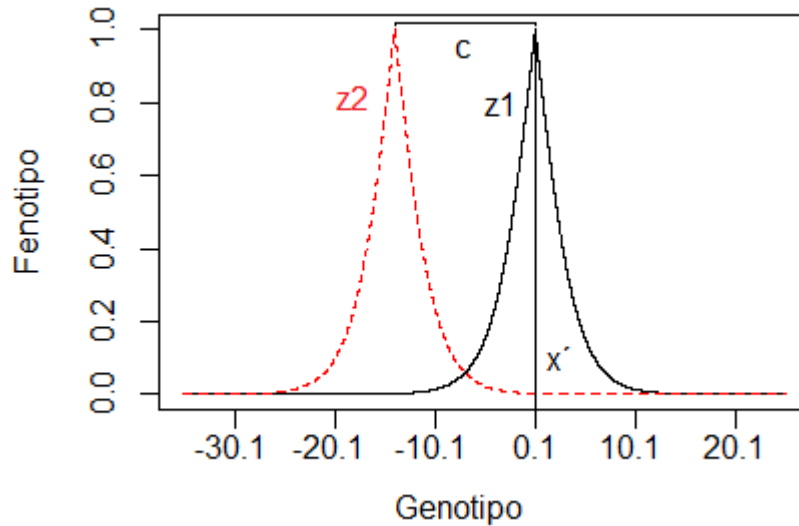


Figura 4. Valor de los componentes del fenotipo, eficiencia de uso de recursos 1 y 2, de acuerdo al valor del genotipo

La reproducción de los individuos de la población depende de su biomasa. Esta cambia según la siguiente ecuación:

$$\Delta B_i = f(z_i)(R1 + R2) - d$$

Donde $f(z)$ es la función que regula cuánto de los recursos 1 y 2 toma el individuo dependiendo de sus valores de z_1 y z_2 o de la competencia local, B_i es la biomasa y d es una constante que se le resta a cada individuo cada iteración para simular la pérdida de energía y biomasa normal del metabolismo (con el fin de que esta acumulación no sea positiva todo el tiempo). Los agentes se reproducen generando otro individuo si su nivel de biomasa supera un umbral B_{min} :

$$\begin{cases} \text{si } B_i \geq 0 & B_{min} & \text{reproducirse} \\ \text{si } B_i < B_{min} & & \text{no reproducirse} \end{cases}$$

Donde B_i es la biomasa del individuo y B_{min} es el límite mínimo de reproducción. Los individuos mueren si su biomasa baja por debajo de 0 y si en su vecindad hay más de 6 individuos. Esta última regla es importante para optimizar la velocidad de la simulación, que se vuelve muy lenta si el número de agentes crece demasiado.

La tasa a la que un individuo toma los recursos es dependiente de la capacidad individual para tomar distintos tipos de recursos y de la densidad local, ya que dentro de cada parche y a cada momento los agentes experimentan diferentes grados de abundancia de individuos con fenotipos competitivamente relevantes. Si el individuo se encuentra solo, sin competencia local, el cambio en

su biomasa depende sólo de sus eficiencias de consumo multiplicadas por el recurso respectivo en el ambiente:

$$f1(\mathbf{z}_i) = z_{1i}R1_p + z_{2i}R2_p$$

En cambio, si el individuo se encuentra rodeado por otros, el cambio en su biomasa está determinado por su eficiencia del uso de recurso multiplicado por el recurso del ambiente, y todo esto ponderado por un kernel normal, que es una función que determina la fuerza relativa de la competencia (Bolker *et al.* 2000), en el cual la diferencia de la eficiencia respecto a la eficiencia media de los individuos en el radio dentro del cual ocurre la competencia determina cuánto disminuye el uso del recurso:

$$f2(\mathbf{z}_i) = (z_{1i} R1_p) \left(1 + \left(-\exp \frac{-(z_{1i} - \overline{z_1^r})^2}{2\sigma^2} \right) \right) \\ + (z_{2i} R2_p) \left(1 + \left(-\exp \frac{-(z_{2i} - \overline{z_2^r})^2}{2\sigma^2} \right) \right)$$

Donde $z_i - \overline{z_i^r}$ es la diferencia entre la eficiencia del consumo 1 o 2 del individuo con la media de la eficiencia de consumo 1 ó 2 de los individuos que se encuentran en el radio r donde ocurre la interacción, y σ es un parámetro del kernel normal que regula la amplitud de la distribución del kernel y por lo tanto la fuerza de la competencia entre distintos fenotipos, y cuyo valor se fijó en 0.1. Conforme la distancia $z_i - \overline{z_i^r}$ se hace menor, la función penaliza la ganancia de energía, que tiende a hacerse 0 (figura 5). El resultado es que los individuos que están cerca entre sí del carácter se quitan más energía al momento de tomar el recurso que aquellos alejados. Esta parte del modelo tiene por objetivo simular una situación en la que hay una porción de la población que es una mejor competidora al momento de tomar los recursos y se apropia de ellos completamente, pero que tiene menos éxito en esto conforme los competidores poseen un fenotipo similar.

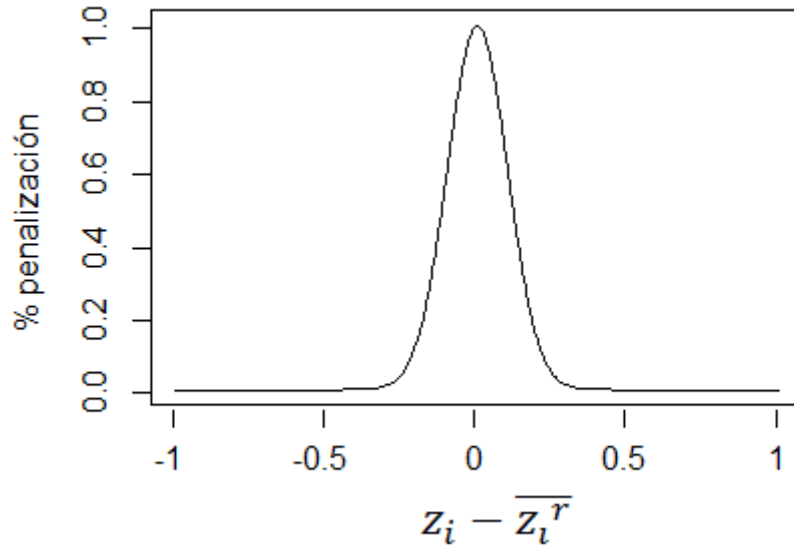


Figura 5. Porcentaje de penalización sobre la biomasa que pueden adquirir los individuos en función de la diferencia de la eficiencia de consumo del individuo focal (z_i) con la eficiencia de consumo media de los individuos competidores en la vecindad local ($\overline{z_i^r}$).

La regla de movimiento más simple es la siguiente. El individuo gira una cantidad rt determinada por dos parámetros: θa , la cantidad total de grados que el individuo gira y θb , un error sobre esta cantidad para que haya un elemento de azar en la trayectoria de la dispersión. Después, se mueve una cantidad fija D para adelante (fd):

$$rt_{(\theta a, \theta b)} \rightarrow fd D$$

En la regla más complicada de movimiento, usada en la simulación principal, el individuo calcula primero si en el parche delante de él el recurso 1 supera un umbral s . Si esto es así, examina la cantidad de $R1$ en el parche adelante a la derecha ($R1_1$) y en el parche adelante a la izquierda ($R1_2$), después de lo cual gira una cantidad fija θc en la dirección donde se encuentra la mayor cantidad. Esta direccionalidad no es totalmente determinista porque a continuación incorporo otro movimiento que tiene un elemento de azar, en donde el individuo gira una cantidad determinada por dos parámetros; θa (la cantidad total de grados que el individuo gira) y θb , un error sobre esta cantidad para que haya un elemento de azar en la trayectoria de la dispersión. Después de este procedimiento, el agente se mueve una cantidad fija D , que es 0.2 en todas aquellas simulaciones donde no investigué específicamente este parámetro.

$$Si R1 > s \rightarrow \begin{cases} si R1_1 > R1_2 ; girar \theta c \text{ hacia } R1_1 \rightarrow rt_{(\theta a, \theta b)} \rightarrow fd D \\ si R1_1 < R1_2 ; girar \theta c \text{ hacia } R1_2 \rightarrow rt_{(\theta a, \theta b)} \rightarrow fd D \end{cases}$$

Para simular comportamientos de dispersión que implican que los individuos se dispersan a menos velocidad según la cantidad de recursos o de una posición en el espacio, utilicé las siguientes reglas, que afectan la cantidad D que un individuo se mueve para adelante:

$$1) \quad D1 = 0.35 - \frac{\left(\frac{R1i+R2i}{R1max+R2max}\right)}{2}.$$

$$2) \quad D2 = 0.5 - \frac{\left(\frac{(x_i - x_{max}) + (y_i - y_{max})}{x_{max} + y_{max}}\right)}{2}$$

Donde $R1i$ y $R2i$ es la cantidad de recurso del parche donde está situado el agente y $R1max$ y $R2max$ es la máxima cantidad de recurso 1 y recurso 2, respectivamente. x_i y y_i son las coordenadas donde se encuentra el agente y x_{max} y y_{max} son el valor de la máxima coordenada x y y , respectivamente. La primera función hace que el movimiento sea más lento conforme los recursos son más abundantes. La segunda regla provoca que el movimiento sea más lento conforme los individuos se acercan a una zona específica del ambiente, es decir, la velocidad depende de la posición en el espacio, esto con el fin de aislar el efecto de la dispersión del efecto de los recursos.

Estos comportamientos tratan de imitar hasta cierto punto cómo se comportan las bacterias en presencia de recursos, pues éstas poseen mecanismos moleculares que les permiten regular su movimiento en presencia de los mismos (Eisenbach, 2011). Además de esto las bacterias pueden cambiar su expresión genética individual dependiendo de la densidad. Este proceso se denomina *quorum sensing* (Williams *et al.* 2007; Daniels *et al.* 2004), y provoca varios tipos de comportamientos competitivos o cooperativos entre los individuos. No incorporé comportamientos de regulación genética complicados, así que el único resultado de la agregación es aumentar la competencia por los recursos. Esto es poco realista pero necesario para aislar el efecto de la agregación y la competencia resultante sobre la selección natural.

En cuanto a la dinámica de donde se desenvolvían los agentes, los parches del ambiente poseen dos recursos, R_1 y R_2 que se agotan y se regeneran a cierta velocidad y que los individuos toman para aumentar su biomasa. Si hay un individuo sobre el parche, el recurso disminuye de acuerdo al nivel actual de recursos multiplicado por la eficiencia de consumo respectiva del individuo. Si hay más de un individuo, el recurso disminuye de acuerdo al nivel actual de recursos multiplicado

por la máxima eficiencia de consumo de los individuos presentes. La cantidad de recurso que poseen los parches se determina mediante la siguiente regla.

$$R = R_{max}(|y_i| * m)$$

Donde R_{max} es el valor del máximo nivel de recursos, y_i es la coordenada y del parche, cuyo valor es absoluto para que el gradiente tenga una sola dirección. m es un parámetro que permite modificar la pendiente del gradiente de recursos. Los recursos se reabastecen de acuerdo a la siguiente regla:

$$\text{Si } u \sim [0,100] > \text{reg}_i \rightarrow \text{reabastecer recurso } i$$

Donde reg_i es un número entero en el intervalo cerrado $[0, 100]$, y u es un número tomado al azar entre 0 y 100. Mover el parámetro reg_i entre 0 y 100 determina la velocidad de reabastecimiento de los recursos en el parche. Para simular el cambio fenotípico, incorporo una regla que hace que los individuos cambien el valor que tienen de z_2 sumándole una cantidad al azar mayor que 0 y menor que 0.0003 si el parche en el que se encuentran situados tiene más recurso 2

$$\text{Si } R2_p > R1_p \rightarrow z_2(t + 1) = z_2(t) + \varepsilon \sim [0, 0.0003]$$

Donde $R2_p$ es la cantidad de recurso 2 del parche donde está situado el individuo y ε es un número tomado al azar entre el intervalo cerrado $[0, 0.0003]$. Las variables del modelo se resumen en la tabla 1. En la figura 6 se muestra cómo transcurren los procedimientos de los individuos.

Tabla 1. Variables del modelo

Variables globales	Variables del individuo	Variables del espacio
\acute{X} Referencia	B Biomasa	$R1$ Recurso 1
	G Genotipo	$R2$ Recurso 2
	Z Fenotipo	$R1_{max}$ Recurso1 máximo
	Z_1 Eficiencia de consumo 1	$R2_{max}$ Recurso1 máximo
	Z_2 Eficiencia de consumo 2	reg_1 Tasa de regeneración recurso1
	B_{min} Límite de reproducción	reg_2 Tasa de regeneración recurso2
	$s, rt(\theta_a, \theta_b, \theta_c), D, D1, D2$ Parámetros de dispersión	$m1$ Pendiente del recurso 1
	e_1, e_2 Mutación del genotipo al replicarse	$m2$ Pendiente del recurso 2
	σ Efecto de la competencia	
	C distancia entre z_1 y z_2	
	r Radio de interacción	
	d pérdida de biomasa	

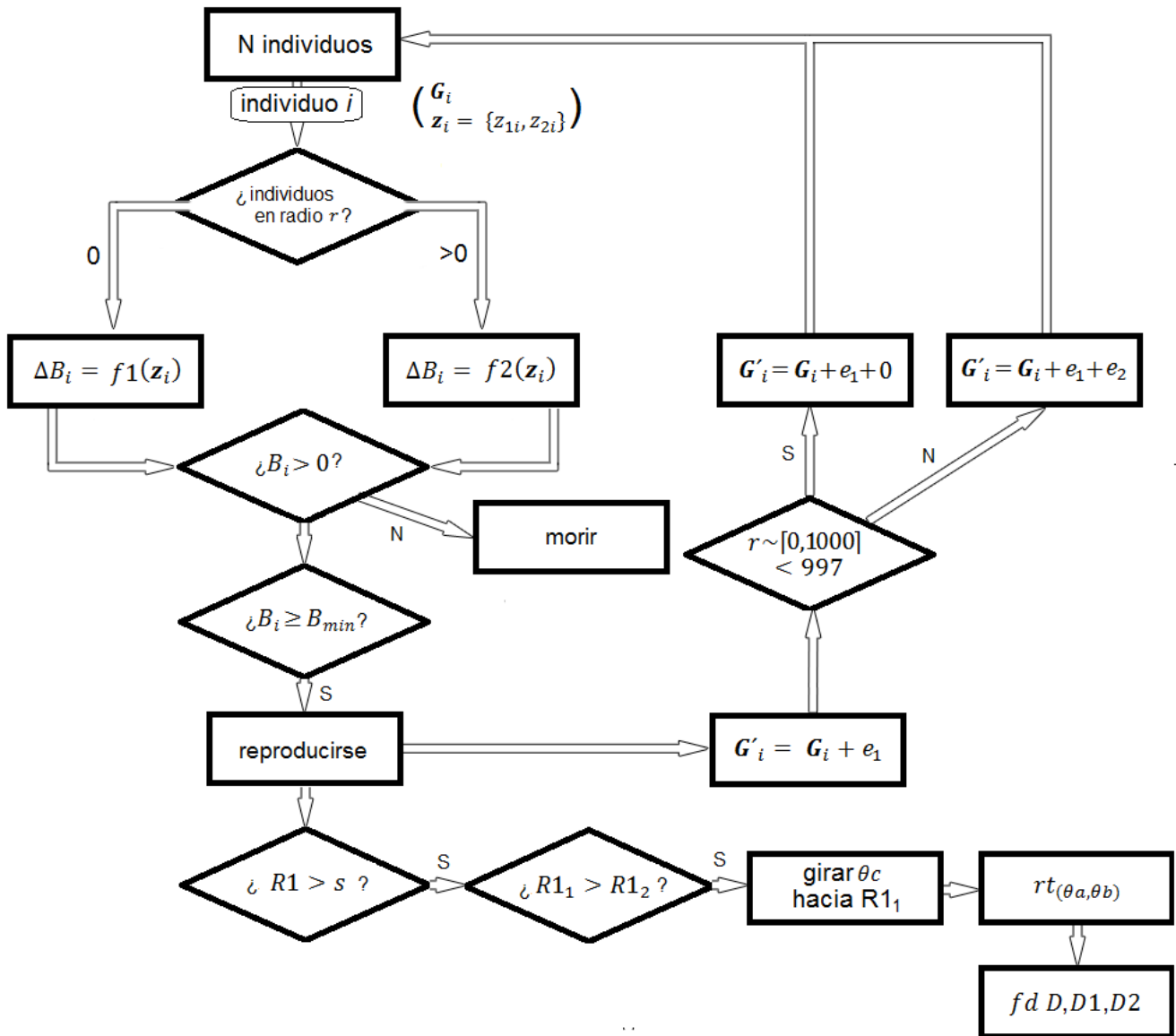


Figura 6. Diagrama de flujo de los procedimientos que rigen el comportamiento de los individuos durante la simulación.

4.4. Análisis

El estudio tuvo dos aproximaciones de análisis. Se analizaron la segregación del nicho y la posible dinámica caótica. ¿Están relacionadas entre sí? La diferenciación fenotípica es provocada por selección natural divergente. Con el fin de medir el cambio en el fenotipo, es necesario medir el gradiente de selección β_i , que representa la velocidad con la que cambia cada carácter z_i . Este cambio se puede medir directamente observando cómo aumenta el carácter z_2 , y su cambio promedio se puede calcular ajustando un modelo lineal a la serie de tiempo de \bar{z}_2 (z_2 promedio) de la población (Schluter, 2000c). La pendiente de la recta resultante, β_2 , es la velocidad a la que ocurre la selección natural sobre esta parte del fenotipo. Ajusté los modelos lineales sencillos a la serie de

tiempo de \bar{z}_2 antes de que ésta llegara a un nivel crítico donde la población se divide definitivamente en dos; la pendiente del cambio hasta ese punto refleja la velocidad promedio a la que procedía la selección antes de que evolucionara un fenotipo completamente especializado en usar R_2 como su principal recurso. Una vez que se alcanza ese punto, la población dejaba de evolucionar.

Para determinar cómo interactúan los efectos del gradiente de recursos, de la competencia, y de poder aprovechar diferencialmente dos recursos, combiné el efecto de todos estos procedimientos en las simulaciones más completas, que denominé simulaciones principales. Ya que el mecanismo que propongo depende principalmente de condiciones de agregación dadas por 1) cantidad de recursos y 2) dispersión, estas son las dos principales condiciones que investigué, aumentando la cantidad de recursos totales e incluyendo los dos diferentes comportamientos más complicados de dispersión de los individuos.

Seguidamente expongo los resultados de las simulaciones en donde aislé los comportamientos de aumentar la cantidad total de recursos, de aumentar sólo la cantidad de recurso 1, de incluir sólo el aumento de variación en el genotipo al momento de aparecer los nuevos individuos, de aumentar la cantidad de espacio del ambiente, de reducir y aumentar la dispersión y de incluir la plasticidad fenotípica. Esto último lo hice con una función que hacía crecer el efecto de consumo 2 si la cantidad de recurso 2 era mayor que la de recurso 1, simulando una situación tal como si la mayor presencia de la alternativa activara vías de utilización de recursos alternativos en bacterias. Aislar cada comportamiento elimina realismo del modelo pero permite investigar por separado cada uno de sus efectos. Fijé $R_{2max} = R_{1max}$ en todas las simulaciones excepto en la simulación control y en donde y la pendiente de ambos recursos fue igual a 4.5. Los valores de las variables en las simulaciones se resumen en la tabla 2.

Tabla 2. Valores de las variables del modelo

Variable	Valor (excepto cuando indicado)
s	1
$rt_{(\theta_a, \theta_b, \theta_c)}$	88°, 8°, 66°
D	NA (no aplica) en la simulación principal, 0.2 en todas las demás
$D1$	variable en la simulación principal, NA en las demás
$D2$	variable en la simulación principal, NA en las demás
B_{\min}	80
e_1	variable
e_2	NA, variable en la simulación de variación de mutación
σ	0.1
c	7, 18 en una de las simulaciones control
r	1
d	2
$R1_{\max}$	Variable
$R2_{\max}$	Variable, 0.01 en una de las simulaciones control
reg_1	90
reg_2	90
$m1$	0 en una de las simulaciones principales, 0 en las demás
$m2$	0 en una de las simulaciones principales, 0 en las demás

Las series de tiempo de la población y de z_1 y z_2 se analizaron mediante métodos matemáticos para detectar las huellas del caos. Muchas medidas han sido inventadas para estudiar la complejidad (Northrop, 2011; Morozov y Poggiale, 2012). Utilicé el método de los exponentes de Liapunov, que nos da evidencia del comportamiento caótico ya que nos permite saber la tasa de divergencia de las fluctuaciones de la serie de tiempo para ver si existen trayectorias que revelen la presencia de caos (Hastings *et al.* 1993). Los exponentes positivos indican que la trayectoria de un sistema dinámico diverge exponencialmente partiendo de un punto inicial, mientras que un exponente negativo que las trayectorias convergen. En la simulación principal analicé además la serie de tiempo del tamaño poblacional, la distribución del genotipo y sus características y los valores del máximo exponente de Liapunov por ventanas de la serie de tiempo. Los análisis fueron realizados con R (R Development Core Team, 2008) y utilizando la biblioteca de R *nonlinearTseries* (Constantino, 2013).

5. RESULTADOS

5.1. Simulación principal

Los resultados de la simulación fueron los esperados. Hubo un aumento progresivo de z_2 promedio, de los individuos de la población. Muestro un ejemplo de una simulación en la que este cambio se apreció bien (figura 7a). Este aumento de \bar{z}_2 se vio reflejado en la media del genotipo, cuyo valor se fue haciendo progresivamente menor (figura 7b). El promedio de z_1 permaneció más o menos constante en el tiempo (figura 7c). La serie de tiempo del tamaño total de la población en cambio experimentó fluctuaciones pero sin que se apreciara ninguna tendencia (figura 7d).

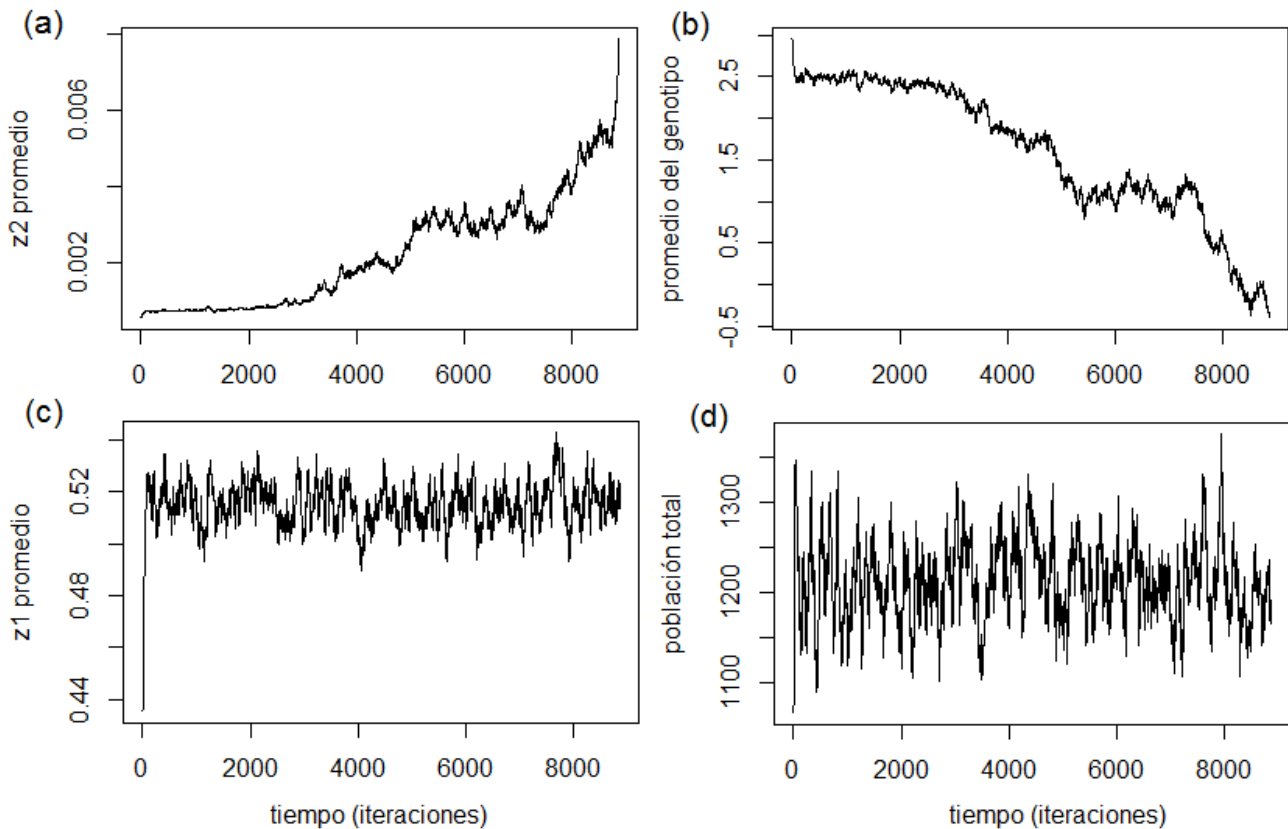


Figura 7. (a) Cambio de z_2 promedio en el tiempo. Se puede apreciar cómo el valor de \bar{z}_2 crece y las oscilaciones de la serie de tiempo se hacen cada vez más pronunciadas, hasta que se llega a un punto crítico donde su valor alcanza el estado final de diferenciación del nicho; (b) serie de tiempo del promedio del genotipo, aquí se puede observar que su valor se hace menor; (c) cambio de z_1 promedio; (d) Serie de tiempo del tamaño poblacional.

Al aumentar la cantidad de recursos totales $R_t = R_1 + R_2$ el resultado fue que la velocidad promedio aproximada del cambio fenotípico de \bar{z}_2 fue diferente, siendo mayor cuando la cantidad de

recursos totales, R_t ($R_1 + R_2$) fue más elevada: su valor promedio fue de 8.31×10^{-7} cuando $R_t = 700$, 6.54×10^{-7} con $R_t = 600$ y 4.23×10^{-7} cuando $R_t = 400$ (figura 8a, b).

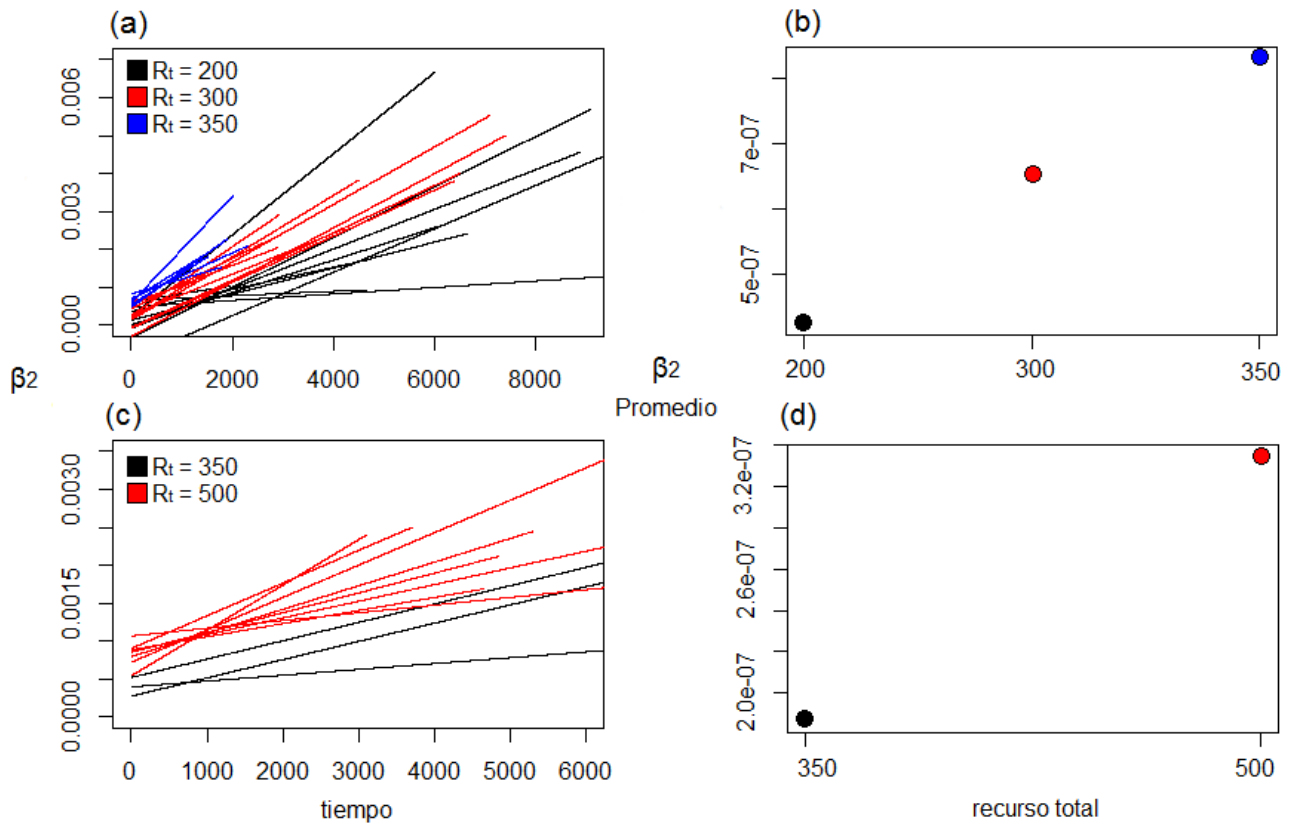


Figura 8. (a) Pendiente ajustada (β_2) a la selección natural sobre z_2 de simulaciones bajo diferentes condiciones de disponibilidad de recursos; (b) β_2 promedio de las simulaciones con diferentes niveles de recursos; (c) β_2 resultado de las simulaciones con dispersión dependiente de la posición en el espacio; (d) β_2 promedio de las simulaciones con dispersión dependiente de la posición. Se puede apreciar que conforme los recursos aumentaban β_2 también aumentaba.

Lo más interesante de este caso es que, aún cuando fijé los recursos para que no hubiera gradiente y si la velocidad de movimiento de los agentes dependía de la posición en el espacio, con un valor menor en una zona específica del ambiente, es en este sitio en donde *siempre* se daba la diferenciación de los individuos. En esta situación el comportamiento del promedio de β_2 también presentó un cambio en su velocidad bajo diferentes condiciones de recursos (figura 8c, d), siendo de 3.14×10^{-7} cuando $R_t = 500$ y 1.86×10^{-7} cuando $R_t = 350$, es decir, mayor conforme los recursos crecían. Confirmé estos resultados realizando observaciones de la simulación. La zona de diferenciación siempre correspondió a la zona de más recursos del gradiente, donde el color blanco era más intenso, justamente donde había una mayor concentración de individuos que se reproducían a mayor velocidad (figura 9).

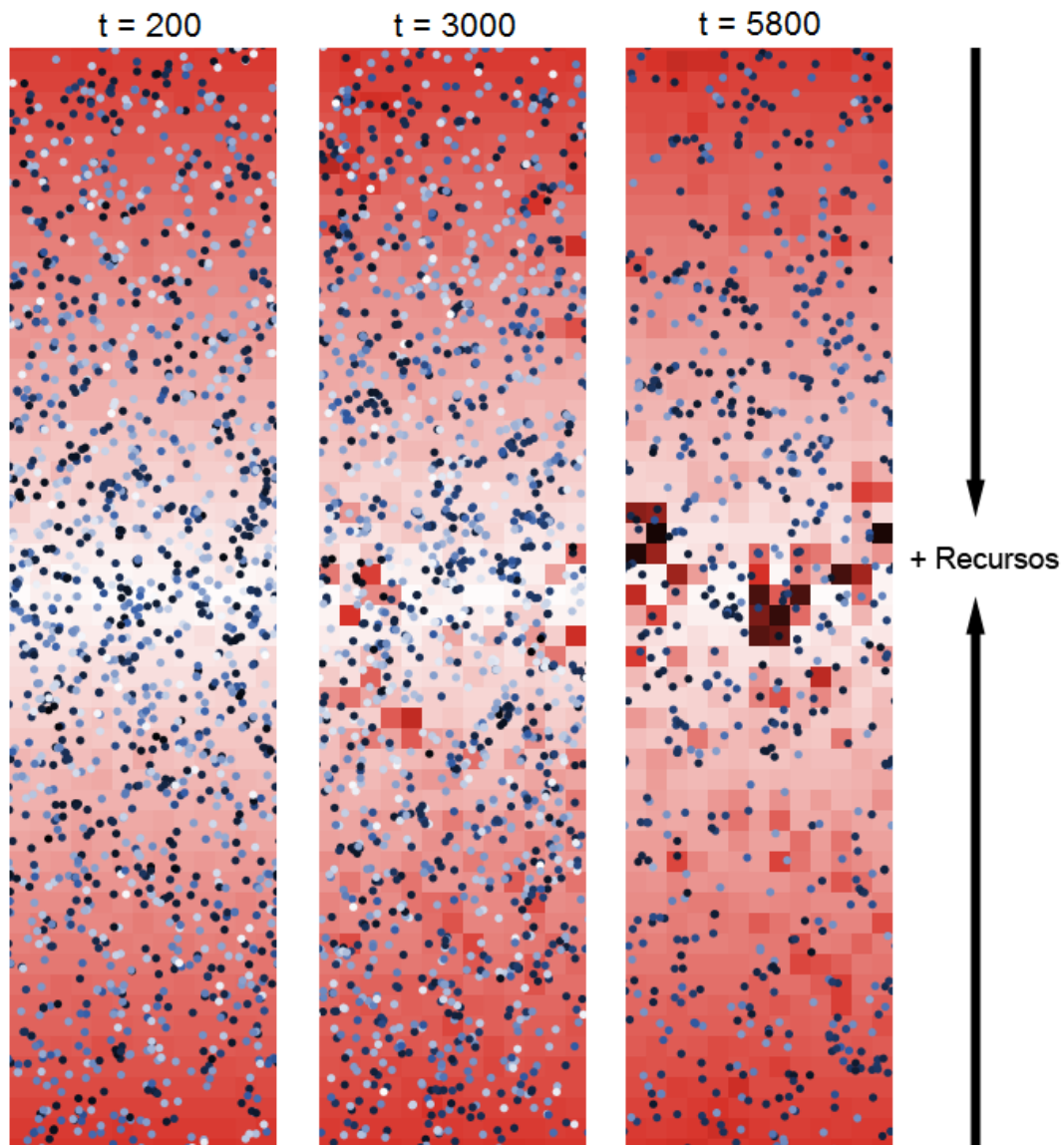


Figura 9. Espacio de la simulación en diferentes tiempos. Los cuadros rojos son los parches y el tono de rojo representa la cantidad de R_2 disponible. No se muestra R_1 . El color de los individuos refleja su genotipo y su fenotipo, siendo los más oscuros las variantes capaces de usar mejor R_2 . Se puede apreciar como conforme el tiempo de la simulación avanzó, la capacidad de ciertos agentes de apropiarse de R_2 aumentó progresivamente. Esto ocurrió siempre en el centro del espacio, que fue la zona de más recursos y poca dispersión.

La distribución del genotipo en el tiempo conforme se da la selección a favor de z_2 cambió de una forma interesante. Partiendo de una distribución normal inicial que se hacía rápidamente bimodal (puesto que la selección natural operaba con fuerza contra los individuos cercanos a la media) (figura 10a), se observó que paulatinamente del lado izquierdo de la distribución empezaban a aparecer nuevas categorías, que cada vez se hacían más abundantes, por lo que la distribución se hacía

trimodal (figura 10c) y así proseguía su transformación hasta que tenía cuatro modas (figura 10e). Después de este punto se alcanzaba la segregación total del nicho. La distribución de z_2 también experimentó cambios, acordes con el cambio genotípico. Esta comenzaba como una distribución sesgada a valores pequeños en la que paulatinamente aparecía una cola más sesgada a la derecha (figura 11a, b) La distribución de z_1 no experimentó estos cambios. Esta permanecía todo el tiempo como una distribución bimodal (figura 11c, d).

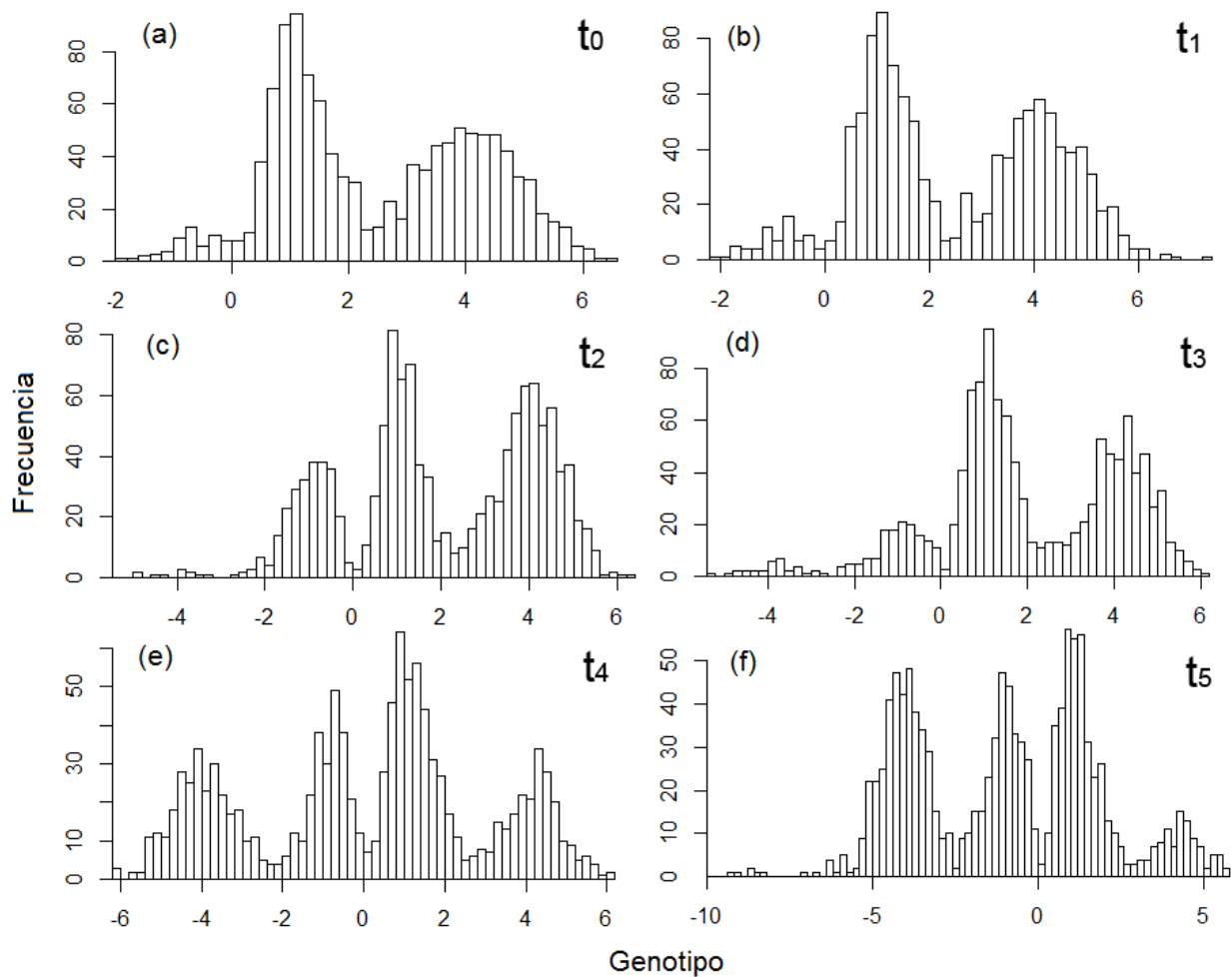


Figura 10. Distribución del genotipo en el tiempo. En (a) y (b), la distribución bimodal presenta una cola del lado izquierdo. Conforme transcurre el tiempo de la simulación esta cola se vuelve otro pico de la distribución, como se aprecia en (c) y (d). En (d) se puede ver que a su vez este pico se sesga más a la izquierda, lo que acaba generando otra parte del genotipo, como se ve en (e).

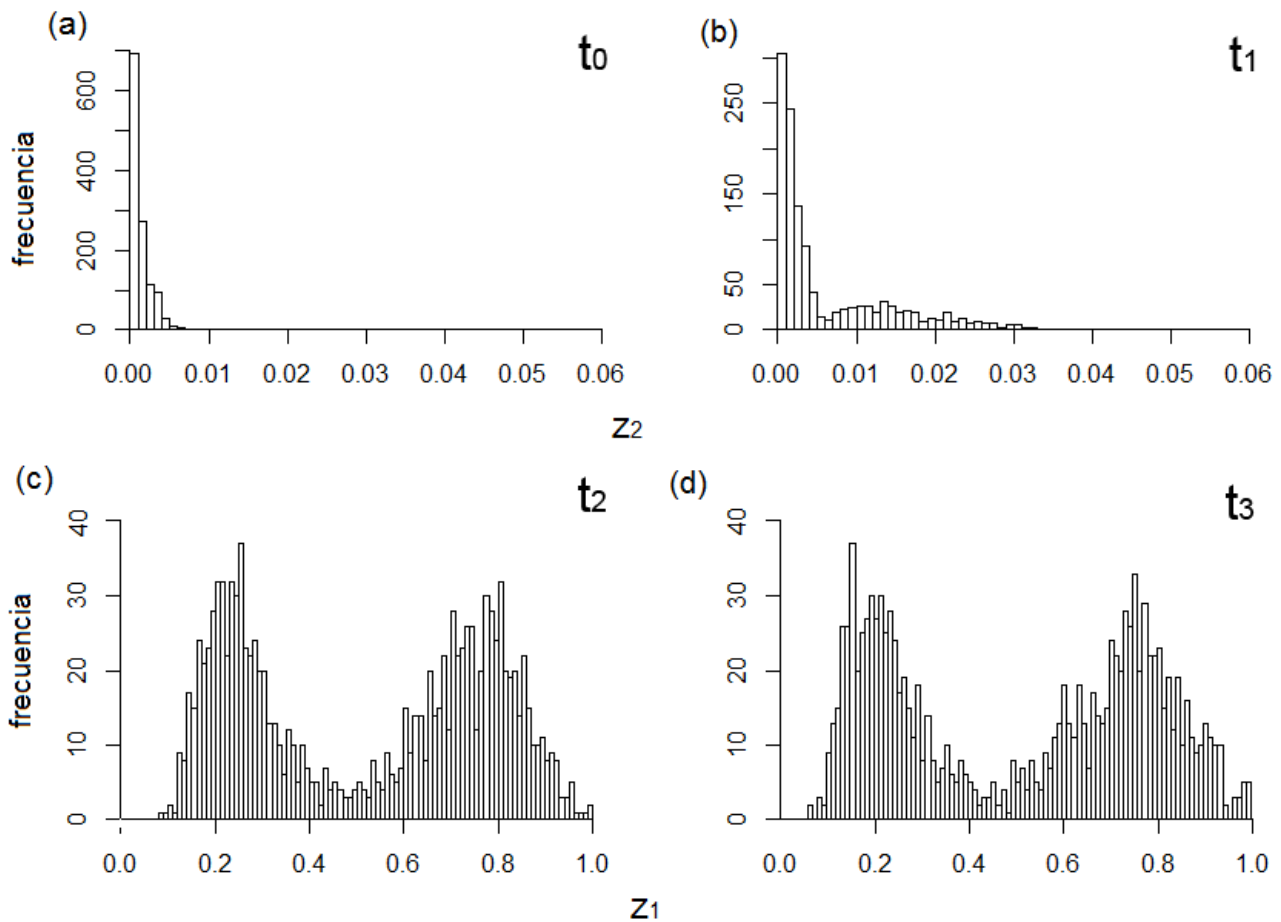


Figura 11. Distribución de los componentes z_1 y z_2 del fenotipo en el tiempo. En (a) se muestra la distribución de z_2 al inicio de la simulación y en (b) se muestra la misma distribución en estados avanzados, cuando ya había presente un fenotipo capaz de usar R_2 . Se puede observar como aparecen los fenotipos nuevos y la distribución avanza hacia la derecha. En (c) y (d) se muestra la distribución del carácter z_1 . Esta distribución conservó la misma forma bimodal durante toda la simulación.

La gráfica de \bar{z}_2 en el tiempo t contra \bar{z}_2 en el tiempo $t + n$ (figura 12a) tuvo una forma interesante. Con diferentes valores de n se pudo observar que \bar{z}_2 por momentos tomaba valores en torno a lo que podría denominarse como regiones de atracción, es decir, su valor tuvo la tendencia de permanecer en torno a cierto intervalo de valores para después brincar y estar en torno a otra senda de atracción. En la figura se muestra esto con $n = 5$. Este aumento discreto de \bar{z}_2 sugiere que entre el estado basal dominado por el fenotipo inicial y el estado donde hay total segregación del nicho hay varias zonas de relativa estabilidad, en donde los individuos con fenotipos alternativos constituyen una proporción más o menos constante del total de la población.

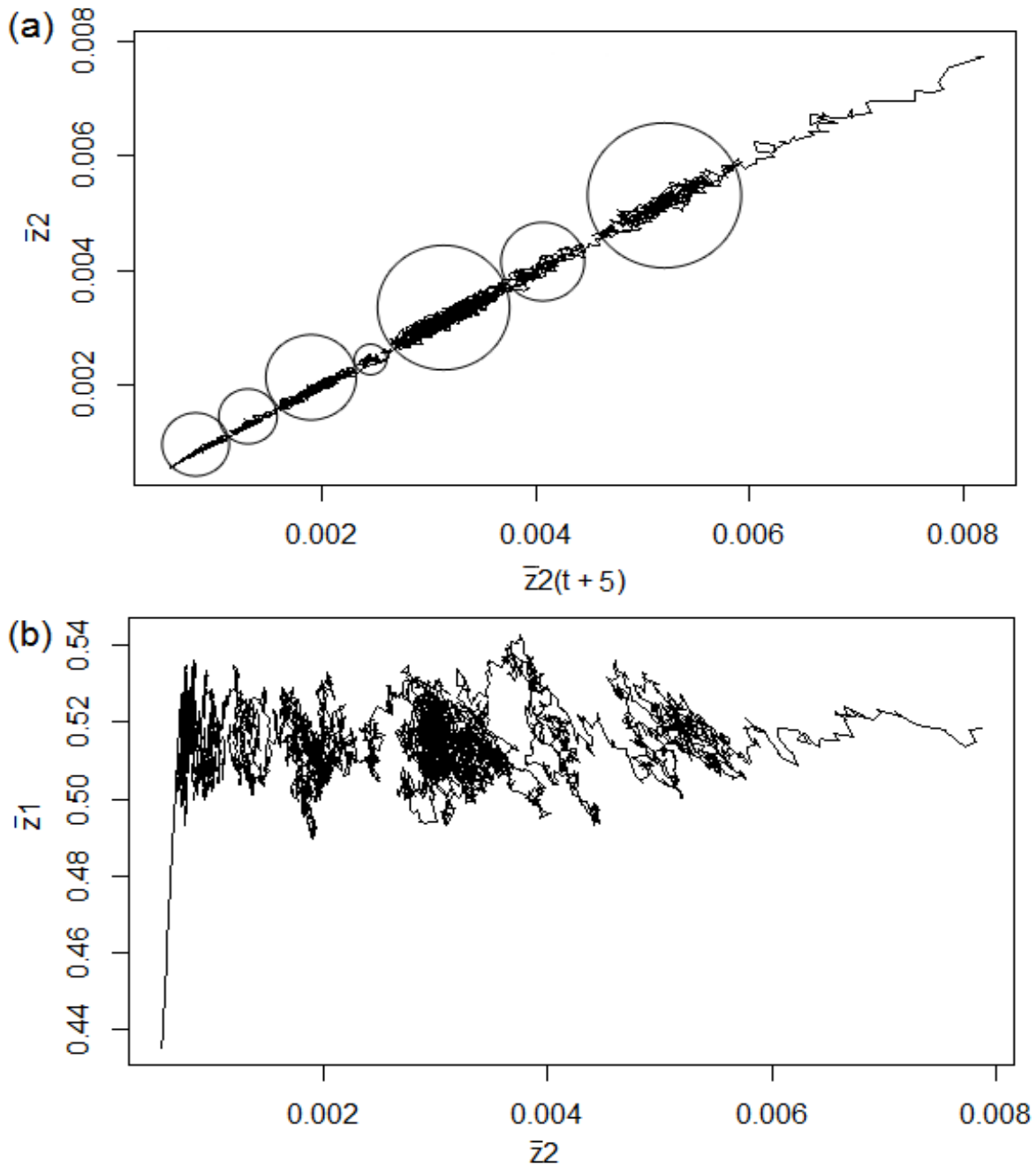


Figura 12. (a) Gráfica del promedio del componente z_2 del fenotipo en el tiempo t contra el promedio del componente z_2 del fenotipo en el tiempo $t + 5$. Se puede ver claramente que esta variable aumenta de valor y también que su valor permanece durante cierto tiempo alrededor de ciertas zonas, como si hubiera zonas de atracción para la trayectoria de esta variable del sistema. (b) Gráfica del promedio del componente z_2 del fenotipo contra el promedio del componente z_1 del fenotipo en el tiempo. Se puede apreciar los momentos en los que la trayectoria se mueve alrededor de algunas regiones del espacio y después salta a otras.

La forma de la trayectoria del fenotipo dentro del paisaje adaptativo también muestra estos periodos donde la ruta se mueve alrededor de ciertas zonas (figura 12b). Asimismo, la gráfica del cambio en \bar{z}_2 vs el cambio en \bar{z}_1 sugiere que hubo efectivamente “islas” de estabilidad donde el fenotipo se movía alrededor de ciertas zonas. La aparición de las nuevas modas dentro de la distribución del genotipo de los individuos correspondía a los momentos en que la trayectoria del fenotipo \mathbf{z} dentro del paisaje adaptativo se movía alrededor de estas zonas de atracción. La evolución procedió por saltos más o menos discretos dentro del paisaje adaptativo. Los máximos exponentes de Liapunov calculados por ventanas de la serie de tiempo de \bar{z}_2 de las simulaciones tuvieron desde valores negativos a positivos, o partían de valores cercanos a 0 y se hacían positivos. Esto sucedió en todas las simulaciones. Esto sugiere que conforme el tiempo avanza la posibilidad de encontrar valores cada vez más alejados de \bar{z}_2 en un punto al respecto de un punto anterior aumenta (figura 13^a).

Pareciera que el crecimiento de \bar{z}_2 procede por fluctuaciones que cada vez se hacen más pronunciadas y que el aumento del valor del máximo exponente de Liapunov está reflejando este hecho. Esto podría ser una evidencia de comportamiento caótico de la trayectoria de la búsqueda fenotípica de este sistema. Esto se apreció muy claramente en una simulación con bajos recursos donde la diferenciación se dio de forma muy pausada (alrededor de 12000 iteraciones tuvieron que pasar para que el nicho se segregara en una simulación), lo que permitió hacer un análisis numérico de muchas ventanas de la serie de tiempo de \bar{z}_2 . Se observó que los momentos cuando crecía \bar{z}_2 y su serie de tiempo empezaba a experimentar fluctuaciones correspondían al momento en el que el máximo exponente de Liapunov calculado por ventanas se hacía más positivo (figura 13b, c).

5.2. Control

Consideré necesario tener una situación controlada de referencia para comparar los datos de cada simulación con propiedades añadidas con este escenario. Para este fin situé el segundo componente fenotípico, z_2 , a una distancia c de 18, además de hacer que la cantidad de recurso 2 máximo fuera de 0.01. Experimenté con otro caso además en donde $c = 7$ y $R_2\text{max} = 0.01$. Estos parámetros se eligieron así para prevenir que hubiera manera de mutar progresivamente hacia el fenotipo alternativo, pues no habría mutaciones lo suficientemente grandes como para poder acceder a la zona del paisaje adaptativo donde el fenotipo permite el aprovechamiento del recurso 2, y aunque las hubiera no habrían suficientes recursos como para que el fenotipo alternativo fuera una ventaja selectiva real.

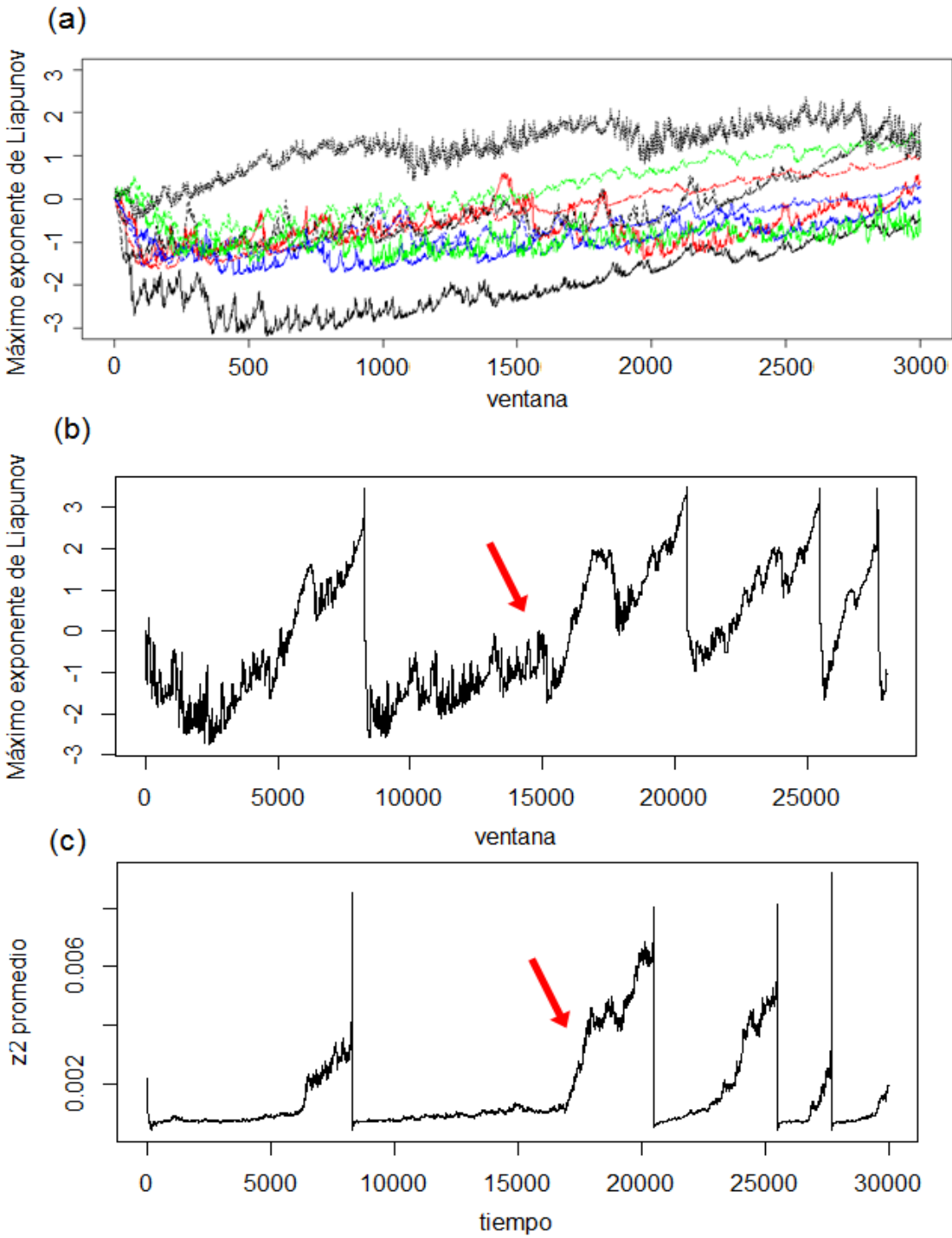


Figura 13. Máximo exponente de Liapunov calculado por ventanas para 9 simulaciones con pendiente = 4.5 y $R_2\text{max} = 200$. El valor aumenta conforme el tiempo, lo que indica que las fluctuaciones de la serie de tiempo de \bar{z}_2 se hacen mayores con el paso del tiempo. Se aprecia en (b) y (c) cómo los períodos de cambio de \bar{z}_2 corresponden a los momentos cuando el máximo exponente de Liapunov se hace positivo (señalado con flechas rojas)

En las gráficas se puede observar que cuando $c = 18$, \bar{z}_2 disminuye conforme pasa el tiempo: no hay ningún tipo de ventaja para el fenotipo alternativo, de tal forma que su valor se hace menor. El promedio de β_2 cuando $R_{2max} = 600$ fue de -6.5×10^{-10} y cuando $R_{2max} = 350$ de -8.41×10^{-10} (figura 14c, d). Pareció haber un efecto minúsculo de la cantidad de recursos, porque la pendiente es ligeramente más pronunciada en su descenso cuando la cantidad de recursos es menor. Cuando $c = 7$, la pendiente de \bar{z}_2 fue positiva en ambos casos (figura 14a, b). Esto indica que hay un efecto de la cantidad de recursos alternativos sobre la selección de z_2 .

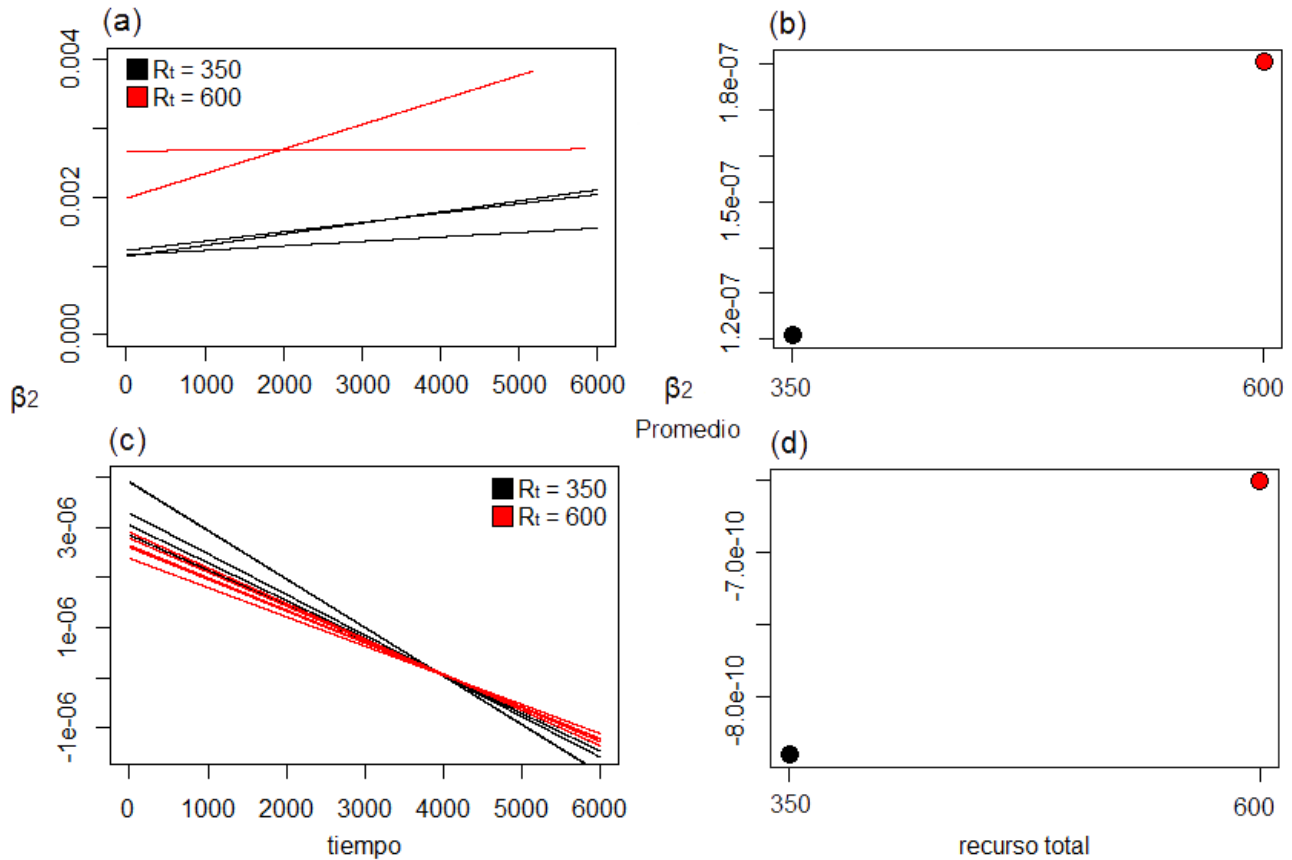


Figura 14. (a) Pendientes ajustadas (β_2) a la selección natural sobre z_2 de las simulaciones con $c = 7$ y $R_{2max} = 0.01$. Hay un aumento de β_2 en el tiempo, en ambos casos., cuyo valor depende de la cantidad de recursos, como se aprecia en (b). En (c) y (d) podemos ver β_2 de las simulaciones con $c = 18$ y $R_{2max} = 0.01$. En este caso, la distancia fenotípica es infranqueable y el valor de β_2 disminuye en el tiempo. Esta disminución es más rápida si R_{2max} es menor.

5.3. Variación en la cantidad de recursos

La pendiente de β_2 aumentó de valor, así como los promedios (figura 15a, b). Cuando $R_t = 350$, β_2 promedio fue de 2.2×10^{-7} , cuando $R_t = 400$, β_2 promedio fue de 1.41×10^{-7} (un descenso al respecto del valor anterior), al ser $R_t = 500$, β_2 promedio fue 2.96×10^{-7} y cuando $R_t = 600$.

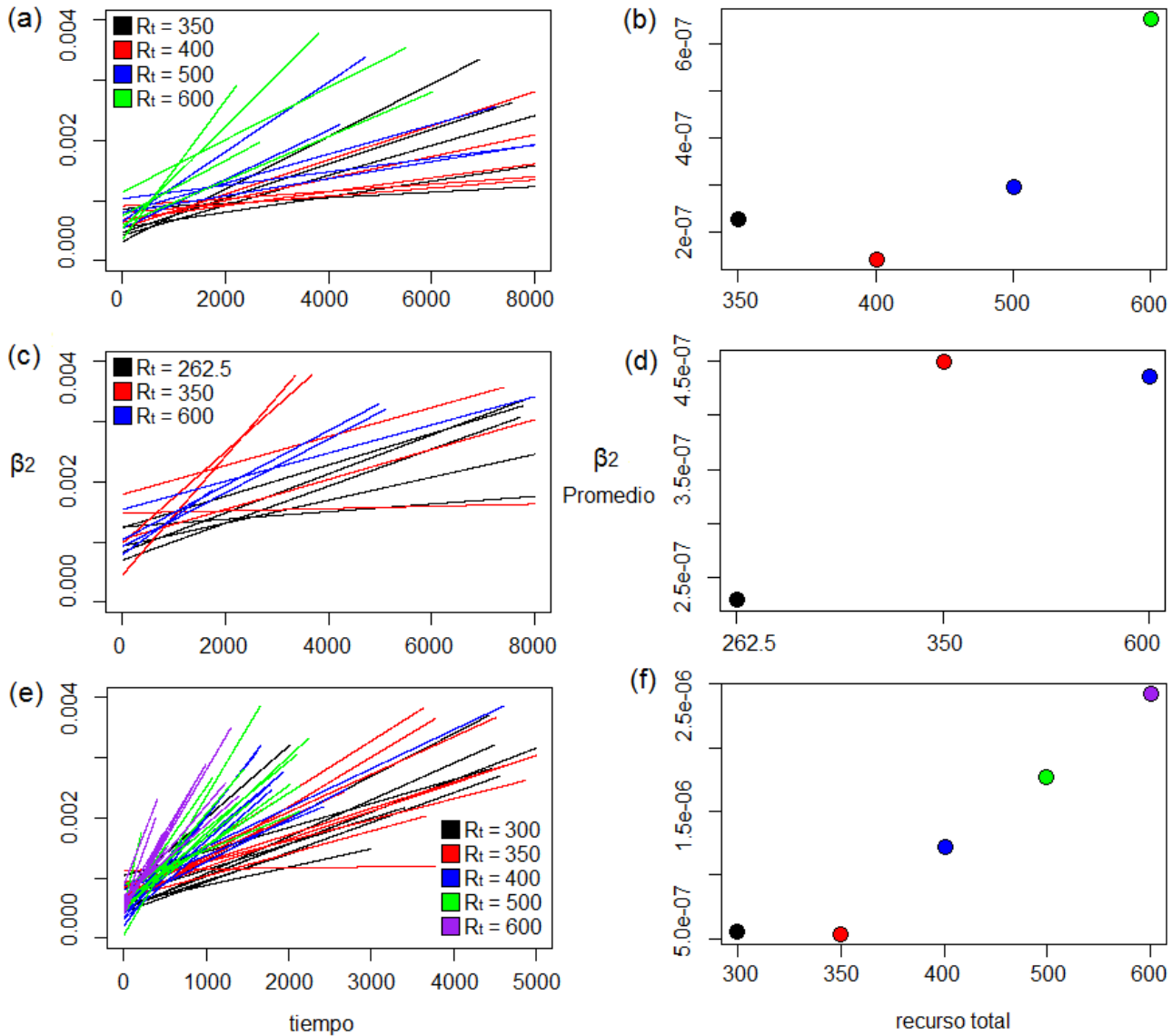


Figura 15. (a) Pendientes ajustadas (β_2) a la selección natural sobre z_2 de las simulaciones con recursos diferentes. La pendiente aumentó conforme estos aumentaba; (b) β_2 promedio de para las simulaciones bajo diferentes regímenes de recursos; (c) valores de β_2 para las simulaciones con mayor cantidad de R_1 solamente; (d) β_2 promedio de las simulaciones con mayor cantidad de R_1 . Se observa el mismo patrón de aumento de la velocidad de β_2 en función de la mayor cantidad de recurso 1; (f) Valores de β_2 para las simulaciones bajo condiciones de más variación al replicarse y diferentes condiciones recursos, En ningún otro caso la diferencia positiva de pendiente se observó de forma más clara cuando los recursos aumentaban. Esta diferencia se puede apreciar mejor en (e), donde se encuentran los promedios de β_2 para todas las simulaciones para cada régimen de recursos.

β_2 promedio = 6.52×10^{-7} . Incluso si sólo se aumenta la cantidad de R_1 , el efecto es similar (figura 15c, d). Cuando R_1 fue 262.5 (respecto a $R_2 = 175$, es decir, 50% más) β_2 promedio fue 2.28×10^{-7} , al ser su valor 350 (el doble respecto a R_2), β_2 promedio fue de 4.5×10^{-7} y cuando $R_1 = 437.5$

fue 4.36×10^{-7} . Esto implica que la competencia intraespecífica entre las variantes que usaron eficientemente R_1 aumentó con la densidad y que este efecto podía igualmente estimular la búsqueda del fenotipo alternativo, aun cuando su proporción respecto a R_2 fuera menor.

5.4. Incremento en la tasa de mutación

Cuando se aumentó el nivel de variación, agregando la posibilidad de que se dieran saltos grandes en el genotipo de vez en cuando, la velocidad a la que se produjo la segregación del nicho también aumentó (aunque la forma general de la serie de tiempo de \bar{z}_2 no cambió respecto a la situación basal). Es notable que como hubo un claro efecto de la cantidad de recursos en aumentar la velocidad promedio a la que ocurrió la selección dependiente de la frecuencia en este caso. Al ser $R_t = 30$, β_2 promedio resultó 5.64×10^{-7} . Cuando $R_t = 350$, β_2 promedio fue 5.35×10^{-7} . En el caso de $R_t = 400$, β_2 promedio = 1.22×10^{-7} . Cuando $R_t = 500$, β_2 promedio fue igual a 1.76×10^{-7} y finalmente, si $R_t = 600$, β_2 promedio = 2.42×10^{-7} . Aquí fue donde la diferencia de las pendientes fue más clara (figura 15e, f). Esta fue la simulación donde se apreció mejor la diferencia de β_2 bajo diferentes condiciones de recursos.

5.5. Incremento en el espacio disponible

En la situación con mucho espacio \bar{z}_2 creció conforme los recursos se hacían más grandes, como en los casos anteriores (figura 16a, b) pero no pareció haber un efecto discernible del cambio sobre la diferenciación del nicho. β_2 promedio fue 1.79×10^{-7} cuando $R_t = 350$, 3.16×10^{-7} cuando $R_t = 250$ y 5.43×10^{-7} cuando $R_t = 600$. No pude realizar muchas simulaciones de esta situación pues la cantidad considerablemente mayor de agentes que un espacio más grande permite impuso límites a la velocidad de computación de la simulación.

5.6. Dispersión variable

Al modificar el valor de la variable de cantidad de distancia D que cubrían los individuos en cada iteración del modelo es cuando se detectó un mayor efecto de la agregación sobre la selección positiva de z_2 . Cuando el parámetro de la dispersión fue alto, con un valor de 4, el aumento de \bar{z}_2 fue mínimo, y no se llegó nunca a un estado en donde apareciera la segunda población, así hubiera pocos o muchos recursos (figura 16c, d, figura 17a). β_2 promedio cuando R_t fue 350 fue de 9.9×10^{-8} y cuando $R_t = 500$ fue 1.31×10^{-7} . En un caso aislado, una simulación con dispersión baja y pocos recursos generó un proceso donde \bar{z}_2 aumentó y después cayó súbitamente, lo que constituyó una anomalía (figura 17b). Esto no fue así cuando la dispersión fue menor: en este caso, si los recursos

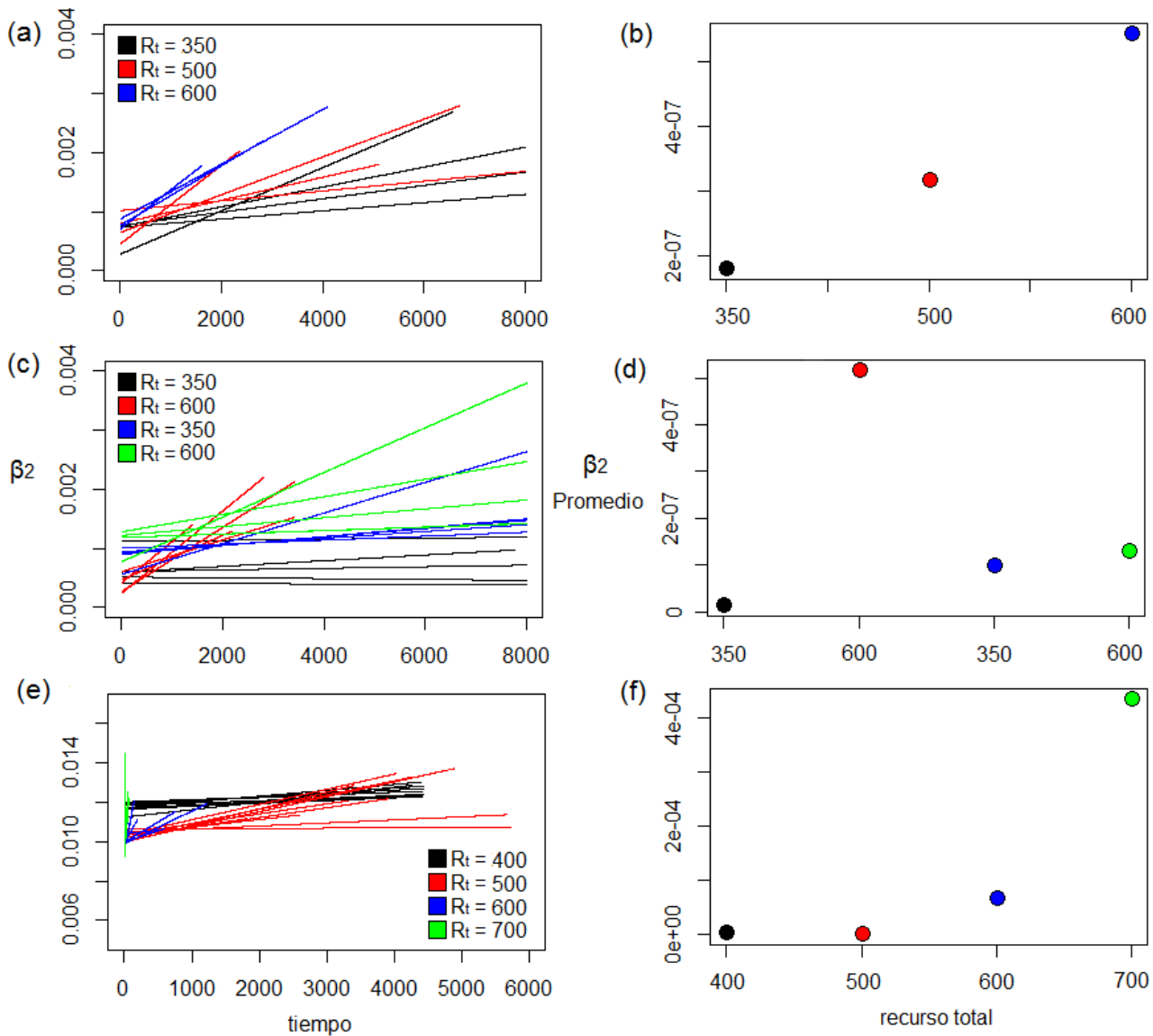


Figura 16. (a) Pendientes ajustadas (β_2) a la selección natural sobre z_2 para las simulaciones donde se aumentó el espacio y bajo diferentes condiciones de recursos; (b) valores de β_2 promedio de las simulaciones con diferentes condiciones de espacio; (c) β_2 de la simulación con diferentes habilidades de dispersión; (d) β_2 promedio de las simulaciones con dispersión diferente; (e) β_2 de las simulaciones con plasticidad fenotípica del carácter z_2 ; (f) valores promedio de β_2 para la simulación con plasticidad fenotípica. En todas las simulaciones se aprecia el efecto de los recursos sobre la diferenciación del nicho, excepto en aquella donde la dispersión fue muy elevada. Esto no permitió que \bar{z}_2 creciera hasta el punto de extenderse en toda la población

eran suficientes siempre se daba la segregación del nicho. La velocidad promedio de β_2 cuando R_t era 350 fue de 1.19×10^{-8} y cuando $R_t = 500$ de 5.17×10^{-7} .

5.7. Plasticidad fenotípica

El efecto de la plasticidad fenotípica fue acelerar notablemente la velocidad de selección sobre z_2 . En ninguna otra simulación se alcanzó tal velocidad de cambio hacia la utilización del recurso alternativo. Cuando $R_t = 400$, β_2 promedio fue igual a 1.92×10^{-7} y cuando R_t fue 500 β_2 promedio fue 5.19×10^{-7} . Sin embargo, al aumentar más los recursos la velocidad promedio del cambio de \bar{z}_2 aumentó por 2 y 3 órdenes de magnitud, resultado de 6.7×10^{-5} cuando $R_t = 600$ y de 4.35×10^{-4} cuando $R_t = 700$. En este último caso la diferenciación del nicho ocurría de forma casi instantánea (figura 16e, f).

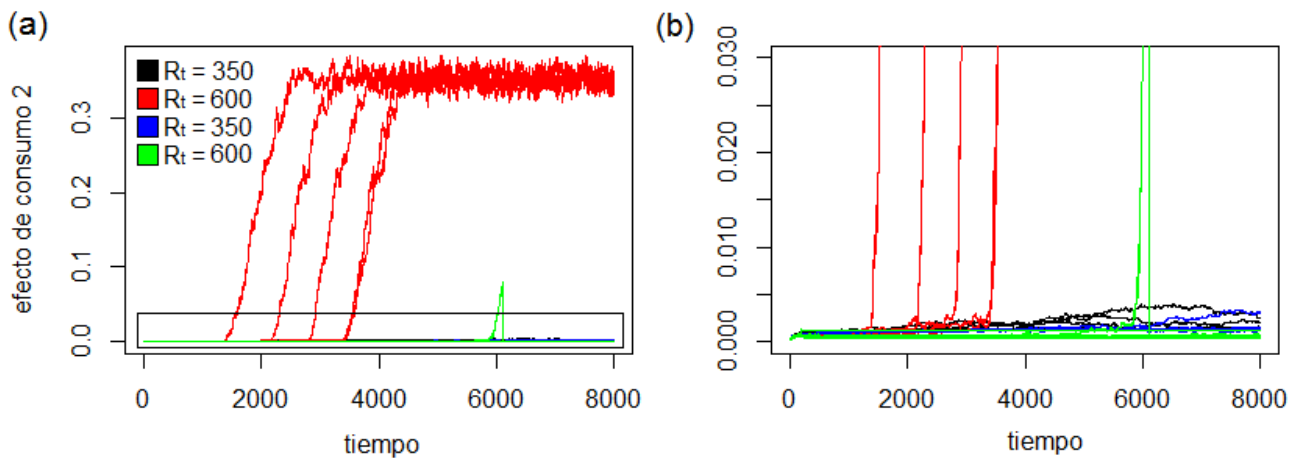


Figura 17. (a) Series de tiempo del promedio del componente del fenotipo z_2 para las cinco simulaciones hechas bajo cada combinación de dispersión y dos condiciones de recursos. Ninguna de estas simulaciones alcanzó el punto de bifurcación excepto aquella con recurso altos y baja dispersión (en rojo). Una de las simulaciones con dispersión baja y pocos recursos experimentó un caso donde la población empezó a dividirse pero el proceso se detuvo y la distribución volvió a su forma original (una de las líneas verdes). En (b) se muestra la porción ampliada del recuadro en (a).

6. DISCUSIÓN

6.1. La selección natural de fenotipos alternativos en escenarios naturales

El proceso de segregación del nicho que describo enfatiza la importancia de las diferencias individuales del nicho en la evolución de distintas variedades o especies. Chesson (2000) propuso que las diferencias en los nichos dan estabilidad a las comunidades: aunque una especie sea una fuerte competidora, si su nicho es muy delimitado y su abundancia es alta, ésta limita su propia densidad poblacional por competencia intraespecífica y la competencia hacia otras especies disminuye. A este fenómeno le llama efecto estabilizador. En este sentido, el fenómeno que describo es un efecto estabilizador intraespecífico, que deviene en la evolución de distintos polimorfismos. Un

hecho en que fundamento mi argumento es que los individuos de fenotipos cercanos son lo que compiten más intensamente al interior de una población. Hay evidencias de exclusión competitiva a este nivel, y de hecho la competencia intraespecífica puede ser más fuerte que la competencia interespecífica (Violle *et al.* 2011). Sin embargo, mi modelo pone de manifiesto que la exclusión competitiva no es el único resultado posible de la competencia entre los individuos al interior de una población, si no que esta misma competencia puede contribuir a la diversificación bajo ciertas condiciones ecológicas. La complementariedad del nicho, o la propiedad de individuos de fenotipos diferentes y por lo tanto de nichos distintos de competir menos (Bolnick *et al.* 2011) tuvo una gran importancia y subyace al hecho de que las diferencias de densidad en mi modelo, provocadas por la agregación, tuvieran un efecto sobre la evolución del sistema.

Es interesante observar que el genotipo y el fenotipo presentó un cambio por saltos, que se observa tanto en la gráfica de su distribución, la cual se transformó paulatinamente de una distribución bimodal a una multimodal (figura 8), como en la gráfica de la caminata del promedio del fenotipo en el espacio adaptativo, donde se ve por momentos cómo la trayectoria oscila alrededor de ciertos puntos (figura 13). El fenómeno que mejor parece explicar las distintas etapas de la evolución de la distribución del genotipo es la interferencia de clonas. Este es un fenómeno descrito en la evolución de poblaciones asexuales en donde la velocidad de aparición de distintos mutantes con mutaciones beneficiosas disminuye porque ocurre competencia entre las diferentes variantes con los nuevos alelos que confieren las ventajas selectivas (Gerrish y Lenski, 1998; de Visser y Rozen, 2006). Una consecuencia es que la selección elimina muchas variantes completamente a cada momento, quedando sólo aquellas mutantes mejor adaptadas, es decir, sesga la distribución de mutantes hacia las más adaptadas en un momento particular (Marx, 2013). Esto podría explicar la distribución discreta, pues ocurriría una fuerte selección contra los genotipos intermedios. Sería interesante investigar la relación matemática precisa que determina la distancia mínima entre las modas de la distribución del genotipo.

Uno de los resultados más relevantes dentro de la simulación principal fue que la segregación del nicho siempre se dio en la zona con más recursos y menos dispersión, lo que fue confirmado con las simulaciones donde la dispersión se hacía menor en cierta posición del espacio, puesto que la segregación también ocurría ahí siempre. Además, en las simulaciones donde se aisló el efecto de la velocidad de dispersión únicamente cuando los recursos eran altos y la dispersión baja se llegó a la bifurcación total del genotipo. Esto indica que el papel de la cercanía física entre organismos de fenotipos parecidos es crucial para que se dé la diferenciación del nicho. Esto se podría comprobar experimentalmente, observando el efecto de diferentes regímenes de mezclado de cultivos de bacterias en la interferencia clonal: si es cierto que la alta dispersión hace que la competencia intraespecífica disminuya debería de haber un aumento en la velocidad de fijación de nuevas clonas

con mutaciones beneficiosas de muchos linajes. A más agregación debería de haber por el contrario más efecto de la interferencia clonal y el resultado sería la fijación de clonas con mutaciones beneficiosas pero de un solo linaje. En un caso anómalo bajo condiciones de pocos recursos y baja dispersión la diferenciación empezó pero el fenotipo alternativo no se fijó. Esto sugiere que quizá un nivel mínimo de recursos es necesario para mantener una población viable con un fenotipo alternativo.

La literatura de experimentos de evolución controlada en organismos procariontes tiene ejemplos que nos permiten entender este modelo: se sabe que las interacciones ecológicas tienen gran importancia para la especiación (Travisano y Rainey, 2000) y que la selección dependiente de la frecuencia debido a diferencias ecológicas produce la diversificación, por ejemplo en *E. coli*. (Friesen *et al.* 2004). Esto se debe específicamente a la diferencia de la velocidad de las fases de crecimiento de las bacterias: el crecimiento bacteriano tiene diferentes fases de crecimiento dependiendo de la disponibilidad de fuentes de carbono, algunos individuos teniendo un crecimiento rápido al principio (fase log) y entrando a una fase estacionaria rápidamente (fase lag) y otros siguiendo el patrón inverso: las fluctuaciones en las cantidades de diferentes recursos provocan que las bacterias experimenten diferentes fases de crecimiento, lo que lleva a la diversificación. Yo no incorporé la velocidad a la que un individuo puede cambiar en su uso de otro recurso pero la diferenciación se observó de todos modos. Esto nos dice que probablemente la diferenciación del nicho se puede dar aún en ausencia de diferentes fases de crecimiento. Hay otros hechos experimentales bien conocidos como que la diversidad resultante es máxima cuando los niveles de disponibilidad de diferentes recursos es intermedia (Kassen *et al.* 2000; Hall y Colegrave, 2007) y el hecho de que la heterogeneidad ambiental está directamente relacionada con la velocidad a la que ocurre la radiación adaptativa (Rainey y Travisano, 1998)

En mi trabajo sin embargo queda claro que no sólo hay que considerar la heterogeneidad de recursos como el factor que provoca la diversificación del nicho, sino además las diferencias en factores individuales como la dispersión y la variación dentro de las poblaciones: por ejemplo, en la simulación con alta dispersión la tasa de diversificación fue más lenta. Esto contrasta con lo que se sabe acerca de cómo diversifican las bacterias en ambientes bien mezclados: ya que muchas bacterias liberan metabolitos como productos de su metabolismo, en los experimentos surgen variantes que usan estos como recursos, por lo que incorporar el espacio reduce la disponibilidad de éstos para los oportunistas y la diversificación es menor. (Saxer *et al.* 2010a). La diversificación en medios líquidos bien mezclados ocurre por este hecho (Saxer *et al.* 2010b). De todos modos, la competencia es un factor que limita el crecimiento bacteriano (Hibing *et al.* 2010). Esto sugiere que un ambiente ideal para lograr la coexistencia y diversificación en bacterias sería aquel donde hubiera amplia difusión de metabolitos y una moderada difusión de las bacterias.

Analicé la serie de tiempo de \bar{z}_2 mediante varias herramientas computacionales para encontrar comportamiento complejo. Sin embargo, la única evidencia se obtuvo con el método de los exponentes de Liapunov. Ningún otro método para averiguar si esta serie de tiempo tenía características complejas como una distribución 1/f (Bak *et al.* 1988) reveló algo claro. El método de los exponentes nos indica que conforme el tiempo avanzaba \bar{z}_2 tendía a divergir cada vez más y que la ruta que seguía la evolución del fenotipo era necesariamente errática y probablemente no lineal. Al parecer las fluctuaciones de este componente del fenotipo, z_2 , se volvían cada vez más violentas. Esto puede ser explicado de la siguiente forma: cada vez que un nuevo individuo mutante alcanzaba un punto de más eficiencia de uso de R_2 , la probabilidad de que a partir de éste evolucionara otro mutante aún mejor para usar R_2 aumentaba. Esto resultaría en un efecto de retroalimentación positiva que aceleraría la segregación del nicho. La velocidad de diferenciación aumentó al hacer más grande la variación de los nuevos individuos. En la naturaleza, las especies varían en su capacidad de adaptación. La cantidad de variación y la capacidad de adaptación depende en un modo más preciso de la especie en particular, incluso de cada población (Wiens y Graham, 2005). Esto evidentemente le confiere a diferentes poblaciones diferentes capacidades de explorar el espacio fenotípico

La situación control reveló que aunque la cantidad de recursos alternativos era mínima ($R_{2max} = 0.01$), había un efecto de selección a favor de z_2 . Esto es interesante porque refleja la sensibilidad de la selección natural a las variantes fenotípicas. El otro escenario control, en donde $c = 18$, fue la única situación en la que no hubo selección a favor de z_2 , al parecer la distancia entre los fenotipos era infranqueable para la selección natural en este caso. Parece ser que el incremento del espacio disponible no necesariamente retrasa la ocurrencia de la diferenciación del nicho si la tasa de dispersión es lo suficientemente baja como para que haya encuentros entre los individuos. Esto podría explicar el hecho de que z_2 se seleccionó a favor en las simulaciones donde había más espacio disponible de una forma similar a las demás, sin que hubiera una diferencia evidente en la velocidad.

Hay una conocida relación entre la cantidad de recursos y la cantidad de especies (Gaston, 2000). Existen evidencias de que una mayor cantidad de recursos promueve una mayor diversidad por una partición más efectiva de los mismos (Northfield *et al.* 2010) y de que a mayor densidad de plantas hay una relación positiva de la productividad y la diversidad (Marquard *et al.* 2009). Se sabe también que a lo largo de gradientes ambientales puede haber especiación por competencia y adaptación local (Leimar *et al.* 2008). En mi modelo, al aislar el efecto de una mayor cantidad de recursos también hubo un aumento en la velocidad sobre la selección de z_2 . Esto ocurría ya fuera que aumentara R_1 y R_2 o sólo R_1 . Esto es evidencia de que el mecanismo de selección dependiente de la frecuencia que propongo puede ayudar a explicar este patrón

En este modelo utilicé un *trade-off* sencillo, pero es necesario tener en cuenta que la gran cantidad de variación presente en las poblaciones implica que no “sólo hay una salida” en el sentido de las opciones presentes para evolucionar. Se han documentado varios tipos de especialización entre los individuos al interior de diversas especies, en aspectos como tolerancias a elementos abióticos (Meyer *et al.* 2009), uso del microhábitat (Bolnick, *et al.* 2009), o preferencias de presas (Estes *et al.* 2003), y muchos otros tipos, como diferencias de comportamiento (Dall *et al.* 2012). Estos factores podrían ser incorporados como funciones más complejas del fenotipo y el ambiente.

Incluir plasticidad fenotípica indujo la diferenciación del nicho a nivel genotípico a mayor velocidad. el cambio evolutivo se aceleraba por dos órdenes de magnitud. Esto quiere decir que unir este mecanismo de selección dependiente de la frecuencia con la posibilidad de plasticidad fenotípica puede tener la capacidad de acelerar enormemente la diferenciación del nicho. Parece que la variación fenotípica que el ambiente induce acaba influenciando la expresión genética del organismo, y los caracteres se fijan. Este proceso se denomina asimilación genética o efecto de Baldwin (Pigliucci y Marren, 2003; Crispo, 2007) y su prevalencia ha sido discutida (Pigliucci *et al.* 2006), pero mi modelo apoya el hecho de que este mecanismo puede acelerar la evolución. Además de bacterias, hay plasticidad fenotípica en muchos tipos de organismos como en plantas que desarrollan diferentes formas de hojas dependiendo de si crecen en el aire o en el agua (West-Eberhard, 1989), en el cambio de coloración de poblaciones de la pulga de agua *Daphnia* cuando es sujeta a depredación en ambientes con diferente luminosidad (Scoville y Pfrender, 2010), el cambio del tamaño de diferentes especies de la comunidad de zooplancton sujeta a diferentes tipos de depredación (Aubret y Shine, 2009), y el cambio de características corporales como el tamaño de la cabeza en serpientes dependiendo del tamaño de sus presas (Palkovacs y Post, 2009). Estos ejemplos implican que siempre parece haber buenas posibilidades de que exista la capacidad de ciertas variantes de escapar los efectos de la exclusión competitiva intraespecífica. No necesariamente este proceso podría explicar todas las instancias de especiación simpátrica que se conocen (Barluenga *et al.* 2006), pero es factible que cierta cantidad de variación de la población pueda ser mantenida mediante este mecanismo de diferenciación.

Otras consideraciones se pueden hacer al respecto de la fuerza de la selección dependiente de la frecuencia provocada por agregación, por ejemplo, los organismos que serían menos susceptibles de experimentar los efectos de este mecanismo serían aquellos que poseen movilidad, pues esto les proporcionaría una capacidad de escapar momentáneamente a los efectos de la competencia, con lo que la tolerancia local de las variantes aumentaría. Además de esto, los animales y otros organismos capaces de adaptarse *conductualmente* a nuevas condiciones, presentarían la mayor variación del nicho. Esto quizá podría explicar patrones como la enorme variedad de especies de peces cíclidos en el lago Victoria en África, donde están representados

prácticamente todos los roles ecológicos posibles: herbívoros, carnívoros, omnívoros, detritívoros, especies que viven en el fondo del lago, en la superficie del lago, en las orillas, etc. (Adams, 2009b) o la gran variedad de dietas que adoptan los individuos de diferentes especies de ranas (Araújo *et al.*, 2009). Cada organismo y la capacidad que tenga en su fenotipo de variar para evadir o superar estos factores influirán sobre el resultado de la evolución (Turcotte *et al.* 2012).

6.2. La coexistencia en modelos ecológicos basados en el individuo

La cuestión de la coexistencia de las especies siempre ha tenido un aura de enigmática. Se atribuye a Hutchinson el formular la “paradoja del plancton” o la observación de que en la columna de agua del mar hay un enorme número de especies que aparentemente coexisten sin mayor problema (Adams, 2009a). Es evidente que una parte del problema por la cual siempre hubo una contradicción aparente entre las matemáticas y la realidad para los ecólogos es que los modelos clásicos predicen resultados correctos pero bajo situaciones donde se asume la hipótesis del campo medio y donde los organismos tienen nichos fijos. Podemos ver que añadir detalles como la distinción a nivel individual de los individuos, el espacio, la posibilidad de una abundancia y densidades variables, así como la dispersión realista, introduce nuevas consecuencias para procesos como la exclusión competitiva. La capacidad de las poblaciones de evolucionar, incorporada en los modelos ecológicos por medio de diferencias a nivel de cada individuo, es un elemento vital que comúnmente suele pasarse por alto. La variación intraespecífica al interior de una población es importante pues se conocen al menos 6 tipos de mecanismos por los cuales puede influir en la evolución: la desigualdad de Jensen, que es el efecto que se produce cuando la interacción ecológica depende de manera no lineal de los caracteres del fenotipo, más conectividad entre especies en una red ecológica, el efecto de portafolio, que se da cuando hay covarianza negativa entre los diferentes fenotipos, que produce fluctuaciones entre los diferentes fenotipos, el subsidio fenotípico que es cuando ciertos caracteres del fenotipo tienen una mayor abundancia porque se benefician de la presencia de otro fenotipo, por cómo la evolución de los caracteres afecta la ecología de las especies, y por efectos de muestreo debidos a las diferencias individuales (Bolnick *et al.* 2011). La teoría neutral ha sido criticada precisamente por no incorporar aspectos evolutivos de genética de poblaciones en su formulación (Alonso *et al.* 2006).

Las no-linealidades que introducen estas características realistas de los modelos ecológicos más complicados, como el espacio y la competencia local, afectan sus resultados: por ejemplo, el sólo hecho de cambiar la densidad inicial de una especie cambia el efecto de los coeficientes de competencia (Abrams *et al.* 2008). A su vez, introducir el espacio aumenta la capacidad de una variante (ya fuese una especie invasora, o un mutante en una población) menos adaptada para sobrevivir (Tilman, 1994). Condiciones de dispersión turbulentas también pueden contribuir a la

coexistencia (Berkley *et al.* 2010). Aquellas características que permiten escapar transitoriamente a la competencia permiten la coexistencia pero mi modelo pone en evidencia que la evolución también puede ser promovida precisamente por inducir la interacción entre los individuos.

6.3. Consecuencias sobre la forma de pensar la adaptación

Mi modelo también pone en evidencia la naturaleza transitoria de la adaptación en un contexto de espacio y recursos finitos. Un paisaje adaptativo está condenado a cambiar en un mundo donde las mejores adaptaciones para consumir un recurso pasan a ser inevitablemente menos adaptativas conforme la población aumenta de tamaño, llenando el espacio y consumiendo los recursos.

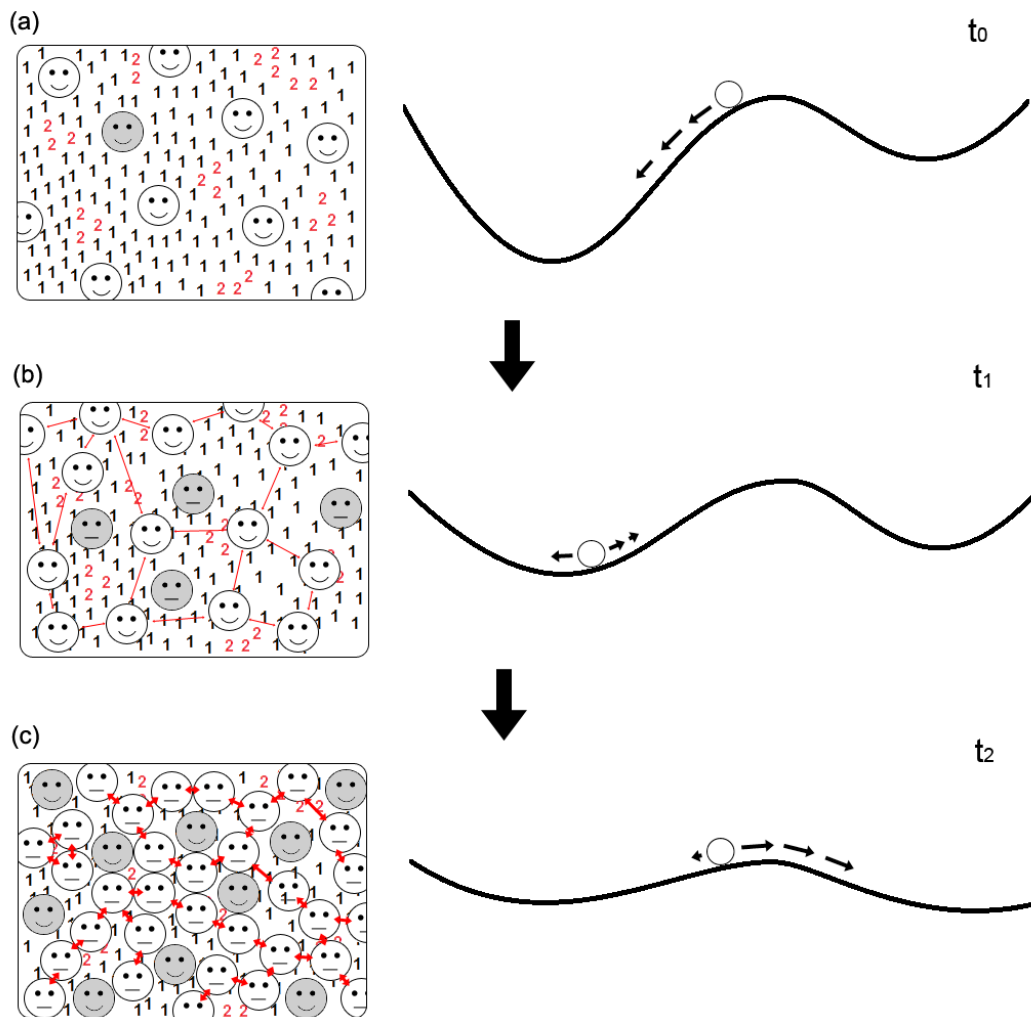


Figura 18. Las condiciones del paisaje adaptativo cambian conforme las condiciones de agregación y de selección dependiente de la frecuencia cambian. En (a) tenemos un escenario inicial donde el fenotipo blanco posee la ventaja reproductiva, con lo que la superficie del paisaje adaptativo tiene un camino claro. Sin embargo, si las condiciones de coexistencia en (b) y (c) se hacen menos favorables para el fenotipo inicial, el paisaje adaptativo cambia y la selección empuja al estado de la población a otro sitio.

Esto implica que no hay un punto fijo en un paisaje adaptativo al que una población pueda escalar y permanecer estática en el mismo: constantemente hay un cambio en las condiciones de adaptación de las variantes (figura 18). Un espacio fenotípico con funciones más complicadas podría producir eventos de selección dependiente de la frecuencia más intrincados: se sabe de hecho que la probabilidad del caos de la trayectoria dentro del espacio fase del fenotipo se incrementa con la dimensionalidad del sistema (Ispolatov y Doebeli, 2013). De nuevo, esto cambia la forma en que entendemos la adaptación: puesto que interacciones complicadas a nivel local, provocadas por condiciones ecológicas complejas, provocan trayectorias evolutivas caóticas, no se puede pensar nunca que el estado evolutivo de una población sea el resultado de un proceso de optimización o que tienda al equilibrio, incluso cuando el proceso (la selección natural) actúa de una forma determinista.

Resumiendo: las poblaciones generan todo el tiempo su propia maladaptación, al adaptarse cada vez más ambientes con recursos finitos (por ejemplo, Paull *et al.* 2012). Los paisajes adaptativos cambian constantemente debido a las fluctuaciones de fenotipos al interior de las poblaciones y las condiciones de selección dependiente de la frecuencia que esto provoca. Todo esto enfatiza que no hay tal cosa como “la marcha progresiva y continua de la adaptación” que Fischer mencionó.

6.4. Extensiones al modelo

Dentro de las modificaciones que aún se le pueden hacer al modelo está la incorporación de la compleja forma en que se expresan múltiples caracteres genéticos debido a la pleiotropía y las redes de interacción genéticas. Así, se podrían incorporar diferentes características $z_1, z_2 \dots z_N$ del fenotipo como resultado de funciones no lineales. La deriva genética también puede cambiar los resultados: me parece más probable que esta forma de explorar nichos alternativos se dé más en organismos pequeños con poblaciones de números relativamente grandes (como bacterias) que en organismos macroscópicos con poblaciones más pequeñas. También sería deseable incorporar la reproducción sexual al modelo.

Los organismos vivos y sobre todo las bacterias pueden regular la activación de diferentes genes dependiendo de condiciones del ambiente, como diferencias entre hospederos para bacterias patógenas, niveles de depredación o cooperación con otras bacterias (Kümmerli *et al.* 2008; Corno y Jürgens, 2006; Bielaszewska *et al.* 2007) y comúnmente, en la presencia de diferentes fuentes de carbono (Spencer *et al.* 2007). Estas diferencias de expresión pueden hacer que una bacteria pueda adaptarse sin que haya ningún cambio en el genotipo. Las bacterias también se comunican entre ellas. Por medio de señales moleculares obtienen información de otras bacterias presentes y pueden regular su crecimiento y coordinar su actividad metabólica entre todas (Ben-Jacob y Levine, 2005; Waters y Bassler, 2005). Dentro de una población natural las condiciones de coexistencia pueden

cambiar de competitivas a cooperadoras en diferentes momentos. En este caso las agregaciones de recursos también podrían motivar la coevolución y/o la aparición de estructuras multicelulares, de lo cual se tiene evidencia (Ratcliff *et al.* 2012). Todos estos aspectos complican el fenómeno de segregación del nicho motivado por agregación. Omití varios de estos comportamientos para hacer tratable el modelo y observar específicamente el efecto de la competencia local sobre la segregación del nicho.

6.5. Consideraciones adicionales

No sería difícil intentar adaptar un experimento con cepas de bacterias similares que empezaran usando glucosa y pudieran usar cantidades pequeñas de una segunda fuente de carbono. Hay extensa literatura de experimentos de evolución controlada (Rainey y Travisano, 1998; Hall y Colegrave, 2007; Travisano y Rainey, 2000; Friesen *et al.*, 2004). Como un ejemplo reciente, se conoce el caso de una especie de bacteria que bajo un régimen de evolución experimental paulatinamente evolucionó en dos tipos, uno adaptado a usar acetato como fuente de carbono y el otro glucosa (Herron y Doebeli, 2013).. Las condiciones de agregación se podrían incorporar con métodos mecánicos como la centrifugación o mezclando el medio de forma selectiva. Sin embargo, habría que idear una manera para que las interacciones competitivas fueran predominantes y así confirmar los resultados, puesto que en mi modelo sólo investigo esta variable.

Este proceso de diferenciación del nicho parece apoyar la hipótesis de que la evolución produce sistemas ecológicos más complejos con el avance del tiempo: incluso si solo hay competencia, en un escenario espacial esto puede llevar a la diversificación. No es realista una condición de recursos y espacio infinitos, así que siempre habrá presiones por la limitación de recursos y espacio que produzcan la agregación e interferencia entre individuos. Por lo tanto, es lógico pensar que en un ambiente de recursos limitantes haya una tendencia pasiva a buscar en el espacio fenotípico todas las alternativas posibles. Esto también depende de las soluciones fenotípicas a las que la evolución tiene acceso: pero parecer ser probable que exista un espacio de soluciones relativamente finito, en el cual siempre estén representadas algunas formas (por ejemplo, Isaeva, 2006). Esto podría implicar que bajo condiciones de recursos y espacio finito siempre podríamos ver ciertas soluciones evolutivas representadas. Hay interesantes preguntas que resolver al respecto de cuál es la dimensionalidad efectiva del espacio fenotípico, y cuál es la cantidad mínima de espacio y de recursos que aceleran la velocidad a la que se explora el espacio fenotípico.

7. CONCLUSIONES

En un escenario donde una población asexual compite por un recurso y potencialmente puede usar un recurso alternativo, las condiciones que provocan agregación, como aumentar la cantidad total de recursos disponibles o disminuir la dispersión en presencia de recursos aumentan la competencia local, lo que acelera la velocidad de la selección natural sobre la capacidad de usar el recurso alternativo, por un mecanismo de selección dependiente de la frecuencia. Las agregaciones de recursos, presentes universalmente en la naturaleza, poseen la capacidad intrínseca de acelerar la segregación del nicho debido a que inducen de forma natural este proceso.

LITERATURA CITADA

- Adams, J.** 2009b. Hotspots and coldspots. pp 167 – 204 en: Adams, J. *Species richness: patterns in the diversity of life*. Springer-Praxis books in environmental sciences, Chichester, Reino Unido, 380 pp.
- Adams, J.** 2009a. Local-scale patterns in species richness. Pp. 1 – 46 en: Adams. J. *Species richness: patterns in the diversity of life*. Springer-Praxis books in environmental sciences, Chichester, Reino Unido, 380 pp.
- Abrams, P.A., Rueffler, C., Dinnage, R.** 2008. Competition-similarity relationships and the nonlinearity of competitive effects in consumer-resource systems. *The American naturalist*, Vol. 172: 463 – 474.
- Allen, J.C., Schaffer, W.M. y Rosko, D.** 1993. Chaos reduces species extinction by amplifying local populations. *Nature*, Vol. 364: 229 – 232.
- Alonso, D., Etienne, R. S., y McKane, A.J.** 2006. The merits of neutral theory. *Trends in ecology and evolution*, Vol. 21: 451 – 457.
- Anderson, P.E. y Jensen, H.J.** 2005. Network properties, species abundance and evolution in a model of evolutionary ecology. *Journal of theoretical biology*, Vol. 232: 551- 558.
- Araújo, M.S., Bolnick, D.I., Martinelli, L.A., Giaretta, A.A. y Dos Reis, S.F.** 2009. Individual – level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of animal ecology*, Vol. 78: 848 – 856.
- Atlan, H.** *Entré le cristal et la fumé: essai sur l' organisation du vivant*. Editorial Debate. Madrid. 1979. 285 pp.
- Aubret, F. y Shine, R.** 2009. Genetic assimilation and the postcolonization erosion of phenotypic plasticity in island tiger snakes. *Current biology*, Vol. 19: 1932 – 1936.
- Bak, P., Tang, C. y Wiesenfeld, K.** 1988. Self-organized criticality. *Physical review A*, Vol. 38: 364 – 374.
- Barluenga, M., Stölting, K.N., Salzburger, W., Muschick, M., y Meyer, A.** 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan lake Cichlid fish. *Nature*, Vol. 439: 719 – 723.
- Bell, G.** 2000. The distribution of abundance in neutral communities. *The American naturalist*, Vol. 155: 606 – 617.
- Ben-Jacob, E. y Levine, H.** 2005. Self-engineering capabilities of bacteria. *Journal of the royal society interface*, Vol. 3: 197 – 214.
- Berkley, H.A., Kendall, B.E., Mitarai, S. y Siegel, D.A.** 2010. *Ecology letters*, Vol. 13: 360 – 371.
- Bielaszewska, M., Dobrindt, U., Gärtner, J., Gallitz, I., Hacker, J., Karck, H., Müller, D., Schubert, S., Schmidt, M.A., Sorsa, L.J. y Zdziarski, J.** 2007. Aspects of genome plasticity in pathogenic *Escherichia coli*. *International Journal of medical microbiology*, Vol. 297: 625 – 639.
- Bolker, B.M. y Pacala, S.W.** 1997. Using moment equations to understand stochastically driven spatial pattern formation in ecological systems. *Theoretical population biology*, Vol. 52: 179 – 197.

- Bolker**, B.M., Pacala, S.W. y Levin, S.A. Moment methods for ecological processes in continuous space, pp. 388 – 411 en: Dieckmann, U., Law, R. y Metz, J.A.J. (eds.) 2000. *The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity*. Cambridge University Press, Cambridge. 564 pp.
- Bolnick**, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., Rudolf, H.W. V. Schreiber, S.J., Urban, M.C. y Vasseur, D.A. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in ecology and evolution*, Vol. 26: 183 – 192.
- Bolnick**, D.I. y Fitzpatrick, B.M. 2007. Sympatric speciation: models and empirical evidence. *Annual review of ecology, evolution and systematics*, Vol. 38: 459 – 87.
- Bolnick**, D.I., Snowberg, I.K., Patenia, C., Stutz, W.E., Ingram, T. y Lau, O. I. 2009. Phenotype – dependent native habitat preference facilitates divergence between parapatric lake and stream stickleback, *Evolution*, Vol. 63: 2004 – 2016.
- Bolnick**, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulseley, C.D., y Forister, L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American naturalist*, Vol. 161: 1 – 28.
- Broennimann**, O. Treier, U. A., Müller-Schärer, H., Thuiller, W., Peterson, A.T. y Guisan, A. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology letters*, Vol. 10: 701 – 709.
- Brown**, J.H., Gupta, V.K., Li, B-L. Milne, B.T., Restrepo, C y West, G.B. 2002. The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity. *Philosophical transactions of the royal society B: biological sciences*, Vol. 357: 619 – 625.
- Brännström**, Å., Loueille, N., Loreau, M. y Dieckmann, U. 2011. Emergence and maintenance of biodiversity in an evolutionary food-web model. *Theoretical ecology*, Vol. 4: 467 – 478.
- Caldarelli**, G., Higgs, P.G. y McKane, A.J. 1988. Modelling coevolution in multispecies communities. *Journal of theoretical biology*, Vol.193: 345 – 358.
- Chesson**, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of ecology and systematics* , Vol. 31: 343 – 366.
- Claramunt**, S., Derryberry, E.P., Remsen Jr., J.V. y Brumfield, R.T. 2011. High dispersal ability inhibits speciation in a continental radiation of passerine birds. *Philosophical transactions of the royal society B: biological sciences*, Vol. 279: 1567 – 1574.
- Constantino**, R.F., Desharnais, R.A., Cushing, J.M. y Dennis, B. 1996. Chaotic dynamics in an insect population. *Science*, Vol. 275: 389 – 391.
- Constantino**, A. G. 2013. *nonlinearTseries: R package for nonlinear time series analysis*. R package version 0.1.
- Corno**, G. y Jürgens, K. 2008. Direct and indirect effects of protist predation on populations size structure of a bacterial strain with high phenotypic plasticity. *Applied and environmental microbiology*, Vol. 72: 78 – 86.
- Crispo**, E. 2007. The Baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution*, Vol. 61: 2469 – 2479.
- Dall**, S.R.X., Bell, A.M., Bolnick, D.I., y Ratnieks, W. 2012. An evolutionary ecology of individual differences. *Ecology letters*, Vol. 15: 1189 – 1198.
- Daniels**, R., Vanderleyden, J. y Michiels, J. 2004. Quorum sensing and swarming migration in bacteria. *Federation of european microbiological societies microbiology reviews*, Vol. 28: 261 – 289.
- De Aguiar**, M.A.M., Baranger, M., Baptestini, E.M., Kaufman, L. y Bar-Yam, Y. 2009. Global patterns of speciation and diversity. *Nature*, Vol. 460: 384 – 387.
- De Visser**, J.A.G.M. y Rozen D.E. 2006. Clonal interference and the periodic selection of new beneficial mutations in Escherichia coli. *Genetics*, Vol. 172: 2093 – 2100.
- Dieckmann**, U. y Doebeli, M. 1999. On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, Vol. 400: 354 – 357.
- Doebeli**, M. y Dieckmann, U. 2003. Speciation along environmental gradients. *Nature*, Vol. 421: 259 – 264.
- Drossel**, B., Higgs, P.G. y McKane, A.J. 2001. The influence of predator-prey population dynamics on the long-term evolution of food web structure. *Journal of theoretical biology*, Vol. 208: 91– 107.

- Drossel**, B. 2004. The impact of nonlinear functional responses on the long-term evolution of food web structure. *Journal of theoretical biology*, Vol. 229: 539 – 548.
- Durrett**, R. y Levin, S. 1994. The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical population biology*, Vol. 46: 363 – 394.
- Eisenbach**, M. 2011. Bacterial chemotaxis. *Encyclopedia of life sciences*. Wiley Online library: 1 – 14.
- Ellner**, S.P., McCauley, E., Kendall, B.E., Briggs, C.J., Hosseini, P.R., Wood, S.N., Janssen, A., Sabelis, M.W., Turchin, P., Nisbet, R.M., y Murdoch, W.W. 2001. Habitat structure and population persistence in an experimental community. *Nature*, Vol. 412: 538 – 543.
- Estes**, J.A., Riedman, M.L., Staedler, M.M., Tinker, M.T., y Lyon, B. E. 2003. Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications, *Journal of animal ecology*, Vol. 72: 144 – 155.
- Fargione**, J. y Tilman, D. 2005. Niche differences in phenology and rooting depth promote coexistence with a dominant C4 bunchgrass. *Oecologia*, Vol. 143: 598 – 606
- Friedman**, J., Alm, E.J. y Shapiro, B.J. 2013. Sympatric speciation: when is it possible in bacteria? *PLoS ONE*, Vol. 8: 1 – 10.
- Friesen**, M.L., Saxer, G., Travisano, M. y Doebeli, M. 2004. Experimental evidence for sympatric ecological diversification due to frequency-dependent competition in *Escherichia coli*. *Evolution*, Vol. 58: 245 – 260.
- Gaston**, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, Vol. 405: 220 - 227.
- Gerrish**, P.J. y Lenski, R.E. 1998. The fate of competing beneficial mutations in an asexual population. *Genetica*, Vol. 102: 127 – 144.
- Godsoe**, W. 2010. I can't define the niche but I know when I see it: a formal link between statistical theory and the ecological niche. *Oikos*, Vol. 119: 53 – 60.
- Gribbin**, J. 2004. *Así de simple: El caos, la complejidad y la aparición de la vida*. Editorial Crítica, Barcelona. 380 pp.
- Grimm**, V. y Railsback, S.F. 2005. Modeling, pp. 1 – 48 en: Grimm, V. y Railsback. *Individual based modeling and ecology*. Princeton University Press. Estados Unidos. 428 pp.
- Hall**, A.R. y Colegrave, N. 2007. How does resource supply affect evolutionary diversification? *Philosophical transactions of the royal society B: biological sciences*, Vol. 275: 73 – 78.
- Hanski**, I., Turchin, P., Korpimäki, E. y Henttonen, H. 1993. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature*, Vol. 364: 232 – 235.
- Harms**, K.E., Wright, J.S., Calderón, O., Hernández, A., y Herre, E.A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*. Vol. 404: 493 – 495.
- Hastings**, A., Hom, C.L., Ellner, S., Turchin, P., y Godfray, H.C.J. 1993. Chaos in ecology: is mother nature a strange attractor? *Annual review of ecology and systematics*, Vol. 24: 1 – 33.
- Herron**, M.D. y Doebeli, M. 2013. Parallel evolutionary dynamics of adaptive diversification in *Escherichia coli*. *PLoS biology*, Vol. 11: 1 – 11.
- Hibing**, M. E., Fuqua, C., Parsek, M.R. y Peterson, S.B. 2010. Bacterial competition: surviving and thriving in the microbial jungle. *Nature reviews microbiology*, Vol. 8: 15 – 25.
- Huisman**, J. y Wessing, F.J. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, Vol. 402: 407 – 410.
- Hutchinson G. E.** 1957. Population studies—animal ecology and demography—concluding remarks. *Cold Spring Harbor symposium on quantitative biology*, Vol. 22: 415 – 427.
- Hutchinson G. E.** 1961. The paradox of the plankton *American naturalist*, Vol. 95: 137 – 145
- Isaeva**, V., Presnov, E., Chernyshev, A. 2006. Topological patterns in metazoan evolution and development. *Bulletin of mathematical biology*, Vol. 68: 2053 – 2067.
- Istpolatov**, I. y Doebeli, M. 2013. Chaos and unpredictability in evolution. *arXiv:1309.6261*
- Kassen**, R., Buckling, A., Bell, G. y Rainey, P.B. 2000. Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm. *Nature*, Vol. 406: 508 – 512
- Kissel**, Y. y Barraclough, T.G. 2010. Speciation has a spatial scale that depends on levels of gene flow. *The American naturalist*, Vol. 175: 316 – 334

- Koepfel**, A.F., Wertheim, J.O., Barone, L., Gentile, N., Krizanc, D. y Cohan, F. M. 2013. Speedy speciation in a bacterial microcosm: new species can arise as frequently as adaptations within a species. *The international society for microbial ecology journal*, Vol. 7: 1080 – 1091.
- Kümmerli**, R., Jirichny, N., Clarke, L.S., West, S.A., y Griffin, A.S. 2008. Phenotypic plasticity of a cooperative behavior in bacteria. *Journal of evolutionary biology*, Vol. 22: 589 – 598.
- Law**, R., Dieckmann, U. y Metz, J.A.J. Introduction. pp. 1 - 6 en: Dieckmann, U., Law, R. y Metz, J.A.J. 2000. *The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity*. 2000. Cambridge University Press. 564 pp.
- Lebrija-Trejos**, E., Wright, J.S., Hernández, A. y Reich, P.B. En prensa. Does relatedness matter? Phylogenetic density dependent survival of seedling in a tropical forest. *Ecology*.
- Le Galliard**, Ferrière R. y Dieckmann, U. 2003. The adaptive dynamics of altruism in spatially heterogeneous populations. *Evolution*, Vol. 57: 1 – 15.
- Leibold**, M.A. y McPeck. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, Vol. 87: 1399 – 1410.
- Leibold**, M.A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, Vol. 76: 1371 – 1382.
- Leimar**, O., Doebeli, M. y Dieckmann, U. 2008. Evolution of phenotypic clusters through competition and local adaptation along an environmental gradient. *Evolution*, Vol. 62: 807 - 822.
- Levin**, D.A. 2005. Niche shifts: the primary driver of novelty within angiosperm genera. *Systematic botany*, Vol. 30: 9 – 15.
- Louelle**, N. y Loreau, M. 2005. Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of the national academy of sciences*, Vol. 102: 5761 – 5766.
- Mace**, G. M., Norris, K. y Fitter, A. H. 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in ecology and evolution*, Vol. 27: 19 – 26
- Marquard**, E., Weigelt, A., Roscher, C., Gubsch, M., Lipowsky, A. y Schmid, B. 2009. Positive biodiversity-productivity relationship due to increased plant diversity. *Journal of ecology*, Vol. 97: 696 – 704.
- Marx**, C.J. 2013. Can you sequence ecology? Metagenomics of adaptive diversification. *PLOS Biology*. Vol. 11: 1 – 4.
- May**, R. 1975. Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles, and chaos. *Journal of theoretical biology*, Vol. 51: 511 – 524.
- McKane**, A.J. y Drossel, B. 2006. Models of food web evolution. pp. 223-243 en: *Ecological Networks: linking structure to dynamics in food webs*. Pascual, M. y Dunne, J. (eds.) Oxford University Press. Gran Bretaña. 399 pp.
- McKinnon**, J.S., Seiichi, M., Blackman, B.K., David, L., Kingsley, D.M., Jamieson, L., Chou, J y Schluter, D. 2004. Evidence for ecology's role in speciation. *Nature*, Vol. 429: 294 – 297.
- Meyer**, E., Davies, S., Wang, S., Willis, B.L., Abrego, D., Juenger, T.E. y Matz, M.V. 2009. Genetic variation in responses to a settlement cue and elevated temperature in the reef-building coral *Acropora millepora*. *Marine ecology progress series*, Vol. 392: 81 – 92.
- Miramontes**, P. 1999. El estructuralismo dinámico. pp. 70-82 en: *Perspectivas en las teorías de sistemas*. Ramírez, S. (coordinador), Cocho, G., Alcaraz, C.T., Nafarreten, J.T., Duval, G., Miramontes, P., Miramontes, O. y Gutiérrez Sánchez, J.L. Siglo veintiuno editores. 111 pp.
- Molofsky**, J. y Ferdy, J-B. 2005. Extinction dynamics in experimental metapopulations. *Proceedings of the national academy of sciences*, Vol. 102: 3726 – 3731.
- Morozow**, A. y Poggiale, J-C. 2012. From spatially explicit ecological models to mean-field dynamics: The state of the art and perspectives. *Ecological Complexity*, Vol. 10: 1 – 11.
- Nakamura**, M. y Soberón, J. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods and assumptions. *Proceedings of the national academy of sciences*, Vol. 106: 19644 – 19650.
- Narwani**, A., Alexandrou M.A., Oakley, T. H., Carroll, I. T y Cardinale, B. J. 2013. Experimental evidence that evolutionary relatedness does not affect the ecological mechanisms of coexistence in freshwater algae. *Ecology letters*, Vol. 16: 1373 – 1381.
- Northfield**, T.D., Snyder, G.B., Ives, A.R. y Snyder, W.E. 2010. Niche saturation reveals resource partition among consumers. *Ecology letters*, Vol. 13: 338 – 348.

- Northrop, R.B.** 2011. *Introduction to complexity and complex systems*. Taylor & Francis Group, Boca Raton, Florida, Estados Unidos. 531 pp.
- Pagels, H.Z.** 1991. *Los sueños de la razón*. El ordenador y los nuevos horizontes de las ciencias de la complejidad. Gedisa. Barcelona, España. 343 pp.
- Palkovacs, E.P.** y Post, D.M. 2009. Experimental evidence that phenotypic divergence in predators drives community divergence in prey. *Ecology*, Vol. 90: 300 – 305.
- Palmer, R.** 1994. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia geobotanica et phytotaxonomica*, Vol. 29: 511 – 530.
- Parrot, L.** 2010. Measuring ecological complexity. *Ecological indicators*, Vol. 10: 1069 – 1076.
- Paull, J.S., Martin, R.A.** y Pfenning, D.W. 2012. Increased competition as a cost of specialization during the evolution of resource polymorphism. *Biological journal of the Linnean society*, Vol. 107: 845 – 853.
- Pigliucci, M.** y Murren, C.J. 2003. Genetic assimilation and a possible evolutionary paradox: can macroevolution sometimes be so fast as to pass us by? *Evolution*, Vol. 57: 1455 – 1464.
- Pigliucci, M., Murren, C.J.,** y Schlichting, C.D. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *The journal of experimental biology*, Vol. 209: 2362 – 2367.
- Rainey, P.B.** y Travisano, M. 1998. Adaptive radiation in a heterogeneous environment. *Nature*, Vol. 364: 69 – 72.
- Ratcliff, W.C., Denison, R.F., Borrello, M.** y Travisano, M. 2012. Experimental evolution of multicellularity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 109: 1595 – 1600.
- Reuter, H.** 2011. Individual-based models. pp 173 - 178 en: Jopp, F., Reuter, H. y Breckling B. (eds.). *Modelling complex ecological dynamics: an introduction to ecological modeling*. Springer-Verlag, Berlín, Alemania. 397 pp.
- R Core Team** 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org/>
- Roff, D.A.** y Fairbairn, D.J. 2007. The evolution of trade-offs: where are we? *Journal of evolutionary biology*, Vol. 20: 433 – 447.
- Saxer, G., Doebeli, M.** y Travisano, M. 2010a. Spatial structure leads to ecological breakdown and loss of diversity. *Philosophical transactions of the royal society B: biological sciences*, Vol. 276: 2065 – 2070.
- Saxer, G., Doebeli, M.** y Travisano, M. 2010b. The repeatability of adaptive radiation during long-term experimental evolution of *Escherichia coli* in a multiple nutrient environment. *PLoS One*. Vol. 5: 1-11.
- Schluter, D. a.** Detecting adaptive radiation, pp. 10 – 35 en: *The ecology of adaptive radiation*. 2000. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos. 288 pp.
- Schluter, D. b.** The progress of adaptive radiation, pp. 36 – 64 en: *The ecology of adaptive radiation*. 2000. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos. 288 pp.
- Schluter, D. c.** Divergent natural selection between environments, pp. 85 – 121 en: *The ecology of adaptive radiation*. 2000. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos. 288 pp.
- Scoville, A.G** y Pfrender, M.E. 2010. Phenotypic plasticity facilitates recurrent rapid adaptation to introduced predators. *Proceedings of the national academy of sciences*, Vol.107: 4260 – 4263.
- Spencer, C.C., Bertrand, M., Travisano, M.** y Doebeli, M. 2007. Adaptive diversification in genes that regulate resource use in *Escherichia coli*. *PLoS Genetics*. Vol. 3: 83 – 88.
- Stigberg, D.** An introduction to the NetLogo modeling environment. pp. 27 – 41 en: Westervelt, J.D., y Cohen, G.L. (eds.) 2012. *Ecologist-developed spatially explicit dynamic landscape models*. Springer, Nueva York. 260 pp.
- Svanbäck, R.** y Bolnick, D.I. 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Philosophical transactions of the royal society B: biological sciences*, Vol. 274: 839 – 844.
- Thiele, J.C., Kurth, W.** y Grimm, V. 2012. RNetLogo: and R package for running and exploring individual-based models implemented in NetLogo. *Methods in ecology and evolution*, Vol. 3: 480 – 483.
- Tilman, D.** 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, Vol. 74: 2 –16.

- Travisano, M.** y Rainey, P.B. 2000. Studies of adaptive radiation using model microbial systems. *The American naturalist*, Vol. 156 (suplemento): 35 – 44
- Turchin, P.** y Ellner, S. P. 2000. Living on the edge of chaos: population dynamics of fennoscandinavian voles. *Ecology*, Vol. 81: 3099 - 3116.
- Turcotte, M. M.,** Corrin, M. S. C., y Johnson, M.T.J. 2012. Adaptive evolution in ecological communities. *PLoS Biology*, Vol. 10: 1– 6.
- Varughese, M.M.** 2011. A framework for modelling ecological communities and their interactions with the environment. *Ecological complexity*, Vol. 8: 105 – 112.
- Violle, C.,** Nemergut, D. R., Pu, Zhichao, P. y Jiang, L. 2011. Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecology Letters*, Vol. 14: 782 – 787.
- Walters, C.M.** y Bassler, B.L. 2005. Cell-to-cell communication in bacteria. *Annual review of cell developmental biology*, Vol. 21: 319 – 346.
- West-Heberhard, M.J.** 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 20: 249 – 278.
- Wiens, J.J.** y Graham, C.H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology and conservation biology. *Annual review of Ecology and Systematics*, Vol. 36: 519 – 539.
- Wilensky, U.** 1999. *NetLogo*. Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University. Evanston, IL <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>.
- Williams, P.,** Winzer, K., Chan, W.C. y Cámara, M. 2007. Look who's talking: communication and quorum sensing in the bacterial world. *Philosophical transactions of the royal society B: biological sciences*, Vol. 362: 1119 – 1134.

APÉNDICE

Código de NetLogo

```
.....  
; ; variables ; ;  
.....  
  
globals [  
population  
mean-energy  
max-rec1  
min-rec1  
max-rec2  
min-rec2  
min-genotipo  
max-genotipo  
dif.genotipo  
mean-genotipo  
std_dev-genotipo  
mean-ef_consumo1  
mean-ef_consumo2  
min-ef_consumo1  
max-ef_consumo1  
min-ef_consumo2  
max-ef_consumo2  
referencia1  
lista-genotipos  
energia_total  
densidad_total  
]  
patches-own [  
old.recurso1  
recurso1  
old.recurso2  
recurso2  
]  
turtles-own [  
energia  
genotipo  
ef_consumo1  
ef_consumo2  
]  
.....  
; ; procedimientos de setup ; ; ;  
.....  
to setup  
  __clear-all-and-reset-ticks  
  setup-patches  
  setup-turtles  
  ;Set globals  
  set max-rec1 max [recurso1] of patches  
  set min-rec1 min [recurso1] of patches  
  set max-rec2 max [recurso2] of patches  
  set min-rec2 min [recurso2] of patches  
  set population count turtles  
  set densidad_total (count turtles / count patches )  
  set referencia1 referencia  
  set lista-genotipos [genotipo] of turtles
```

```

set min-genotipo min [genotipo] of turtles
set max-genotipo max [genotipo] of turtles
set dif_genotipo (max-genotipo - min-genotipo)
set mean-genotipo mean [genotipo] of turtles
end
to setup-patches
ask patches with [pycor = min-pycor]
[set recurso1 recurso1-maximo
 set recurso2 recurso2-maximo]
ask patches [set recurso1 recurso1-maximo - (abs(pycor) * pendiente)]
ask patches [ if recurso1 < 0 [set recurso1 0] set old.recurso1 recurso1]
ask patches [ set pcolor scale-color red recurso1 0 max-rec1]
ask patches [set recurso2 recurso2-maximo - (abs(pycor) * pendiente)]
ask patches [ if recurso2 < 0 [set recurso2 0] set old.recurso2 recurso2]
end
to setup-turtles
create-turtles numero
ask turtles [ setxy random 15 random 10 ]
ask turtles [ set shape "dot" ]
ask turtles [ set energia energia-inicial ]
ask turtles [set genotipo random-normal 0 1]
ask turtles [set color scale-color red genotipo min-genotipo max-genotipo]
ask turtles [ set ef_consumo1 (2 + (-2 * (abs((1 - exp(-0.5 * (referencia1 - genotipo) + 1)) / (1 + exp(-0.5 *
(referencia1 - genotipo) + 1))))))
set ef_consumo2 (2 + (-2 * (abs((1 - exp(-0.5 * (referencia1 - genotipo) + 10)) / (1 + exp(-0.5 *
(referencia1 - genotipo) + 10))))))
]
end
.....
;; procedimientos de runtime:.....
.....
to go
if not any? turtles [ stop ]
;set globals in runtime
set population count turtles
set mean-energy mean [energia] of turtles
set min-genotipo min [genotipo] of turtles
set max-genotipo max [genotipo] of turtles
set dif_genotipo (max-genotipo - min-genotipo)
set mean-genotipo mean [genotipo] of turtles
set mean-ef_consumo1 mean [ef_consumo1] of turtles
set mean-ef_consumo2 mean [ef_consumo2] of turtles
set min-ef_consumo1 min [ef_consumo1] of turtles
set max-ef_consumo1 max [ef_consumo1] of turtles
set min-ef_consumo2 min [ef_consumo2] of turtles
set max-ef_consumo2 max [ef_consumo2] of turtles
set std_dev-genotipo standard-deviation [genotipo] of turtles
set energia_total mean [energia] of turtles
set lista-genotipos [genotipo] of turtles
set densidad_total (count turtles / count patches )
.....
;procedimientos-patches
regenerar-recursos
colorear-1
.....
comer-recursos

ask turtles [vida-y-muerte]

```

```

ask turtles [reproducirse]
;ask turtles [cambiar-fenotipo]
.....
;procedimientos de movimiento
.....
ask turtles
[ if [recurso1] of patch-ahead 1 > sniff-threshold          ;
  [ turn-toward-recurso1 ]
  rt random-float wiggle-angle - random-float wiggle-angle + wiggle-bias
  fd          ; 0.2
  (0.35 - ((([recurso1] of patch-here + [recurso2] of patch-here) / (max-rec1 + max-rec2)) / 2 ) )
  ]
.....
.....
;if mean-ef_consumo2 > 0.008 [stop] ;[muerte-ciclica]
my-update-plots
tick
end

to comer-recursos
ask patches [ if count turtles-here = 1
  [set recurso1 (recurso1 - (recurso1 * mean [ef_consumo1] of turtles-here) )
  set recurso2 (recurso2 - (recurso2 * mean [ef_consumo2] of turtles-here) ) ]
]

ask patches [if count turtles-here > 1 [
  set recurso1 (recurso1 - (recurso1 * ( max [ef_consumo1] of turtles-here)) )
  set recurso2 (recurso2 - (recurso2 * ( max [ef_consumo2] of turtles-here) )) ]
]
ask turtles [if [recurso1] of patch-here > 0 and [recurso2] of patch-here > 0 [ competir_y_comer ]]
end

to competir_y_comer
  let yo self
  let otros nobody
  ask yo [if any? turtles in-radius radio-competencia
  [ set otros turtles in-radius radio-competencia ]
  ]
  if otros = nobody and [recurso1] of patch-here > 0 [
  set energia energia + ([recurso1] of patch-here * ( [ ef_consumo1] of yo)) ]
  if otros = nobody and [recurso2] of patch-here > 0 [
  set energia energia + ([recurso2] of patch-here * ([ ef_consumo2] of yo))]

  if otros != nobody [
  let ef_competitivo_yo [ ef_consumo1] of yo
  let competencia_local_otros [ ef_consumo1] of otros
  let mean_competencia_local_otros mean competencia_local_otros

  let ef_competitivo_yo2 [ ef_consumo2] of yo
  let competencia_local_otros2 [ ef_consumo2] of otros
  let mean_competencia_local_otros2 mean competencia_local_otros2

  if [recurso1] of patch-here > 0 [
  ask yo [ set energia energia + ([recurso1] of patch-here * ef_competitivo_yo )
  * ((1 + (-1 * ((e ^ (-1 * ((ef_competitivo_yo - mean_competencia_local_otros) ^ 2) / (2 * (0.1 ^ 2)))))))) ) ]
  ]

  if [recurso2] of patch-here > 0 [

```



```

ask yo [ set energia energia + ([recurso2] of patch-here * ef_competitivo_yo2 )
* ((1 + (-1 * ((e ^ (-1 * ((ef_competitivo_yo2 - mean_competencia_local_otros2) ^ 2) / (2 * (0.1 ^ 2)))))))
)]

]]

end

to turn-toward-recurso1
let ahead [recurso1] of patch-ahead 1
let myright [recurso1] of patch-right-and-ahead sniff-angle 1
let myleft [recurso1] of patch-left-and-ahead sniff-angle 1
ifelse (myright >= ahead) and (myright >= myleft)
[ rt sniff-angle ]
[ if myleft >= ahead
[ lt sniff-angle ] ]
end

to vida-y-muerte
set energia energia - 2
if energia <= 0 [ die ]
if energia > 1000 [die]
if count turtles-here > 6 [ die ]
end

to reproducirse
if energia > lim.min-reproduccion
[ set energia energia / 2
hatch 1 [
set genotipo genotipo + random-normal 0 0.5 ;if random-float 1000 > 999 [set genotipo genotipo +
random-normal 0 5 ]
set ef_consumo1 (1 + (-1 * (abs((1 - exp(-0.5 * (referencia1 - genotipo))) / (1 + exp(-0.5 * (referencia1 -
genotipo)))))))
set ef_consumo2 (1 + (-1 * (abs((1 - exp(-0.5 * (referencia1 - genotipo) + cercania-nicho )) / (1 + exp(-0.5 *
(referencia1 - genotipo) + cercania-nicho))))))
ask self [if count turtles-here > 30 [ die ]
;fd 1 rt random 360
]
]]
set color scale-color blue ef_consumo1 min-ef_consumo1 max-ef_consumo1
end

to cambiar-fenotipo
if [recurso2] of patch-here > [recurso1] of patch-here
[ set ef_consumo2 (ef_consumo2 + random-float 0.0003 )]
end

to colorear-1
ask patches [if recurso1 < old.recurso1 [set pcolor scale-color red recurso2 0 max-rec1]]
end

to regenerar-recursos
ask patches [if recurso1 < 0 [set recurso1 0] ]
ask patches [if recurso2 < 0 [set recurso2 0]]
ask patches [ifelse ((recurso1 <= recurso1-maximo) and (random-float 100 > regeneracion1)) [ set recurso1
(recurso1-maximo - (abs(pycor) * pendiente))][set recurso1 recurso1]]
ask patches [ifelse ((recurso2 <= recurso2-maximo) and (random-float 100 > regeneracion2)) [ set recurso2
(recurso2-maximo - (abs(pycor) * pendiente))][set recurso2 recurso2]]
end

```

```
to muerte-ciclica
  ask turtles [if ef_consumo2 > 0.001 [die]]
end
```

```
to my-update-plots
  set-current-plot "genotipo"
  plot-pen-reset
  set-current-plot-pen "genotipo"
  histogram [genotipo] of turtles

  set-current-plot "fenotipo"
  plot-pen-reset
  set-current-plot-pen "fenotipo1"
  histogram [ef_consumo1] of turtles
  set-current-plot-pen "fenotipo2"
  histogram [ef_consumo2] of turtles
```

```
set-current-plot "energia"
plot-pen-reset
set-current-plot-pen "energia"
histogram [energia] of turtles
```

```
set-current-plot "densidad"
plot-pen-reset
set-current-plot-pen "densidad"
histogram [ycor] of turtles
```

```
set-current-plot "mean-genotipo"
set-current-plot-pen "mean-genotipo"
plot mean-genotipo
set-current-plot-pen "mean-genotipo"
plot mean [genotipo] of turtles
```

```
set-current-plot "desv_est-genotipo"
set-current-plot-pen "desv_est-genotipo"
plot std_dev-genotipo
```

```
set-current-plot "Population"
set-current-plot-pen "Population"
plot count turtles
```

```
set-current-plot "ef_consumo1"
set-current-plot-pen "ef_consumo1"
plot mean [ef_consumo1] of turtles
```

```
set-current-plot "ef_consumo2"
set-current-plot-pen "ef_consumo2"
plot mean [ef_consumo2] of turtles
```

```
end
```

Código R

```
#####
```

```
#PARA ABRIR EL RNETLOGO
```

```
library(RNetLogo)
```

```
# Abre el path de NetLogo
```

```
nl.path <- "C:/Program Files (x86)/NetLogo 5.0.4"
```

```
NLStart(nl.path, nl.version = 5)
```

```
model.path <- "/models/Mis Modelos/ModeloMaestriaNetLogo(5.2).nlogo"
```

```
absolute.model.path <- paste(nl.path, model.path, sep = "")
```

```
NLLoadModel(absolute.model.path)
```

```
# CODIGO PARA SACAR LA SERIE DE TIEMPO.
```

```
vector2 <- as.matrix(c("Population", "mean-genotipo", "std_dev-genotipo", "mean-ef_consumo1", "mean-ef_consumo2", "energia_total", "densidad_total"))
```

```
vector <- as.matrix("lista-genotipos")
```

```
#LA FUNCIÓN
```

```
sim <- function(pendiente){
```

```
  NLCommand("set pendiente", pendiente, "setup");
```

```
  lista <- NLDoReport(6500, "go", vector2,
```

```
    as.data.frame=T, df.col.names=c("Population", "mean-genotipo", "std_dev-genotipo", "mean-ef_consumo1", "mean-ef_consumo2", "energia_total", "densidad_total"))
```

```
  return(lista)
```

```
}
```

```
repeticiones <- rep(4.5, 10)
```

```
superlista <- lapply(repeticiones, sim)
```

```
datos_mod5.2 <- as.matrix(superlista)
```

```
## para hacer matrices los objetos
```

```
datos_mod5.2.250PlasticidadFenotípica <- as.matrix(as.data.frame(datos_mod5.2))
```

```
plot(as.matrix(as.data.frame(datos_mod5.2.300PlasticidadFenotípica[1])[5]), type="l", xlab="tiempo", ylab="Población")
```

```
#####
```

```
# CODIGO PARA SACAR LA DISTRIBUCIÓN DEL GENOTIPO
```

```
vector <- as.matrix("lista-genotipos")
```

```
sim <- function(pendiente){
```

```
  NLCommand("set pendiente", pendiente, "setup");
```

```
  lista <- NLDoReport(30000, "go", vector,
```

```
    as.data.frame=F)
```

```
  return(lista)
```

```
}
```

```
rep2de200 <- rep(4.5, 1)
```

```
datos_mod5.2.distribucion200recurso <- lapply(rep2de200, sim)
```

```
#datos_mod4.8.distribucion1200recurso <- superlista
```

Interfaz del modelo

Control Panel:

- numero: 200
- energia-inicial: 60
- lim.mini-reproduccion: 80
- pendiente: 4.5
- pendiente2: 4.5
- recursos1-maximo: 250.0
- recursos2-maximo: 250.0
- regeneracion1: 90
- regeneracion2: 90
- radio-competencia: 1.00
- referencia: 0.1
- carcasa-nicho: 7.0
- wiggle-angle: 88 degrees
- wiggle-bias: 8 degrees
- sniff-threshold: 1.0
- sniff-angle: 66 degrees

Simulation View:

ticks: 637

3D

desv_est-genotipo

Y-axis: 0, 5

mean-genotipo

Car 1

Y-axis: -1, 10

energia

Y-axis: 0, 175

X-axis: 0, 100

Population

Y-axis: 0, 2020

ef_consumo1

Y-axis: -1, 1.2

densidad

Y-axis: 0, 59

X-axis: -37, 37

fenotipo

Y-axis: -0.5, 1.400

ef_consumo2

Y-axis: 0, 0.0010

setup

go

🔄