

Universidad Autónoma de Querétaro

Facultad de Ciencias Naturales

Nombre de la tesis:

EFECTO DE VARIACIONES DE LA TEMPERATURA Y PH SOBRE LA  
INTERACCIÓN DE COMUNIDADES MICROBIANAS EN EL OCÉANO.

Tesis

Que como parte de los requisitos para obtener el Grado de

Licenciado en Microbiología

Presenta

Mayra Beatriz Mendoza Velázquez

2025

**La presente obra está bajo la licencia:**  
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.es>



## CC BY-NC-ND 4.0 DEED

### Atribución-NoComercial-SinDerivadas 4.0 Internacional

#### **Usted es libre de:**

**Compartir** — copiar y redistribuir el material en cualquier medio o formato

La licenciatario no puede revocar estas libertades en tanto usted siga los términos de la licencia

#### **Bajo los siguientes términos:**

 **Atribución** — Usted debe dar [crédito de manera adecuada](#), brindar un enlace a la licencia, e [indicar si se han realizado cambios](#). Puede hacerlo en cualquier forma razonable, pero no de forma tal que sugiera que usted o su uso tienen el apoyo de la licenciatario.

 **NoComercial** — Usted no puede hacer uso del material con [propósitos comerciales](#).

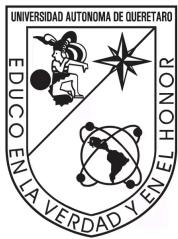
 **SinDerivadas** — Si [remezcla, transforma o crea a partir](#) del material, no podrá distribuir el material modificado.

**No hay restricciones adicionales** — No puede aplicar términos legales ni [medidas tecnológicas](#) que restrinjan legalmente a otras a hacer cualquier uso permitido por la licencia.

#### **Avisos:**

No tiene que cumplir con la licencia para elementos del material en el dominio público o cuando su uso esté permitido por una [excepción o limitación](#) aplicable.

No se dan garantías. La licencia podría no darle todos los permisos que necesita para el uso que tenga previsto. Por ejemplo, otros derechos como [publicidad, privacidad, o derechos morales](#) pueden limitar la forma en que utilice el material.



Universidad Autónoma de Querétaro  
Facultad de Ciencias Naturales  
Licenciatura en Microbiología

**EFECTO DE VARIACIONES DE LA TEMPERATURA Y PH SOBRE LA  
INTERACCIÓN DE COMUNIDADES MICROBIANAS EN EL OCÉANO.**

Tesis Individual

Que como parte de los requisitos para obtener el Grado de Licenciado en  
Microbiología

**Presenta:**  
Mayra Beatriz Mendoza Velázquez

**Dirigido por:**  
Dr. Roberto Carlos Álvarez Martínez

**Asesores:**  
Dr. Roberto Carlos Álvarez Martínez

**Presidente**  
Dra. Etzel Garrido Espinosa

**Secretaria**  
Dra. Mónica Figueroa Cabañas

**Vocal**  
Dra. Tania Aguilar López

**Vocal**

Campus Aeropuerto.

Santiago de Querétaro, Qro., México.

Fecha de aprobación por el Consejo Universitario (noviembre, 2023)

**México.**

## Resumen

El océano es una fuente vital de oxígeno, y juega un papel crucial en la regulación del clima, además es proveedor de alimentos y recursos esenciales como el turismo y la pesca. Su biodiversidad, que es mayor que la terrestre, está dominada por microorganismos unicelulares que regulan procesos biogeoquímicos, como el ciclo del nitrógeno y la fijación de carbono. Sin embargo, el calentamiento global y la acidificación oceánica representan una amenaza para esta biodiversidad y aún se conoce poco sobre su impacto en la estructura de las comunidades microbianas marinas.

En este estudio, se modelaron los efectos del cambio de pH y temperatura en la dinámica y estructura de las comunidades a través de un modelo Lotka-Volterra generalizado basado en rasgos y redes multicapa. Se realizaron múltiples simulaciones con datos sintéticos para representar a las comunidades, donde se modificaron progresivamente los valores de pH en el rango de 7.1-8.2 unidades y temperatura de 4°C-33°C. De acuerdo a los resultados, las variaciones de temperatura y pH alteran la estructura de la microbiota core en las comunidades microbianas marinas, lo que puede comprometer la estabilidad ecológica de los ecosistemas marinos. Además, se observó la disminución de conectividades en las redes, lo que puede confirmar la influencia de variaciones abióticas en la pérdida de diversidad en ecosistemas.

Este trabajo desarrolla el primer modelo Lotka-Volterra con efecto integrado de dos factores abióticos ligados al cambio climático (temperatura y pH) sobre la tasa de crecimiento bacteriana, que permite evaluar el impacto de las variaciones de estos factores sobre la estructura de una comunidad a través del tiempo. El uso integrado de herramientas de modelado matemático y métodos de inferencia bioinformática para el análisis de comunidades bacterianas mediante la construcción de redes multicapa provee un enfoque multidisciplinario e innovador, que proporciona una aproximación holística sobre el comportamiento de las comunidades oceánicas frente a

perturbaciones climáticas. Estos resultados resaltan la importancia de considerar la variabilidad abiótica en las investigaciones sobre biodiversidad marina y podría contribuir a la implementación temprana de estrategias de mitigación al reconocer transiciones críticas en comunidades microbianas.

## Abstract

The ocean is a vital source of oxygen, a major regulator of the global climate, and a key provider of food and essential resources, including tourism and fisheries. Its biodiversity, which exceeds that of terrestrial ecosystems, is composed mainly of unicellular microorganisms that drive crucial biogeochemical processes, including nitrogen cycling and carbon fixation. However, global warming and ocean acidification pose serious threats to this microbial diversity, and their impacts on the structure and dynamics of marine microbial communities remain poorly understood.

In this study, we modeled the effects of pH and temperature shifts on community dynamics and structure using a trait-based generalized Lotka–Volterra model integrated with multilayer network analysis. Multiple simulations were conducted using synthetic datasets that represented microbial communities, where pH levels (ranging from 7.1 to 8.2) and temperatures (4°C to 33°C) were progressively altered. Our results demonstrate that such abiotic changes have a significant impact on the structure of the core microbiota, potentially compromising the ecological stability of marine ecosystems. Furthermore, a decline in network connectivity was observed, supporting the hypothesis that abiotic variability contributes to biodiversity loss in microbial ecosystems.

This work develops the first Lotka–Volterra model that integrates the effects of two abiotic factors linked to climate change (temperature and pH) on the growth rate of bacteria, allowing for the evaluation of the impact of these factor variations on the structure of a community over time. The integrated use of mathematical modeling tools and bioinformatic inference methods to analyze bacterial communities through the construction of multilayer networks provides a holistic approximation of oceanic communities facing climatic perturbations. These findings underscore the importance of accounting for abiotic variability in marine biodiversity research. They could contribute to the early implementation of mitigation strategies if critical transitions in microbial communities are successfully recognized.

*A mis padres, Beatriz y Armando.*

*A mis hermanos, Kenya y Jesus.*

## **Agradecimientos**

Agradezco profundamente a mi director de tesis, el Dr. Roberto Álvarez, por su guía durante el desarrollo de este trabajo, así como su apoyo a lo largo de mis años de licenciatura. Gracias por alentarme, abrirme un espacio en su laboratorio y confiar en mis conocimientos.

A mis sinodales, la Dra. Etzel Garrido, la Dra. Tania Aguilar y la Dra. Monica Figueroa por su valioso apoyo en la revisión de este trabajo.

A mi familia, por su aliento incondicional y por depositar siempre su confianza en mí. En especial a mis padres, cuyo esfuerzo y dedicación hicieron posible mi formación académica.

A Salvador, Andrea y Valeria por ser mis confidentes, por su consejo y ayuda. Por sostener mi mano, motivarme y creer en mí en todo momento. Les amo

## Índice de contenidos

<b>Resumen.....</b>	<b>3</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>5</b>
<b>Agradecimientos.....</b>	<b>7</b>
<b>Índice de contenidos.....</b>	<b>8</b>
<b>Índice de figuras.....</b>	<b>12</b>
<b>Índice de tablas.....</b>	<b>14</b>
<b>1. Introducción.....</b>	<b>15</b>
<b>2. Antecedentes.....</b>	<b>19</b>
2.1 Cambio climático.....	19
2.1.1 El efecto invernadero y su relación con el cambio climático.....	19
2.1.2 El cambio climático y el océano.....	20
2.1.3. Proyecciones del cambio climático.....	22
2.2. Cambio climático y la microbiota oceánica.....	24
2.2.1. Ciclo del agua y su impacto en los microorganismos oceánicos..	26
2.2.2. Eventos climáticos extremos y su efecto en la microbiota marina	27
2.2.3. Efectos de la temperatura en los ecosistemas marinos y la microbiota oceánica.....	29
2.2.4. Acidificación oceánica y su impacto en los microorganismos marinos.....	30
2.3. Modelaje matemático.....	33
2.3.1. Modelos matemáticos en biología.....	34
2.3.2. Modelo presa-depredador.....	35
2.4 Teoría de redes y su aplicación en biología.....	37
2.4.1 Redes multicapa como herramienta para el modelado de interacciones complejas.....	38
<b>3. Justificación.....</b>	<b>40</b>
<b>4. Hipótesis.....</b>	<b>41</b>
<b>5. Objetivos.....</b>	<b>41</b>
4.1 Objetivo general.....	41
4.2 Objetivos específicos.....	41
<b>6. Metodología.....</b>	<b>42</b>
5.1 Herramientas para el modelado y simulación.....	42
5.2 Construcción del modelo matemático.....	42
5.3 Condiciones de simulado en el modelo.....	44
Figura 1. Representación gráfica del procedimiento a seguir para la generación de redes de interacción basadas en un modelo Lotka-Volterra con el efecto añadido de factores abióticos.....	46
5.4 Construcción y visualización de redes multicapa.....	46
<b>7. Parámetros del modelo.....</b>	<b>47</b>

Tabla 1. Parámetros del modelo.....	47
<b>8. Resultados.....</b>	<b>48</b>
8.1 Modelo Lotka-Volterra con efecto de temperatura.....	48
Figura 2. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia).....	49
Figura 3. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia).....	49
Figura 4. Porcentaje de nodos conectados en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia). La línea discontinua corresponde a la media de los valores registrados y la curva roja muestra la tendencia de la variable en función de la temperatura.....	50
Figura 5. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial).....	50
Figura 6. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial).....	51
Figura 7. Porcentaje de nodos conectados en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial). La línea discontinua corresponde a la media de los valores registrados, y la curva roja muestra la tendencia de la variable en función de la temperatura.....	51
Figura 8. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 3 (fluctuación en la estabilidad de la comunidad).....	52
Figura 9. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 3 (fluctuaciones en la estabilidad de la comunidad).....	53
Tabla 2. Métricas utilizadas en el análisis de redes.....	55
Tabla 3. Métricas por capa de la red conjunta LVT fase 1.....	56
Tabla 4. Métricas por capa de la red conjunta LVT fase 2.....	56
Tabla 5. Métricas por capa de la red conjunta LVT fase 3.....	57
8.2 Modelo Lotka-Volterra con efecto de temperatura y pH.....	58
Figura 11. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.....	59
Figura 12. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia) del modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.....	59
Figura 13. Porcentaje de nodos conectados en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia) del modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH. La línea discontinua corresponde a la media de los valores registrados, y la curva roja muestra la tendencia de la variable en función de la temperatura.....	60
Figura 14. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.....	60
Figura 15. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la	

fase 2 (coexistencia parcial). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.....	61
Figura 16. Porcentaje de nodos conectados en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH. La línea discontinua corresponde a la media de los valores registrados, y la curva roja muestra la tendencia de la variable en función de la temperatura.....	61
Figura 17. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 3 (fluctuaciones en la estabilidad de la comunidad). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.....	62
Tabla 6. Relación evento-capa por fase de estudio.....	64
Tabla 7. Métricas por capa de la red conjunta LVTpH fase 1.....	66
Tabla 8. Métricas por capa de la red conjunta LVTpH fase 2.....	66
Tabla 9. Métricas por capa de la red conjunta LVTpH fase 3.....	67
<b>9. Discusión.....</b>	<b>69</b>
9.1 Dinámica estructural de redes bajo gradiente térmico.....	69
9.2 Efecto combinado de temperatura y pH.....	70
9.3 Relación con la teoría complejidad–estabilidad.....	71
9.4 Microbiota central como eje de la resiliencia comunitaria.....	73
<b>10. Conclusión.....</b>	<b>74</b>
<b>11. Anexos.....</b>	<b>76</b>
11.1 Liga al código.....	76
11.2 Anexos Gráficos.....	76
Anexo 11.2.1 Red multicapa perteneciente a la fase 1 (completa coexistencia) del modelo Lotka-Volterra con temperatura. Donde la capa cyan corresponde a la temperatura 278 K, la verde a la temperatura 288 K y morada a la temperatura 298 K.....	77
Anexo 11.2.2 Red multicapa perteneciente a la fase 2 (coexistencia parcial) del modelo Lotka-Volterra con temperatura. Donde la capa cyan corresponde a la temperatura 278 K, la verde a la temperatura 288 K y morada a la temperatura 298 K.....	77
Anexo 11.2.3 Red multicapa perteneciente a la fase 3 (fluctuaciones en la coexistencia de la comunidad) del modelo Lotka-Volterra con temperatura. Donde la capa cyan corresponde a la temperatura 278 K, la verde a la temperatura 288 K y morada a la temperatura 298 K.....	78
Anexo 11.2.4 Red multicapa perteneciente a la fase 1 (completa coexistencia) del modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH integrados. Donde la capa cyan corresponde a la temperatura 281 K, la capa verde a la temperatura 286 K, la capa morada a la temperatura 299 K y la capa rosa a la temperatura 305 K.....	79

Anexo 11.2.5 Red multicapa perteneciente a la fase 2 (coexistencia parcial) del modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH integrados. Donde la capa cyan corresponde a la temperatura 285 K, la capa verde a la temperatura 289 K, la capa morada a la temperatura 302 K y la capa rosa a la temperatura 306 K.....	80
Anexo 11.2.6 Red multicapa perteneciente a la fase 3 (fluctuaciones en la coexistencia de la comunidad) del modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH integrados. Donde la capa cyan corresponde a la temperatura 282 K, la capa verde a la temperatura 285 K, la capa morada a la temperatura 296 K y la capa rosa a la temperatura 302 K.....	80
<b>12. Referencias.....</b>	<b>81</b>

## Índice de figuras

Figura 1. Representación gráfica del procedimiento a seguir para la generación de redes de interacción basadas en un modelo Lotka-Volterra con el efecto añadido de factores abióticos.....	45
Figura 2. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia).....	48
Figura 3. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia).....	48
Figura 4. Porcentaje de nodos conectados en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia). La línea discontinua corresponde a la media de los valores registrados y la curva roja muestra la tendencia de la variable en función de la temperatura.....	49
Figura 5. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial).....	49
Figura 6. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial).....	50
Figura 7. Porcentaje de nodos conectados en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial). La línea discontinua corresponde a la media de los valores registrados, y la curva roja muestra la tendencia de la variable en función de la temperatura.....	50
Figura 8. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 3 (fluctuación en la estabilidad de la comunidad).....	51
Figura 9. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 3 (fluctuaciones en la estabilidad de la comunidad).....	52
Figura 11. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.....	58
Figura 12. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia) del modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.....	59
Figura 13. Porcentaje de nodos conectados en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia) del modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH. La línea discontinua corresponde a la media de los valores registrados, y la curva roja muestra la tendencia de la variable en función de la temperatura.....	59
Figura 14. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.....	60
Figura 15. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.....	60
Figura 16. Porcentaje de nodos conectados en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial). Modelo Lotka-Volterra con	

temperatura y pH. La línea discontinua corresponde a la media de los valores registrados, y la curva roja muestra la tendencia de la variable en función de la temperatura..... 61

Figura 17. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 3 (fluctuaciones en la estabilidad de la comunidad). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH..... 61

## Índice de tablas

Tabla 1. Parámetros del modelo.....	46
Tabla 2. Métricas utilizadas en el análisis de redes.....	54
Tabla 3. Métricas por capa de la red conjunta LVT fase 1.....	55
Tabla 4. Métricas por capa de la red conjunta LVT fase 2.....	56
Tabla 5. Métricas por capa de la red conjunta LVT fase 3.....	56
Tabla 6. Relación evento-capa por fase de estudio.....	64
Tabla 7. Métricas por capa de la red conjunta LVTpH fase 1.....	65
Tabla 8. Métricas por capa de la red conjunta LVTpH fase 2.....	66
Tabla 9. Métricas por capa de la red conjunta LVTpH fase 3.....	67

## 1. Introducción

El océano es el lugar en donde se originó la vida y representa tres cuartas partes de la superficie terrestre (Duarte, 2010). Es la principal fuente de oxígeno del planeta, contribuye en la regulación del clima, es proveedor clave de alimentos y otras actividades como el turismo o la pesca. Está conformado por múltiples ecosistemas únicos que albergan una amplia variedad de especies macro y microscópicas. Dentro de estos ecosistemas, la vida microscópica juega un papel clave en el mantenimiento del equilibrio biogeoquímico y ecológico del océano (Cosme, Otero & Haroun, 2020).

Los microorganismos unicelulares representan aproximadamente dos tercios de la biomasa total en el océano, dentro de esta población encontramos protistas, hongos, bacterias, virus y arqueas (Bar & Milo, 2019). El estudio de la microbiota oceánica ha sido un tema relevante en los últimos años debido al papel que comunidades microbianas desempeñan dentro de ecosistemas marinos; participan activamente en procesos biogeoquímicos como el ciclo del nitrógeno, la remoción de dióxido de carbono de la atmósfera y fijación de carbono dentro del océano; además son responsables de mantener la estructura de las redes tróficas (Bar & Milo, 2019) pues organismos como algas, bacterias y protistas se encargan de realizar la mayor parte de la productividad primaria dentro del océano (Sbaoui et al., 2022).

La actividad microbiana puede verse afectada por cambios en factores abióticos como la salinidad, la temperatura, las modificaciones en los valores de pH o la disponibilidad de nutrientes, variaciones que han ido en aumento debido a la influencia humana en los ecosistemas. Estas alteraciones son impulsadas por fenómenos como el calentamiento global y la acidificación de los océanos cuyos efectos derivan en la pérdida de biodiversidad y hábitats (Madin et al., 2016). El cambio climático es quizá el evento más alarmante de la actualidad, pues su impacto se extiende a múltiples niveles dentro de los sistemas biológicos y físicos del planeta (Espinosa, 2020).

Un factor regulador clave de los ecosistemas marinos es la temperatura, cuyo incremento, consecuencia directa del calentamiento global, altera la estructura y dinámica del océano. Este fenómeno está estrechamente ligado al aumento de las emisiones de gases de efecto invernadero y aerosoles producto de la actividad humana (Bindoff et al., 2013). Como resultado directo del incremento térmico, las aguas superficiales experimentan un calentamiento progresivo que contribuye al desarrollo de fenómenos meteorológicos extremos como persistentes olas de calor o fuertes sequías que alteran los ecosistemas (Bindoff et al., 2013).

Las fluctuaciones en las temperaturas dentro del océano han tenido consecuencias que van desde el aumento global del nivel del mar, hasta modificaciones en la abundancia de especies y alteraciones del ciclo hidrológico (Mugwanya et al., 2022). La temperatura ejerce un control importante sobre el desarrollo de los organismos dentro del océano, ya que afecta la síntesis enzimática celular y, por lo tanto, las tasas de crecimiento, así como el éxito reproductivo, supervivencia y actividad general de los organismos (Cravatte et al., 2009; Pinet, 2019). Las aguas frías, ricas en nutrientes y con niveles altos de oxígeno disuelto, son preferidas por los organismos marinos en comparación a las aguas cálidas, bajas en nutrientes cuyos niveles de oxígeno son menores (Pinet, 2019), por ello las modificaciones producto del cambio climático incluyen el desplazamiento de especies a zonas donde las condiciones son mucho mejores para su desarrollo y reproducción (Duarte et al., 2013).

El aumento de la temperatura en el océano no solo altera la distribución de especies macroscópicas, sino que también influye en la composición y funcionalidad de las comunidades microbianas marinas (Seidel et al., 2023). La temperatura modula la tasa de crecimiento microbiano por lo que la sensibilidad térmica de estos organismos puede comprometer su proliferación y el éxito en asociaciones simbióticas (Knapp & Huang, 2022). A largo plazo, el

calentamiento global puede favorecer la proliferación de microorganismos termotolerantes y la disminución de especies sensibles al calor, esto modifica la estructura y por tanto la función de comunidades microbianas (Seidel et al., 2023). Además, se ha descubierto que los cambios de temperatura regulan las tasas metabólicas de bacterias en ambientes marinos, por lo que la respiración y producción autótrofa en el océano podrían verse profundamente afectadas (Lomas et al., 2002). La alteración de estas comunidades metabólicamente versátiles puede implicar que la eficiencia de procesos ecológicos clave, como la fotosíntesis de cianobacterias, la degradación de materia orgánica o el flujo de carbono entre la atmósfera y el océano, se vean comprometidos (Mattoo, 2023).

En asociaciones planctónicas sometidas a cambios ambientales la alteración en la composición de las comunidades es una de las respuestas más rápidas y sencillas para sobrellevar el estrés biológico (Hutchins & Fu, 2017); microorganismos simbiontes han mostrado el mismo comportamiento frente al incremento de la temperatura del agua superficial (Maire et al., 2022; Castro et al., 2023). Sin embargo, la modificación sostenida de las condiciones climáticas en el océano requiere de nuevas proyecciones de comportamiento y conformación de comunidades para comprender sus respuestas a largo plazo.

Además del calentamiento de aguas superficiales, otra problemática asociada al cambio climático es la acidificación de los océanos, este proceso derivado del aumento de dióxido de carbono, altera el entorno marino al modificar los niveles de pH. Esta medida ha decaído en los últimos 250 años, pasando de casi 8.25 a 8.1, se estima que estos valores continuarán en descenso hasta alcanzar un estimado de 7.85 para el final del siglo (Nelson et al., 2020). La alteración del pH como producto del aumento en los niveles de dióxido de carbono produce la descalcificación de organismos como corales, moluscos, erizos de mar o crustáceos (Barreto et al., 2021), estas variaciones provocan la pérdida de interacciones simbóticas como es el caso de corales y zooxantelas. La ausencia de estas interacciones puede llevar a la muerte progresiva de los

individuos asociados si las condiciones dentro del medio en el que se desarrollan no mejoran (Ateweberhan et al., 2013).

Si bien el efecto que la acidificación tiene sobre organismos calcificadores ha sido estudiado de forma extensiva, a nivel microscópico las implicaciones de dicha alteración sobre el ecosistema han sido poco estudiadas. La disminución del pH océánico puede alterar la actividad enzimática de microorganismos clave, interfiriendo en procesos como la fijación de nitrógeno, la producción primaria, la respiración bacteriana y la actividad enzimática extracelular (Das & Mangwani, 2015).

Predecir los efectos del calentamiento global en la estructura y funciones de comunidades microbianas en el océano es una tarea difícil. Aunque actualmente se realizan investigaciones con este enfoque, los avances científicos no consiguen seguir el ritmo de la evolución acelerada de los fenómenos climáticos y el incremento exacerbado de la temperatura en el planeta. Las consecuencias a largo plazo de la elevada emisión de CO<sub>2</sub>, sobre las comunidades microbianas y su efecto sobre los ecosistemas marinos, son inciertas. Por ello, es necesario el uso de herramientas que permitan predecir y cuantificar dichos cambios y su impacto sobre el equilibrio ecosistémico.

En este sentido, los modelos matemáticos son una herramienta clave para predecir y proyectar dichos fenómenos, ya que son la representación hipotética de procesos o entidades con gran complejidad (DiStefano, 2015). A través de estos y con el uso de ecuaciones y parámetros simbólicos es posible generar una aproximación de los componentes, sus asociaciones; así como sus propiedades y funcionamiento dentro de sistemas biológicos. Son increíblemente versátiles, por lo que es posible anexar múltiples parámetros con el objetivo de generar descripciones lo más cercanas posible a la realidad. De esta forma se puede comprender holísticamente el impacto de factores específicos sobre los ecosistemas (DiStefano, 2015; Dada & Mendes, 2011). El estudio de la biología a través de modelos matemáticos provee información

importante acerca de interacciones intra e interespecíficas dentro de comunidades. Este aspecto resulta de interés si se busca establecer el papel que desempeñan cuestiones como la competencia o estresores biológicos sobre las poblaciones. Además, los modelos matemáticos sirven como buenos predictores de cambios en el tiempo por lo que adquieren incluso mayor importancia en el estudio de sistemas biológicos donde la presencia de estresores o factores climáticos pueden afectar a largo plazo interacciones interespecíficas (Dada & Mendes, 2011)

Las variaciones de factores abióticos como producto de la actividad humana afectan el ambiente marino. El cambio abrupto y sostenido de las condiciones climáticas en un entorno tan complejo como el océano tiene un efecto directo sobre el ecosistema y, por lo tanto, sobre la diversidad biológica que alberga; por ello el desarrollo de modelos matemáticos resulta una herramienta útil en la descripción y representación de dinámicas poblacionales dentro del ecosistema marino (Sagehashi, 2008). A través del modelaje matemático será posible predecir el cambio en el comportamiento, la pérdida de diversidad y la alteración de dinámicas poblacionales para determinar hasta qué punto fenómenos como el cambio climático pueden llegar a afectar la composición de la microbiota oceánica.

## **2. Antecedentes**

### **2.1 Cambio climático**

#### **2.1.1 El efecto invernadero y su relación con el cambio climático**

El efecto invernadero es un proceso natural que permite que la Tierra sea habitable. Este fenómeno ocurre cuando gases en la atmósfera, conocidos como gases de efecto invernadero (GEI), atrapan el calor cerca de la superficie de la Tierra con el fin de mantener al planeta cálido y a una temperatura adecuada (Latake et al., 2015). Sin embargo, las actividades humanas como la quema de combustibles fósiles y la deforestación han incrementado significativamente la concentración de estos gases en la atmósfera (Ritchie,

Rosado & Roser 2020). Este aumento en los GEI intensifica el efecto invernadero y contribuye al cambio climático y el calentamiento global, lo que altera el equilibrio natural de los ecosistemas.

Para el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático, este término se refiere a cambios en el estado del clima que persisten durante largos períodos de tiempo y pueden deberse a procesos internos naturales o externos forzados. Dichos cambios afectan a la vida humana, a la biodiversidad y a los ecosistemas, tanto terrestres como oceánicos (Allison & Basset, 2015).

### **2.1.2 El cambio climático y el océano**

Las modificaciones climáticas impactan especialmente los océanos, que juegan un papel crucial en la regulación del clima del planeta al absorber gran parte del calor terrestre (Duarte, 2010). Los ecosistemas marinos experimentan una serie de cambios perjudiciales que alteran las interacciones, estructuras y funciones de organismos nativos (Ritchie, Rosado & Roser, 2020; Madin et al., 2016). Las principales manifestaciones del efecto del cambio climático en el océano incluyen el aumento de la temperatura interna del océano, el derretimiento de los glaciares y en consecuencia el aumento del nivel del mar (Nerem et al., 2018), así como la disminución de los valores de pH y alteraciones del ciclo hidrológico (Ritchie, Rosado & Roser, 2020); que resultan en la intensificación de fenómenos meteorológicos tales como inundaciones, sequías y ciclones (Nicholls et al., 2012).

Como resultado de estas modificaciones, el equilibrio físico y químico, y las respuestas biológicas de los océanos también se ven comprometidas. Un ejemplo de ello es, en primera instancia, la pérdida de biodiversidad que se ve agravada por el efecto del cambio climático y su influencia en la fragmentación y perturbación de las características clave de los ecosistemas (Lovejoy, 2006). La diversidad biológica, considera toda especie; desde plantas, animales y microorganismos hasta los ecosistemas y procesos ecológicos de los que estos organismos forman parte (McNeely, 1990).

La pérdida de biodiversidad está estrechamente relacionada con la velocidad a la que cambian las condiciones ambientales debido al cambio climático (Lovejoy, 2006). La temperatura del planeta se mantuvo relativamente constante hasta hace dos siglos. Sin embargo, la actividad humana ha incrementado rápidamente las concentraciones de gases de efecto invernadero, alcanzando niveles que no habían existido en millones de años. Es probable que, incluso si las actividades humanas responsables del cambio se detuvieran, estos niveles no podrían ser revertidos por completo (Cardinale et al., 2012; Mikhaylov et al., 2020).

Los organismos han evolucionado durante millones de años para adaptarse a condiciones específicas de temperatura, disponibilidad de recursos y estabilidad ecológica (Zobell & Conn, 1940). Pero el ritmo acelerado del cambio climático está superando la capacidad de muchas especies para adaptarse, lo que conduce a una mayor vulnerabilidad de ciertas poblaciones y por consiguiente a su potencial extinción (Lovejoy, 2006).

En los ecosistemas marinos, se ha observado una pérdida significativa de biodiversidad en poblaciones de especies esenciales, como corales, peces y mamíferos marinos, debido a factores como el aumento de la temperatura del agua, la acidificación de los océanos y la disminución del oxígeno disponible (Talukder et al., 2022).

Muchos de estos organismos no pueden adaptarse con la suficiente rapidez a los cambios en los factores abióticos del ecosistema. En consecuencia, las especies que pueden desplazarse tienden a migrar hacia áreas con condiciones menos estresantes y más favorables para su crecimiento, reproducción y supervivencia (Bianchi et al., 2013). Sin embargo, los organismos sésiles, como los corales, quedan expuestos inevitablemente a la progresión de estresores abióticos dentro de los ecosistemas. Por ello el blanqueamiento de los corales, causado por el calentamiento global, reduce la disponibilidad de hábitats para una gran cantidad de organismos marinos, lo que a su vez altera la estabilidad de la red trófica y por tanto el equilibrio

ecosistémico (Hughes et al., 2003). Esto compromete hábitats como los manglares, pastos marinos y las marismas, que se ven amenazados por el aumento del nivel del mar, producto del cambio climático. Esto reduce su capacidad de mitigar el impacto del calentamiento global (Yáñez, Twilley & Lara, 1998).

A medida que el cambio climático se intensifica y los esfuerzos por mitigar sus efectos resultan insuficientes, las condiciones oceánicas se alteran de manera significativa, lo que aumenta el riesgo de colapsos ecológicos que amenazan la biodiversidad marina y los servicios ecosistémicos de los que dependen tanto las especies marinas como los seres humanos

### **2.1.3. Proyecciones del cambio climático**

En 1988 se creó el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC), organismo encargado de realizar evaluaciones periódicas acerca del avance, las causas, posibles repercusiones y las potenciales estrategias de respuesta con respecto al aumento de la temperatura en el planeta. En su último informe, el IPCC (2023) confirmó que el calentamiento global ya está causando daños y pérdidas potencialmente irreversibles en distintos ecosistemas terrestres, costeros, oceánicos, así como en la cíosfera. Además, impacta significativamente a las personas y los medios de vida de todo el mundo, pues aproximadamente entre 3.3 y 3.6 mil millones de personas viven en contextos vulnerables al cambio climático.

Se estima que el aumento sostenido de la temperatura en los océanos intensificará el ciclo global del agua lo que contribuye a la aparición de fenómenos climáticos extremos, como lluvias torrenciales en regiones húmedas y sequías severas en zonas áridas. Según el Sexto Informe del IPCC (2023), se prevé un aumento en el nivel medio global del mar, junto con una mayor desoxigenación y acidificación de los ecosistemas marinos. Además, el informe proyecta la intensificación de ciclones tropicales y de tormentas extratropicales,

así como el incremento de la aridez y de condiciones propicias para el surgimiento de incendios forestales (Allison & Bassett, 2015).

El IPCC (2023) señaló que los ecosistemas oceánicos ya están experimentando cambios a gran escala, los cuales podrían intensificarse si el calentamiento global llega a niveles de 1.5°C o superiores. Un aumento de la temperatura actual de hasta 1.5°C o 2°C podría generar modificaciones significativas en la distribución de algunas especies, como los peces o el plancton, desplazándolas hacia latitudes más altas. Aquellos ecosistemas que no pueden trasladarse a espacios con condiciones óptimas para la supervivencia de especies nativas, como los bosques de algas pardas o arrecifes de coral, podrían experimentar una disminución de las densidades poblacionales, así como mayores tasas de mortalidad entre los miembros de la comunidad.

Para mitigar estos efectos, el IPCC (2019) enfatiza la necesidad de limitar el calentamiento global a 1.5°C, con el objetivo de reducir las pérdidas potenciales en servicios ecosistémicos, como la productividad oceánica, la productividad pesquera, así como minimizar la redistribución de especies a latitudes más altas y el daño irreversible de ecosistemas oceánicos como manglares, praderas marinas, arrecifes de coral y otros ecosistemas de humedales. Además, los cambios en la química de los océanos, como la acidificación, la hipoxia, así como la formación de "zonas muertas", serán sustancialmente menores si los valores de cambio climático se mantienen por debajo de 1.5°C. Sin embargo, incluso si se cumple este objetivo, algunos ecosistemas, como los arrecifes de coral, seguirán sufriendo grandes pérdidas y podrían desaparecer si la temperatura supera los 2°C (IPCC, 2019).

Desde su tercer informe, el IPCC (2001) advirtió sobre el creciente riesgo de extinción de especies vulnerables y susceptibles al cambio climático, así como su impacto en los ecosistemas. Desde el año 2001, declaró que los ecosistemas sufrirían las consecuencias del aumento de las concentraciones

de CO<sub>2</sub>, reflejando pérdidas importantes de función, productividad y biodiversidad. Desde entonces, el riesgo de aparición de estos efectos adversos sobre los ecosistemas se vinculaba, a la magnitud y velocidad de las modificaciones en las condiciones abióticas del ambiente.

Actualmente, la redistribución de especies, el colapso de arrecifes de coral y la pérdida de hábitats críticos ocurren a un ritmo acelerado. Sin embargo, más allá de las pérdidas de especies visibles, los organismos microscópicos, fundamentales en procesos biogeoquímicos que juegan un papel clave en la estabilidad ecosistémica, también son víctimas del cambio climático. La acidificación del agua, el calentamiento y la desoxigenación están modificando la composición y actividad de estos microorganismos, con posibles consecuencias en la productividad marina y el ciclo del carbono. Su alteración podría tener efectos en cascada en toda la red trófica por lo que es necesario considerar los impactos en la microbiota oceánica, cuya transformación podría redefinir el equilibrio biogeoquímico del planeta (IPCC, 2023).

## **2.2. Cambio climático y la microbiota oceánica**

Los microorganismos tales como protistas, hongos, virus, bacterias, arqueas y fitoplancton desempeñan un papel fundamental en el ecosistema marino. Son organismos predominantes en los océanos que se encargan de facilitar el acceso a macromoléculas en el medio marino a través de la descomposición de materia orgánica, así como la regulación de la composición de la atmósfera, la purificación del agua y la mejora de la fertilidad del suelo (Pepper et al., 2011). Además, son componentes clave de los ciclos de carbono y nitrógeno y participan en la eliminación de gases de efecto invernadero (Dutta & Dutta, 2016).

Los atributos físicos y químicos del medio en el que se desarrollan los microorganismos son clave, pues varios grupos microbianos presentan preferencia por rangos específicos de temperatura, salinidad, pH y nutrientes (Dutta & Dutta, 2016). Aspectos como la estructura y función de las

biomoléculas del organismo así como su metabolismo y optimización de energía dependen de estas restricciones. Si bien existen otros estresores, como la concentración de nutrientes, que pueden alterar procesos fundamentales dentro del organismo, la temperatura es un elemento crítico ya que afecta prácticamente todos los procesos metabólicos de los organismos (Dutta & Dutta 2016; Pepper et al., 2011).

La temperatura y sus alteraciones pueden tener impactos importantes en la composición de las comunidades microbianas, ya que modifica el crecimiento y la actividad de sus miembros. Esto resulta clave, pues funciones ecosistémicas como la fijación de nitrógeno, la desnitrificación y la metanogénesis son desempeñadas por organismos específicos (Mattoo, 2023). Estos microorganismos potencialmente difieren en términos de sensibilidad a la temperatura, por lo que la alteración de este factor puede modificar la tasa de crecimiento de organismos clave dentro del ecosistema y por consiguiente alterar múltiples procesos dentro del ecosistema (Dutta & Dutta, 2016).

Las fluctuaciones en la temperatura promueven la aparición de cambios de la actividad enzimática; las proteínas poseen distintas estabilidades térmicas (Abirami et al., 2021). En este sentido, la temperatura regula indirectamente vías y mecanismos biológicos de protección o supervivencia, al mediar la producción microbiana de enzimas, así como alterar potencialmente las tasas de recambio de proteínas (Dutta & Dutta, 2016; Abirami et al., 2021).

La variabilidad ambiental de un factor tan importante como la temperatura puede llevar a que el funcionamiento general del ecosistema marino se vea comprometido (Abirami et al., 2021). Pese a que las comunidades microbianas poseen una enorme resiliencia funcional, no se sabe con certeza cómo la modificación de la temperatura dentro del océano altera la estructura de las redes microbianas, asociaciones que son la base de las cadenas tróficas e impulsan los principales ciclos elementales en los ecosistemas (Hutchins & Fu, 2017).

### **2.2.1. Ciclo del agua y su impacto en los microorganismos oceánicos**

La quema sin precedentes de combustibles fósiles y la deforestación a gran escala han aumentado la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera, lo que ha intensificado el efecto invernadero y ha alterado el equilibrio hidrológico del planeta (Duchenne-Moutien & Neetoo, 2021). La modificación de patrones de calentamiento y enfriamiento no solo en la atmósfera, sino también toda la superficie del planeta, alteran características clave del ciclo del agua, tales como la frecuencia, la intensidad y la duración de las precipitaciones (Allan et al., 2020).

Estos cambios en el ciclo hidrológico producen variaciones en la disponibilidad de nutrientes y la cantidad de oxígeno disuelto en el océano (Bormann & Likens, 1970), así como la salinidad del agua. Todos estos factores son determinantes en el crecimiento microbiano. Los microorganismos marinos, particularmente las bacterias y el fitoplancton, dependen de condiciones químicas estables para su metabolismo y reproducción (Zobell & Conn, 1940). Variaciones en la salinidad y la disponibilidad de nutrientes pueden afectar la estructura de sus comunidades, así como favorecer el crecimiento de especies halotolerantes, desplazando aquellas menos adaptadas (Kundzewicz, 2008).

Además, el incremento del vapor de agua en la atmósfera intensifica eventos de precipitación extrema y el derretimiento de glaciares, lo que aumenta la entrada de agua dulce en los océanos (Allan et al., 2020). Este proceso puede generar estratificación en la columna de agua, reduciendo la mezcla de nutrientes y afectando la productividad primaria de organismos fotosintéticos, como las cianobacterias (Allan et al., 2020).

### **2.2.2. Eventos climáticos extremos y su efecto en la microbiota marina**

El aumento en la incidencia de fenómenos meteorológicos extremos, como huracanes, olas de calor marinas y tormentas intensas, es una consecuencia directa del calentamiento global (Allan et al., 2020). El incremento de humedad en la atmósfera intensifica las condiciones hidrológicas y por consiguiente modifica la frecuencia, intensidad, extensión espacial y duración de estos eventos (Easterling et al., 2000; Chatterjee et al., 2024). Estos fenómenos climáticos extremos afectan drásticamente la biogeografía de microorganismos marinos, así como la estabilidad de las comunidades microbianas al alterar la temperatura, la disponibilidad de nutrientes y la oxigenación de los ecosistemas oceánicos (Arrigo et al., 2017; Brown et al., 2012)

Las olas de calor marinas, caracterizadas por períodos prolongados de temperaturas anómalamente altas en el agua, están relacionadas a pérdidas económicas y ecosistémicas importantes (Jacox et al., 2020), como eventos de mortalidad masiva en flora y fauna marina (Brown et al., 2024). Provocan la proliferación de microorganismos termotolerantes, mientras que especies menos resistentes pueden reducir sus tasas de crecimiento o desaparecer localmente (Jacox et al., 2020). Se ha observado que estas alteraciones afectan procesos clave como la fotosíntesis del fitoplancton, la remineralización de nutrientes y la fijación de nitrógeno, lo que impacta en cascada a toda la red trófica marina (Ummenhofer & Meehl, 2017).

Los huracanes y tormentas intensas pueden alterar drásticamente la estructura de las comunidades microbianas al generar un aumento en la turbulencia del agua y modificar la distribución de nutrientes (Garrison et al., 2022). Las inundaciones también pueden modificar procesos biogeoquímicos dentro del océano al introducir material vegetal de alto peso molecular y microbiota terrestre al ecosistema marino, esto genera periodos anómalos de respiración y producción microbiana lo que altera la alimentación de microorganismos presentes en ambientes costeros (Bingeman et al., 1953). Asimismo, la

resuspensión de sedimentos por estos eventos puede incrementar la proliferación de ciertas bacterias heterótrofas, lo que favorece cambios en la composición de la microbiota del ecosistema (Frölicher, 2019).

Finalmente, el aumento de la temperatura contribuye a la expansión de zonas hipóxicas y anóxicas, también conocidas como “zonas muertas”, donde el oxígeno es insuficiente para el crecimiento y supervivencia de muchas especies (Allan et al., 2020). Esto ocurre en parte porque las aguas cálidas retienen oxígeno en menor proporción que las frías; por lo tanto, el incremento de la temperatura superficial del océano se asocia con una reducción del oxígeno disuelto (Robinson, 2019) y con un aumento en los niveles de dióxido de carbono. La mayor disponibilidad de CO<sub>2</sub> estimula la actividad fotosintética del fitoplancton, incrementando la producción primaria y la generación de materia orgánica particulada (MOP). Sin embargo, la degradación microbiana de esta materia orgánica intensifica la respiración heterotrófica y, en consecuencia, el consumo de oxígeno, lo que agrava la desoxigenación y favorece la transición de zonas hipóxicas a anóxicas (Robinson, 2019). A su vez, la estratificación de la columna de agua limita el intercambio entre las capas superficiales y profundas, impidiendo el reequilibrio del oxígeno disuelto con la atmósfera (Thrash et al., 2017) y restringiendo la reoxigenación de las aguas profundas (Robinson, 2019). A estos procesos se suma la entrada de nutrientes inorgánicos y materia orgánica de origen terrestre, que promueve la eutrofización costera, estimulando un crecimiento excesivo del fitoplancton y acumulación de biomasa lábil. La descomposición de esta biomasa genera una alta demanda biológica de oxígeno que excede la capacidad de renovación del sistema, contribuyendo al establecimiento y expansión de zonas hipóxicas y anóxicas. Dichas condiciones alteran la estructura y funcionamiento de las comunidades microbianas (Beman & Carolan, 2013), favoreciendo la proliferación de microorganismos anaerobios como bacterias desnitrificantes y metanogénicas, cuya actividad incrementa la liberación de gases traza como el óxido nitroso y el metano, intensificando los efectos del cambio climático (Wright, Konwar & Hallam, 2012; Long et al., 2021).

### **2.2.3. Efectos de la temperatura en los ecosistemas marinos y la microbiota oceánica**

El cambio climático, como se ha mencionado con anterioridad, es uno de los principales estresores en el entorno marino. Amenaza la estabilidad y función de los ecosistemas marinos y tiene efectos importantes sobre las comunidades microbianas. Los microorganismos juegan un papel clave en la productividad primaria, el reciclaje de nutrientes y la regulación de gases de efecto invernadero en los océanos. Su alteración compromete significativamente los ciclos biogeoquímicos, las redes tróficas y por lo tanto el equilibrio del océano.

Una de las consecuencias ecosistémicas del calentamiento global es el aumento de floraciones algales nocivas (FAN); el aumento de la temperatura del océano favorece las tasas de crecimiento de cianobacterias nocivas (Gobler, 2020). Reinfelder, en 2011, hipotetiza que esto puede deberse a que la enzima RUBISCO de los dinoflagelados, responsables de la mayoría de los florecimientos algales nocivos, tiene mayor afinidad por el CO<sub>2</sub>, principal causante del cambio climático. Esta afinidad es distinta en algas eucariotas no nocivas, por lo que los dinoflagelados serían los principales beneficiados por el aumento de CO<sub>2</sub> en el planeta en comparación con otras algas.

El desarrollo de FAN puede tener implicaciones importantes en los ecosistemas acuáticos, ya que comprometen el balance dentro de los hábitats y las especies dentro de estos (Reinfelder, 2011). El nivel de biomasa generado por las FAN puede generar niveles extremos de materia orgánica en el ecosistema, lo que reduce el oxígeno disponible y conduce a la hipoxia. Además, este proceso disminuye los niveles de pH, creando entornos más ácidos y de mayor estrés para los microorganismos (Wallace et al., 2014).

Estos cambios impactan directamente en la fisiología y función de los organismos e indirectamente las interacciones entre los individuos de las comunidades. La alteración de estas dinámicas, en conjunto con las

modificaciones fisiológicas, pueden llevar a la extinción de especies importantes en la estructura de las comunidades (Tiedje et al., 2022). Esto podría llevar a la pérdida de funciones dentro de las redes tróficas de ecosistemas aislados, lo que impide sostener niveles tróficos superiores debido a la pérdida de biodiversidad y de productores primarios (Zhang et al., 2017).

En ecosistemas abiertos, donde múltiples organismos pueden sustituir funciones perdidas debido al cambio climático, este fenómeno no representa un problema inmediato. Sin embargo, debido al aumento rápido de la temperatura en el planeta y la acelerada pérdida de diversidad, la estabilidad de las redes tróficas oceánicas podría verse comprometida, amenazando la vida marina que estas sustentan (Zhang et al., 2017).

Las perturbaciones de los factores abióticos reducen la biodiversidad microbiana, esto altera la resiliencia de los ecosistemas marinos a futuras perturbaciones (Tiedje et al., 2022). Estudios sugieren que una menor diversidad funcional en comunidades microbianas disminuye la capacidad del océano para recuperarse de eventos extremos, como olas de calor marinas o tormentas intensas (Hutchins & Fu, 2017). A medida que estos fenómenos se vuelven más frecuentes, se prevé que los océanos experimenten transiciones hacia estados menos estables y con menor capacidad para sostener la vida marina (Long et al., 2021).

#### **2.2.4. Acidificación oceánica y su impacto en los microorganismos marinos**

La acidificación oceánica (AO) es una de las consecuencias asociadas al calentamiento global. Este proceso está relacionado con la absorción de CO<sub>2</sub> en el océano, lo cual produce ácido carbónico que, al contacto con el agua, se disocia en iones bicarbonato (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) e hidrógeno (Das & Mangwani, 2015). Esto da paso a la formación de iones carbonato, esenciales para la formación de esqueletos y conchas de carbonato de calcio, los cuales, al entrar en

contacto con iones hidrógeno liberados por el mismo proceso, quedan menos disponibles para organismos calcificadores (Diaz, 2022).

Frente a la acidificación oceánica, los animales calcificadores, como moluscos, equinodermos, crustáceos o corales, se encuentran vulnerables. La formación de estructuras calcáreas se ve comprometida conforme disminuye el pH oceánico, lo que pone en riesgo su supervivencia. Sin embargo, los efectos de la AO no se limitan a animales calcificadores. Munday et al. (2010) establecen que la disminución de pH oceánico modifica el sentido del olfato en los peces que les impide detectar a sus depredadores, lo que disminuye su supervivencia. Además, la disminución del pH oceánico ha mostrado comprometer procesos fisiológicos como el desarrollo larval (Diaz, 2022). La acidificación también es un factor importante en el desarrollo y funcionamiento microbiano, ya que modula múltiples actividades cruciales en microorganismos, como la actividad enzimática, la producción primaria, la fijación de N<sub>2</sub> y carbono (Solomon et al., 2009).

Los microorganismos marinos descomponen polímeros y compuestos orgánicos a través de enzimas celulares, las cuales son sensibles a los cambios de pH (Das & Mangwani). La actividad óptima de estas proteínas se da en un rango específico de pH, por lo que la AO puede disminuir la tasa enzimática. Esto altera el ambiente marino al modificar el flujo de materia orgánica disuelta en el océano (MOD) (Reche, 2003). La MOD es crucial, ya que desempeña múltiples roles en los ecosistemas marinos y ciclos biogeoquímicos globales. Esta materia se encuentra compuesta principalmente por moléculas orgánicas solubles provenientes de restos biológicos y es una fuente importante de nutrientes para diversos organismos marinos, en especial para bacterias heterótrofas que descomponen estos compuestos (Fraga & Vives, 1961). El resultado de una actividad enzimática comprometida es la disminución en la disponibilidad de nutrientes para los organismos dentro de un ecosistema, lo que modifica indirectamente la actividad y respiración microbiana, alterando con ello los ciclos biogeoquímicos y las redes tróficas.

La fijación de carbono es realizada principalmente por cianobacterias, responsables de al menos el 90% del carbono orgánico mediante este proceso (Ayón, Lara & Castro, 2017). En el sistema marino, la mayoría del fitoplancton, grupo al que pertenecen las cianobacterias, ha desarrollado mecanismos de concentración de carbono inorgánico, que permiten a los microorganismos captar el bicarbonato ( $\text{HCO}_3^-$ ) para que sea convertido en  $\text{CO}_2$  utilizable en la fotosíntesis (Reinfelder, 2011). Esto, en un océano donde los niveles de  $\text{CO}_2$  aumentan considerablemente cada año, favorecerá la actividad fotosintética del fitoplancton (Das & Mangwani, 2015), lo que puede provocar la eutrofización y anoxia en la superficie del océano. En consecuencia, el equilibrio global de nutrientes se verá comprometido (Rosgaard et al., 2012).

Conforme el pH disminuye en el océano, los microorganismos tienden a destinar más energía de la necesaria al mantenimiento celular, lo que puede limitar su crecimiento (Bunse et al., 2016). Este proceso compensatorio puede comprometer las redes tróficas, ya que altera la estructura, función y mecanismos celulares que son vitales para el equilibrio ecosistémico. Shi et al. (2010) determinaron que la acidificación oceánica altera la solubilidad del hierro (Fe) en el océano, un nutriente esencial para el crecimiento de microorganismos cuya disponibilidad se ve comprometida a medida que el océano se acidifica (Lovley, 1997). Esto compromete funciones biológicas esenciales, lo que genera estrés en el fitoplancton de muchas zonas oceánicas (Shi et al., 2010).

El cambio climático representa uno de los mayores estresores oceánicos para la estructura y función de las comunidades microbianas marinas. Este fenómeno puede alterar la actividad enzimática, la fisiología, las relaciones simbóticas y los ciclos biogeoquímicos a través de la variación de factores como la temperatura y el pH. Sin embargo, el estudio de las comunidades marinas presenta múltiples limitantes, dado que los microorganismos marinos son, en muchos casos, no cultivables y la complejidad de sus interacciones, así

como la categorización de sus especies constituyen un reto significativo. Ante estos desafíos, el uso de herramientas innovadoras es esencial para avanzar en su comprensión.

En este sentido, el modelaje matemático se ha convertido en una herramienta clave para estudiar y predecir el comportamiento de sistemas biológicos complejos, como las comunidades microbianas marinas. El modelaje permite integrar diversos factores ambientales, como la acidificación oceánica y el cambio climático, en simulaciones que proporcionan valiosa información sobre los efectos de estas alteraciones en los ecosistemas marinos. A pesar de las limitaciones que presenta el entorno oceánico, el modelaje matemático ofrece una forma de comprender y proyectar escenarios futuros, facilitando así el estudio de los impactos del cambio climático en la biología marina y contribuyendo a la toma de decisiones en estrategias de conservación y mitigación.

### **2.3. Modelaje matemático**

El modelaje matemático es una herramienta fundamental en la descripción y análisis de fenómenos. Se trata de la representación abstracta y simplificada de un sistema real a través de expresiones matemáticas. Busca comprender un sistema, sus variables y la evolución de un fenómeno a través del tiempo (Barbosa, 2003). El modelaje hace uso de ecuaciones matemáticas y simulaciones para comprender las variables que componen un sistema y su evolución a través del tiempo. Estos modelos son construidos a partir de datos experimentales, suposiciones fundamentales de las dinámicas a las que se busca describir, así como el conocimiento de leyes matemáticas (Sagehashi, 2008). Su aplicabilidad abarca múltiples disciplinas, incluyendo la ingeniería, la física, la sociología y la biología, proporcionando un enfoque cuantitativo y objetivo para el estudio de sistemas complejos.

### **2.3.1. Modelos matemáticos en biología**

En biología, los modelos matemáticos son esenciales para el análisis de procesos naturales y fenómenos biológicos. Las simulaciones basadas en estos modelos permiten representar el mundo real de forma simplificada, lo que es especialmente valioso en sistemas donde la observación o el muestreo directo son difíciles o costosos (Cardona, Leal & Ustariz, 2020). En microbiología, estos modelos se utilizan frecuentemente para estudiar el crecimiento poblacional de microorganismos (Cardenas et al., 2001), sus interacciones en ecosistemas microbianos, la dinámica de enfermedades infecciosas (Vidal et al., 2020), así como procesos biológicos complejos como la regulación génica o las redes metabólicas de los organismos (Gutiérrez, Moreno & Montoya, 2015).

El modelaje de interacciones biológicas utiliza un conjunto de ecuaciones diferenciales que describen la evolución temporal de una variable de interés. La construcción de estos modelos puede estar inspirada en datos experimentales, en el conocimiento existente sobre el tipo de interacción a modelar o en una hipótesis acerca de cómo los componentes de un sistema funcionan y se relacionan (Tomlin & Axelrod, 2007). Las ecuaciones generadas en el modelaje biológico incluyen parámetros como las tasas de crecimiento y muerte dentro de la comunidad, así como interacciones de los individuos de una misma especie (interacciones intraespecíficas) o de especies distintas (interacciones interespecíficas) (Fiegna & Velicer, 2005). Las interacciones intraespecíficas pueden representar, por ejemplo, la competencia por alimento o pareja sexual; mientras que las interacciones interespecíficas pueden ser benéficas, perjudiciales o neutras, dependiendo del tipo de simbiosis o relación que exista entre cada una de las especies involucradas. Así, el modelaje puede utilizarse para describir dinámicas como mutualismos, competencias, depredación o parasitismos dentro de los ecosistemas. Además, la inclusión de otros parámetros como estresores o presiones evolutivas puede enriquecer estos modelos.

Uno de los modelos ampliamente utilizados para describir interacciones interespecíficas, particularmente relaciones de competencia o depredación, es el modelo de Lotka-Volterra, cuyo sistema de ecuaciones diferenciales permite estudiar la dinámica poblacional entre dos o más especies.

### 2.3.2. Modelo presa-depredador

El modelo de Lotka-Volterra, también conocido como modelo presa-depredador o modelo de competencia, es un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias que describe las interacciones dinámicas entre dos especies. Fue desarrollado de manera independiente por Alfred J. Lotka en 1925 y Vito Volterra en 1926, y se ha convertido en una herramienta fundamental para estudiar las relaciones ecológicas interespecíficas (Anisiu, 2014). Este modelo describe esencialmente las interacciones entre dos especies con una dinámica presa depredador, sin embargo, puede aplicarse a otras relaciones ecológicas como el mutualismo o la competencia, donde la interacción entre especies distintas puede significar un beneficio de asociación o por el contrario la competencia por recursos, alimento, hábitat o territorio (Zhu & Yin, 2009).

El sistema de ecuaciones que describe el modelo Lotka-Volterra es el siguiente:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \alpha x - \beta xy \\ \frac{dy}{dt} &= -\gamma y + \delta xy\end{aligned}$$

Este sistema de ecuaciones está compuesto por dos variables que representan la población de presas (x) y la población de depredadores (y). La población de presas, en ausencia de depredadores experimenta un crecimiento exponencial, bajo el supuesto de que los recursos requeridos por las presas son abundantes. Por otra parte, en ausencia de presas, la población de depredadores puede llegar a la extinción, pues se asume que estas son su única fuente de alimento (Pata, 2017).

La interacción entre ambas especies ocurre cuando los depredadores consumen a las presas, esta relación está dada por  $xy$  dentro del modelo. Para los depredadores, esta relación es beneficiosa, ya que la energía obtenida a partir del consumo de presas contribuye a su crecimiento poblacional; este efecto se expresa como  $\delta xy$ . Por el contrario, para las presas, esta interacción es perjudicial, ya que su número disminuye debido a la caza, y este descenso poblacional se modela mediante el término  $\beta xy$ , que indica la tasa de disminución como resultado de la interacción con los depredadores (Pata, 2017).

Aunque este modelo fue formulado originalmente para representar relaciones presa-depredador, su estructura puede adaptarse al estudio de múltiples dinámicas ecológicas. La inclusión de parámetros adicionales dentro del sistema de ecuaciones permite una descripción más integral de las interacciones en estudio. En este sentido, el modelo de Lotka-Volterra ha demostrado ser una herramienta versátil para explorar fenómenos biológicos complejos.

Su aplicación se extiende también al ámbito de la microbiología, donde ha sido utilizado para describir las dinámicas de comunidades microbianas, a través de la incorporación de parámetros y variables que expanden el modelo y capturan las muchas formas en las que una población puede interaccionar (Davis et al., 2022). Se trata de una herramienta valiosa, capaz de predecir interacciones interespecíficas, coexistencia e incluso la estructura y dinámica de comunidades microbianas (Dedrick et al., 2023). A pesar de las simplificaciones, estos modelos han demostrado ser herramientas muy valiosas para obtener información sobre la dinámica de sistemas biológicos diversos, incluyendo microbiotas intestinales, comunidades bacterianas en lagos y ciliados de agua dulce (Davis et al., 2022).

El modelo Lotka-Volterra generalizado permite considerar múltiples especies de forma simultánea, que interactúan entre sí en una amplia variedad de asociaciones simbióticas, representadas dentro del modelo mediante matrices de coeficientes que determinan la fuerza y el tipo de interacción de los miembros de la comunidad. A pesar de su simplicidad, este enfoque es capaz de predecir cómo los cambios en la abundancia de una especie impactan sobre otras y cómo estas interacciones colectivas influyen en la estabilidad y diversidad de la comunidad. Sin embargo, el uso de este modelo presenta algunas limitaciones, ya que al ser una aproximación simplificada puede no capturar adecuadamente todos los tipos de interacciones (Dedrick et al., 2023), y para su formulación se deben asumir ciertas condiciones sobre las comunidades bacterianas que podrían no reflejar completamente la realidad (Davis et al., 2022).

La riqueza de información obtenida mediante los modelos de Lotka-Volterra puede potenciarse al combinarlos con herramientas computacionales como las redes de interacción, que permiten incorporar diferentes niveles de interacción biológica y escalar la complejidad del sistema modelado. En este contexto, las redes se presentan como una extensión natural de los modelos clásicos y facilitan la representación simultánea de diversas formas de simbiosis, como el mutualismo, el comensalismo o el parasitismo. Una forma avanzada de estas representaciones son las redes multicapa, que reflejan distintas dimensiones ecológicas y funcionales de un sistema complejo a través de capas interconectadas. Su base, sin embargo, es la misma que la de las redes convencionales, derivadas de la teoría de redes aplicada a la biología.

#### **2.4 Teoría de redes y su aplicación en biología**

La teoría de redes deriva de la teoría de grafos, una rama de las matemáticas que permite el estudio de estructuras formadas por nodos (también llamados vértices) y aristas (arcos) que los conectan. Estas representaciones no lineales son utilizadas con frecuencia para modelar sistemas en la vida cotidiana, como redes de transporte, rutas de telecomunicación o conexiones entre ciudades.

La estructura que adopte un grafo dependerá del tipo de relaciones que se busque representar, estas relaciones pueden ser dirigidas, ponderadas o simples (Barrero, García & Parra, 2010).

Pese a su origen matemático, la teoría de redes es una herramienta altamente versátil que tiene múltiples aplicaciones en la descripción de dinámicas sociales o biológicas. En el estudio de sistemas biológicos complejos, esta teoría resulta fundamental para representar y analizar las interacciones entre distintos componentes de un sistema (De Domenico et al., 2016).

En biología, se utiliza en la generación de redes, compuestas por nodos que pueden representar especies, individuos, genes, proteínas o microorganismos, y las aristas o enlaces, que retratan la relación entre estos componentes, es decir, la interacción metabólica, génica, de competencia o mutualismo. A medida que la investigación sobre sistemas complejos ha evolucionado, las redes se han vuelto una herramienta importante para la descripción y análisis realista de interacciones o procesos biológicos moleculares (Kivelä et al., 2014). La combinación de redes con herramientas de modelado matemático ha impulsado la creación de representaciones más sofisticadas, como las redes multicapa, que permiten estudiar distintas interacciones o la evolución de estas bajo estresores ambientales. Estas representaciones se adaptan a la complejidad de los sistemas biológicos y contribuyen a su comprensión y estudio (Aleta & Moreno, 2019).

#### **2.4.1 Redes multicapa como herramienta para el modelado de interacciones complejas**

En el caso de las redes biológicas, los sistemas que buscan representarse son extremadamente complejos y heterogéneos, por lo que su comportamiento no depende únicamente de un factor o interacción entre los participantes, esto implica que la red clásica o representación convencional de estos sistemas puede resultar limitada frente a la estructura compleja e interconectada de los sistemas en biología. Por ello, las redes multicapa proporcionan una alternativa

útil en la representación de redes complejas como las biológicas (Hammoud & Kramer, 2020).

Las redes multicapa poseen los componentes convencionales de una red: nodos y conexiones; sin embargo, se estructuran en capas, lo que permite ahondar en la naturaleza multiescala y multifactorial de los sistemas modelados. Los nodos utilizados en estas representaciones pertenecen a una o más capas y las conexiones entre ellos no se limitan exclusivamente a las conexiones dentro de una misma capa, pues se permiten enlaces entre todas las combinaciones posibles de nodos y capas (Kivelä et al., 2014).

Este tipo de redes se utiliza para representar dos tipos de sistemas; las redes de redes y redes múltiples. Una red de redes está conformada por múltiples redes entrelazadas, en las que el conjunto de nodos que componen cada una de estas representaciones es distinto. Por otro lado, una red múltiple se define como aquella en la que cada capa contiene el mismo conjunto de nodos y la conexión entre ellos varía en función de la capa (Aleta & Moreno, 2019).

En biología esto puede ser utilizado para la descripción de diversos sistemas. Por ejemplo, Zitnik y Leskovec desarrollaron una red multicapa de interacciones moleculares entre distintos tejidos del cuerpo humano, cada uno representado en la red como una capa distinta. Esto permite un análisis mucho más profundo con respecto al estudio que podría llevarse a cabo con una red monocapa. En microbiología, estas redes se utilizan para representar procesos complejos como la interacción proteica dentro de sistemas vivos, la síntesis génica o el análisis ecológico de comunidades (Kumar, Jalan & Kachhvah, 2020).

La aplicación de redes multicapa en el modelaje matemático facilita la simulación y el análisis de fenómenos biológicos complejos. Estas herramientas permiten estudiar cómo se propaga una alteración a través de distintos niveles de organización biológica, o cómo una interacción en una capa

puede afectar otras dimensiones del sistema. Esto resulta crucial en la comprensión de redes ecológicas, donde las especies interactúan en múltiples contextos de forma simultánea, y su comportamiento colectivo no puede explicarse únicamente mediante interacciones estáticas.

En este sentido, las redes multicapa representan un puente entre los modelos biológicos tradicionales y el estudio de sistemas complejos, al proporcionar una estructura formal que permite integrar, escalar y analizar relaciones múltiples dentro de un ecosistema. Su uso abre nuevas posibilidades para generar predicciones más robustas, identificar nodos clave con funciones multifuncionales, y explorar la resiliencia y estabilidad de los sistemas biológicos desde una perspectiva más realista y holística.

### **3. Justificación**

El aumento de la temperatura del océano tiene un impacto significativo en los ecosistemas marinos. Entre sus principales consecuencias se encuentran la alteración de las cadenas tróficas y de las asociaciones simbióticas, que resultan en una importante pérdida de la biodiversidad y de los hábitats (Madin et al. 2016). Este fenómeno climático incrementa el estrés biológico en microorganismos marinos. Modifica las reacciones químicas, altera las vías de señalización celular (Sharp et al., 2014) y afecta procesos biológicos esenciales como la respiración bacteriana o la actividad enzimática (Das & Mangwani, 2015).

El impacto acumulado de las actividades humanas sobre el océano ha sido un tema relevante en los últimos años, siendo la disbiosis de algunos organismos, como los corales, el foco de atención primaria en lo que respecta al cambio climático y acidificación oceánica (Chai et al., 2024). Sin embargo, el incremento constante de gases de efecto invernadero también altera la conformación y función de la microbiota oceánica, lo que repercute potencialmente en todos los ecosistemas marinos (Abirami et al., 2021).

Determinar cómo sucede este cambio dentro de las comunidades microbianas, así como el efecto a largo plazo que fenómenos climáticos, como el calentamiento global, tienen sobre un hábitat y toda la vida que alberga, es un proceso complicado que puede ayudarse de herramientas como las utilizadas en investigaciones *in silico* (Colquitt et al., 2011). El estudio de comunidades a través de modelaje matemático proporciona una visión del impacto en conjunto que alteraciones en los factores abióticos, como temperatura y pH, tienen sobre el océano. La construcción de modelos que incluyen parámetros bióticos dentro de un sistema complejo ha sido utilizada por años para obtener información importante acerca de la evolución a largo plazo de un nicho ecológico (Sagehashi, 2008). Esta metodología es útil en el estudio de comunidades microbianas marinas, dada la dificultad que representa su cultivo, observación y caracterización en el laboratorio (Pedrós-Alió, 2006).

#### **4. Hipótesis**

El cambio de la temperatura y pH en los ecosistemas marinos resulta en la pérdida de asociaciones dentro de las comunidades microbianas oceánicas, afectando negativamente la diversidad, riqueza, abundancias y las interacciones ecológicas entre estos microorganismos

#### **5. Objetivos**

##### **4.1 Objetivo general**

Utilizar un modelo Lotka-Volterra generalizado para describir el efecto que variaciones en la temperatura y pH a través del tiempo tendrán sobre la abundancia de especies microbianas e interacciones interespecíficas

##### **4.2 Objetivos específicos**

- Crear un modelo Lotka-Volterra generalizado que considere variaciones en la temperatura y pH afectando la tasa de crecimiento de cada individuo dentro de la comunidad.

- Predecir el impacto que el aumento de la temperatura en el ecosistema marino puede tener sobre el tipo de interacciones exhibidas por microorganismos dentro de comunidades microbianas
- Utilizar simulaciones computacionales para determinar que el comportamiento descrito por el modelo explica de forma correcta el tipo de alteraciones que sufre la microbiota marina
- Inferir redes multicapa para el estudio de sus propiedades topológicas y su efecto de los estresores biológicos sobre las interacciones microbianas.

## 6. Metodología.

### 5.1 Herramientas para el modelado y simulación

El desarrollo y la resolución numérica del modelo aquí propuesto fueron realizados en el lenguaje de programación R a través de la plataforma RStudio (R Core Team, 2025). Esto con ayuda de las siguientes bibliotecas especializadas:

- **deSolve.** Utilizada para la resolución de las ecuaciones diferenciales utilizadas en el modelo, esta biblioteca está disponible en el repositorio CRAN (Soetaert, Petzoldt, Setzer, 2010).
- **MLBioNets.** Usada en este trabajo para realizar las inferencias numéricas para la construcción de redes multicapa de interacción, recurso disponible en el repositorio GITHUB (Lázaro-Vidal et al. 2025; <https://github.com/Nertekkad/mlBioNets>).

### 5.2 Construcción del modelo matemático

Se desarrolló un modelo Lotka-Volterra generalizado con un efecto añadido de variaciones en temperatura y pH sobre las tasas de crecimiento. Este modelo se fundamenta en dos aproximaciones Lotka-Volterra previamente utilizadas en otras investigaciones; el primero incorpora el pH como modulador de la tasa de crecimiento microbiano (Chaturvedy & Misra, 2019), mientras el segundo utiliza en su lugar a la temperatura (Abreu et al., 2023). Ambos trabajos fueron

retomados para la construcción de un nuevo modelo que incorpora ambos factores abióticos, con el objetivo de analizar el efecto de los estresores ambientales sobre las tasas de crecimiento de los microorganismos en entornos marinos.

Estas investigaciones son precursoras del presente trabajo, las cuales adapté para la generación de un modelo unificado (Eq. 1) que toma en cuenta ambos modelos. Este modelo utiliza las tasas de crecimiento máximas ( $r$ ), las interacciones entre especies dentro de la comunidad ( $\alpha_{ij}$ ), así como la muerte de miembros de la población ( $\delta$ ) ligada a una función dependiente del pH ( $\sigma$ ) para describir el comportamiento de los miembros de una comunidad frente al estrés abiótico que representa el aumento de la temperatura en el océano.

En este modelo, la tasa máxima de crecimiento es descrita en función de la temperatura con el modelo de Arrhenius y el cambio del pH en el océano (Eq. 2).

La función que describe el efecto de las variaciones de pH se encuentra descrita en la (Eq. 3), que utiliza el valor de pH oceánico para determinar, en función de los valores máximo ( $pH_{max}$ ), mínimo ( $pH_{min}$ ) y óptimo ( $pH_{ox}$ ) de pH requerido por una especie, el efecto benéfico o perjudicial de la acidificación oceánica sobre la tasa de crecimiento máxima ( $r_i$ ) así como su influencia en la muerte de miembros de la población ( $\delta\sigma$ ).

Para determinar el valor del pH oceánico (pH), se empleó la (Eq. 4) que considera el valor promedio de pH reportado por el IPCC (8.1). Este valor base varía en función de la temperatura utilizada en las simulaciones, dado que el pH oceánico disminuye con el aumento de la temperatura. Según el IPCC, dicha relación implica una variación de 0.017 unidades de pH por cada grado Kelvin que aumente o disminuya la temperatura del océano.

Cabe destacar que esta fórmula representa una aproximación empírica basada en datos del IPCC, útil para identificar tendencias generales en escenarios de cambio climático. Sin embargo, no debe considerarse una estimación químicamente precisa del pH oceánico actual, ya que no incorpora variables clave del sistema carbonato marino como la alcalinidad o la concentración de CO<sub>2</sub> disuelto.

$$\frac{1}{X_i} \frac{dX_i}{dt} = r_i \left( 1 - X_i - \sum_{j=1}^N \alpha_{ij} X_j \right) - \delta\sigma \quad (\text{Eq. 1})$$

$$r_i = aR_i e^{-\frac{E}{k_B T}} \cdot \sigma \quad (\text{Eq. 2})$$

$$\sigma = \frac{(pH - pH_0)^2}{(pH_0 - pH_{\min})(pH_{\max} - pH_0)} \quad (\text{Eq. 3})$$

$$pH = 8.1 - 0.017(T - 288) \quad (\text{Eq. 4})$$

### 5.3 Condiciones de simulado en el modelo

Los parámetros utilizados en las simulaciones del modelo Lotka-Volterra bajo variaciones de pH y temperatura, fueron definidos a partir de los trabajos de Abreu et al. (2023), Hu et al. (2022) y Chaturvedi & Misra (2019).

La tasa máxima de crecimiento en el modelo depende principalmente de la temperatura y el pH. El primer conjunto de parámetros que determina esta tasa se basa en una adaptación de la ecuación de Arrhenius, en la cual el crecimiento incrementa de forma uniforme con la temperatura y es proporcional al número de copias de ARNr ( $R$ ). Este valor es entero (entre 1-10) y en cada simulación fue extraído de una distribución geométrica  $(1 - p)^{k-1} p$ , en donde  $k$

representa el número de copias y  $p$  corresponde a la fracción de taxones con una sola copia en la distribución inicial de la comunidad, este valor fue determinado para cada especie en todas las simulaciones.

El prefactor (a) dentro de la ecuación fue fijado en  $1.7 \times 10^5$  1/hora, esto para que el modelo produzca tasas de crecimiento biológicamente plausibles dentro del rango de temperaturas estudiado. Este valor fue elegido para asegurar que, a una temperatura de 298 K, las tasas máximas de crecimiento se mantuvieran dentro de los límites empíricamente observados. La temperatura fue expresada en Kelvin (en un rango de 278-298 K) y la energía de activación se fijó a 0.33 eV, siguiendo los valores utilizados en el modelo propuesto por Abreu et al.

A diferencia de la interpretación tradicional de la ecuación de Arrhenius, donde la tasa  $r$  representa la frecuencia de colisiones reactivas, en este modelo  $r$  se refiere a la tasa máxima de crecimiento celular (1/hora). La energía de activación  $E$  así como el producto  $k_B T$  comparten las mismas unidades (eV) (Abreu et al., 2023).

El segundo conjunto de parámetros que influye en la tasa de crecimiento máxima está relacionado con los requerimientos de pH. En este componente se utilizaron valores de pH óptimo, mínimo y máximo específicos para cada especie. El valor de pH óptimo fue extraído de una distribución normal dentro de un rango definido (x a y). El pH mínimo fue determinado a partir de una distribución normal en un rango comprendido entre un valor inferior arbitrario f y el valor óptimo ( $pH_o$ ). De forma análoga, el pH máximo se definió a partir de una distribución normal con un rango entre  $pH_o$  y un valor superior g.

Se realizaron simulaciones sobre una comunidad de 50 especies utilizando ambos modelos previamente descritos: el primero, que considera únicamente el efecto aislado de la temperatura, y el segundo, que integra de manera conjunta los efectos de la temperatura y el pH. En ambos modelos se

implementaron tres fases distintas, determinadas por la matriz de interacción generada para la comunidad. Dichas matrices fueron construidas aleatoriamente a partir de una distribución normal, con valores de media (m) y desviación estándar (std) que aumentaban proporcionalmente: m = 0.08, std = 0.04 (fase I); m = 0.16, std = 0.08 (fase II); y m = 0.64, std = 0.32 (fase III) (Hu et al., 2022). Cada una de estas fases representa un estado de equilibrio diferente en la comunidad: completa coexistencia (fase I), coexistencia parcial (fase II) y fluctuaciones constantes en la abundancia y biomasa de especies (fase III).

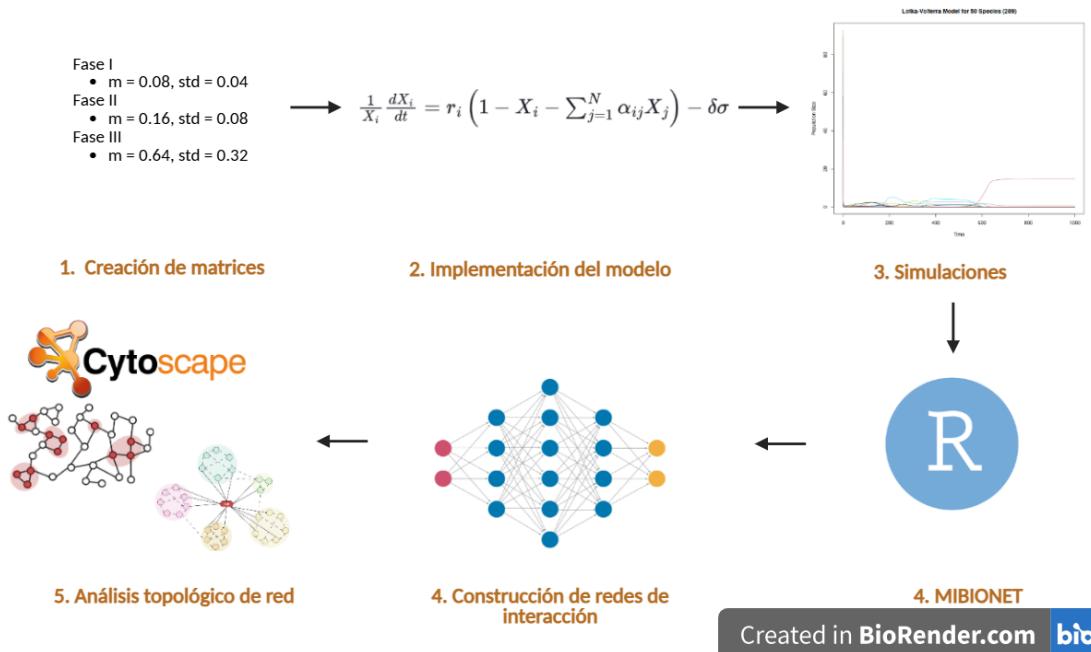


Figura 1. Representación gráfica del procedimiento a seguir para la generación de redes de interacción basadas en un modelo Lotka-Volterra con el efecto añadido de factores abióticos

#### 5.4 Construcción y visualización de redes multicapa

Los resultados de cada simulación con el modelo Lotka-Volterra fueron utilizados para la construcción de redes de interacción. Esto realizado con ayuda de la biblioteca MIBIONETS (Lázaro-Vidal et al. 2023; <https://github.com/Nertekkad/mlBioNets>), que utiliza las abundancias relativas de las especies dentro del sistema para realizar la inferencia de interacciones

biológicas. Dichas inferencias fueron utilizadas entonces para la construcción de múltiples redes, cada una con un pH y temperatura asociados para determinar el efecto del sistema bajo dichas condiciones. Finalmente, la visualización, manipulación y análisis de las redes multicapa se realizó a través del software Cytoscape (Shannon et al., 2003)

## 7. Parámetros del modelo

Tabla 1. Parámetros del modelo	
Parámetro	Descripción
$r$	Tasa de crecimiento máxima
$a$	Prefactor
$R$	Número de copias de ARNr
$E$	Energía de activación
$k_B$	Constante de Boltzman
$T$	Temperatura
$X_i$	Abundancia de especie i
$\alpha_{ij}$	Fuerza de interacción. Efecto de la especie i sobre la tasa de crecimiento de la especie j
$\delta$	Tasa de mortalidad
$\sigma$	Efecto de pH sobre la abundancia de especies
$pH$	Valores de pH oceánico
$pH_o$	Valor de pH óptimo para el crecimiento de especies
$pH_{min}$	Valor de pH mínimo para el crecimiento de especies
$pH_{max}$	Valor de pH máximo para el crecimiento de especies.

## 8. Resultados

### 8.1 Modelo Lotka-Volterra con efecto de temperatura

El modelo Lotka-Volterra dependiente de la temperatura, desarrollado por Abreu et al. (2023), fue utilizado en conjunto con configuraciones específicas de matrices de interacción para simular comunidades ecológicas compuestas por 50 especies. Estas matrices fueron generadas según las tres fases de interacción propuestas con anterioridad: completa coexistencia (fase I), coexistencia parcial (fase II) y la fluctuación en la estabilidad de la comunidad (fase III). Para cada una de las fases se ejecutaron simulaciones a lo largo de un gradiente térmico que va desde 278 K a 298 K, rango empleado también por Abreu et al. (2023), con el fin de observar las transiciones estructurales de la comunidad bajo condiciones ambientales variables.

A partir de las abundancias resultantes de cada simulación se construyeron 21 redes ecológicas, una por cada temperatura analizada. Para inferir las interacciones dentro de la comunidad simulada a partir de simulaciones del modelo Lotka-Volterra, se utilizó el algoritmo ARACNe (Algorithm for the Reconstruction of Accurate Cellular Networks). Que se basa en el uso de información mutua entre pares de especies, esto permite eliminar asociaciones débiles y la construcción de redes que reflejan conexiones significativas. Se seleccionó ARACNe debido a que en comparación con otros algoritmos como SparCC, identifica interacciones lineales y no lineales lo que permitió la construcción de redes multicapa robustas a partir de los datos de abundancia relativa generados en las simulaciones. Estas redes fueron evaluadas mediante métricas estructurales como el número de conglomerados conectados, el porcentaje de nodos activos en la red y la densidad de conexiones entre especies (Figuras 2–10; Tabla 3).

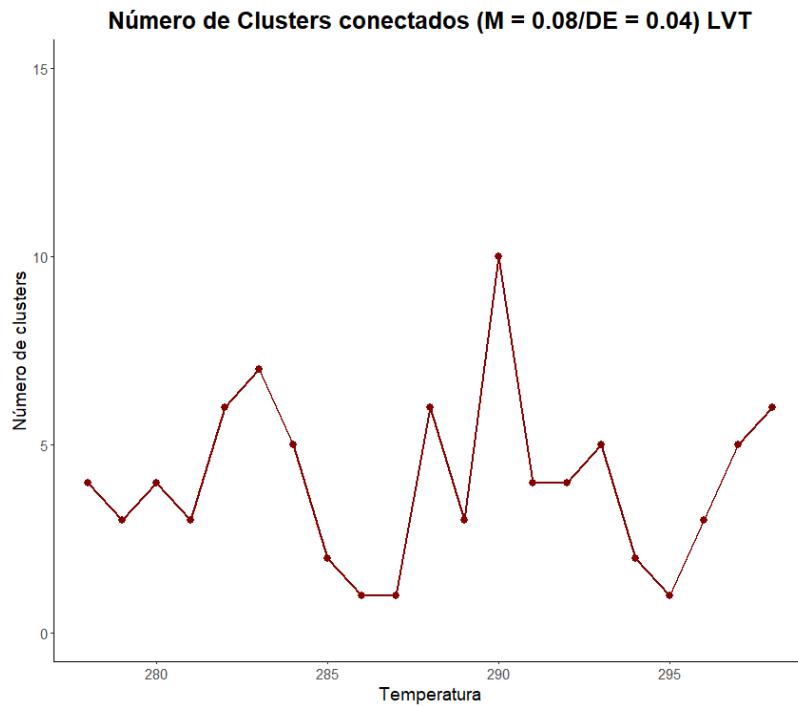


Figura 2. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia).

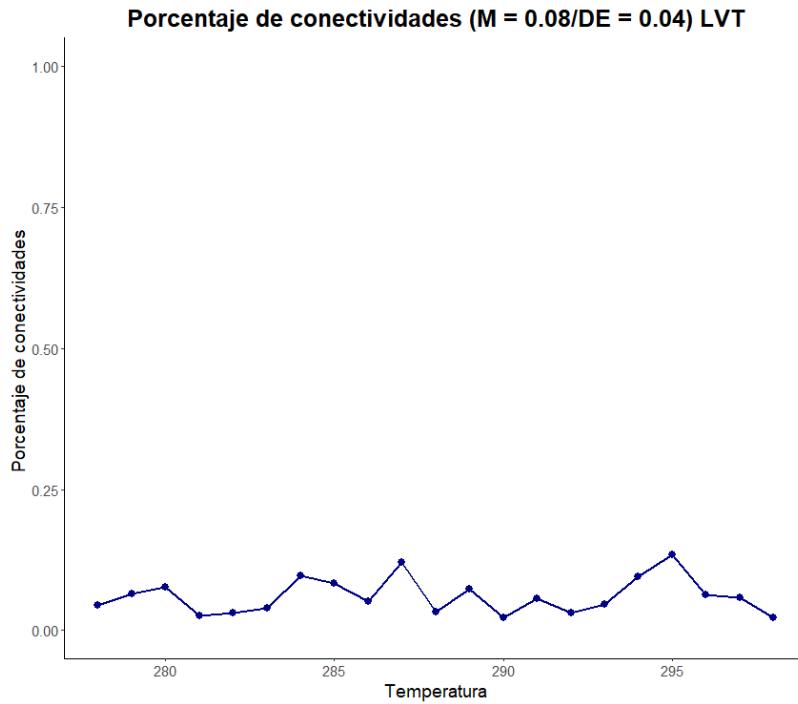


Figura 3. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia).

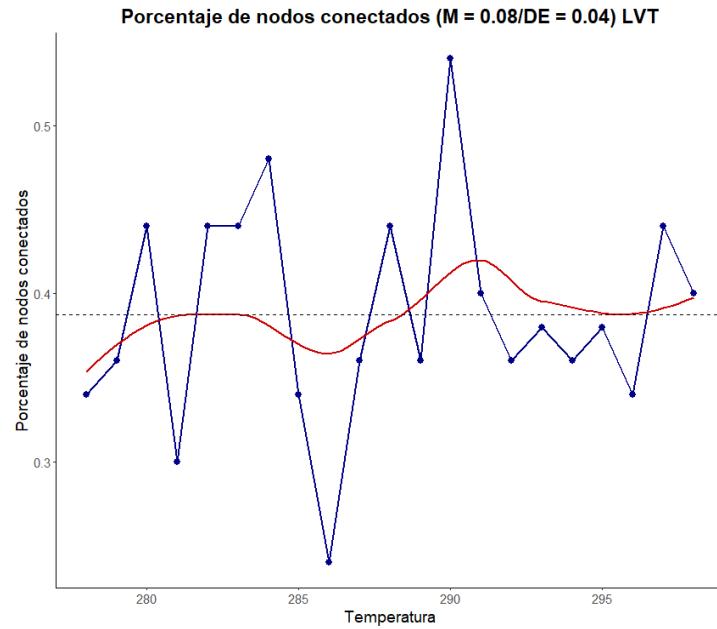


Figura 4. Porcentaje de nodos conectados en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia). La línea discontinua corresponde a la media de los valores registrados y la curva roja muestra la tendencia de la variable en función de la temperatura.

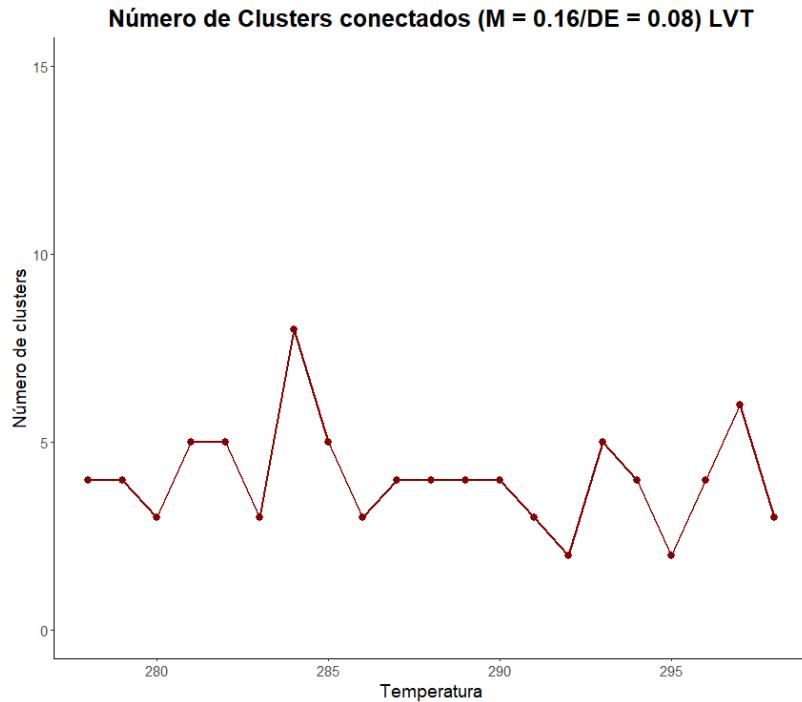


Figura 5. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial).

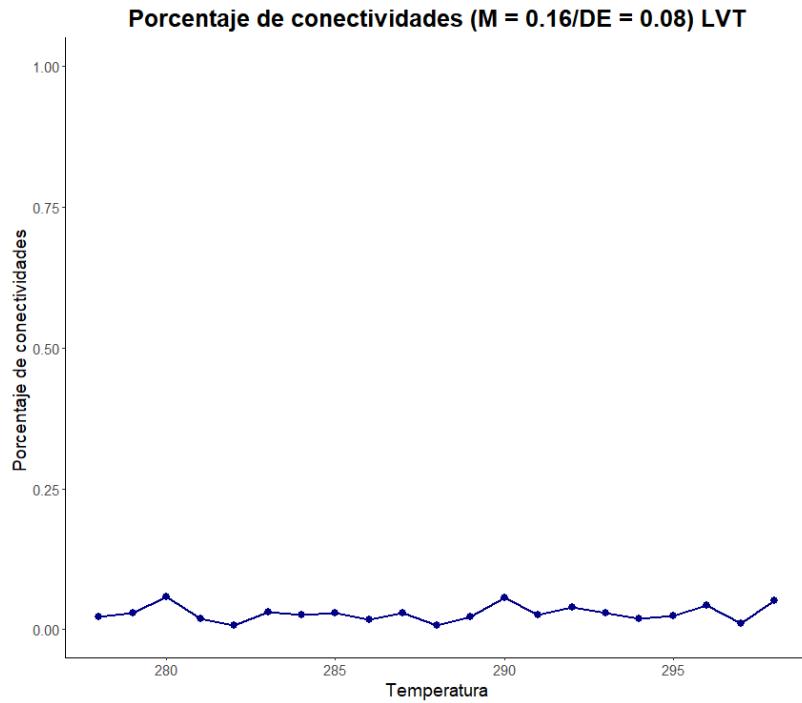


Figura 6. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial).

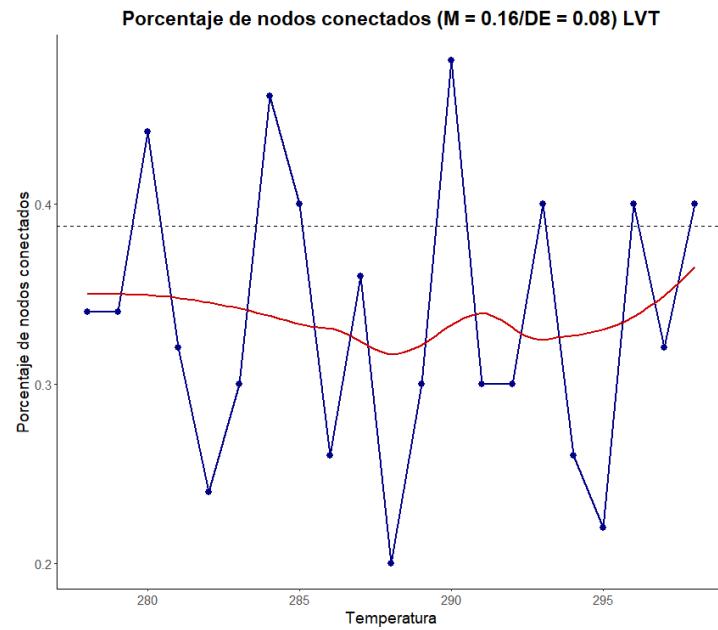


Figura 7. Porcentaje de nodos conectados en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial). La línea discontinua corresponde a la media de los valores registrados, y la curva roja muestra la tendencia de la variable en función de la temperatura.

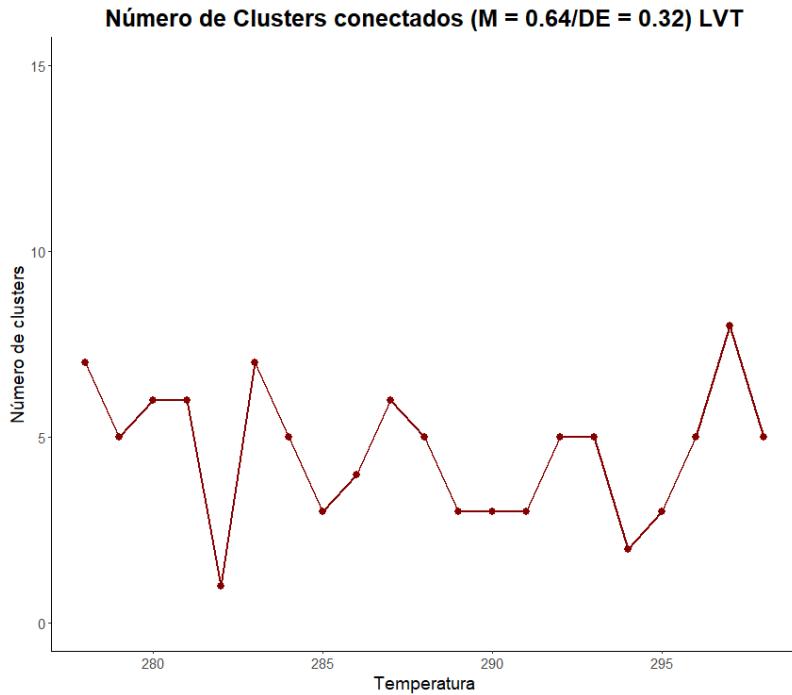


Figura 8. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 3 (fluctuación en la estabilidad de la comunidad).

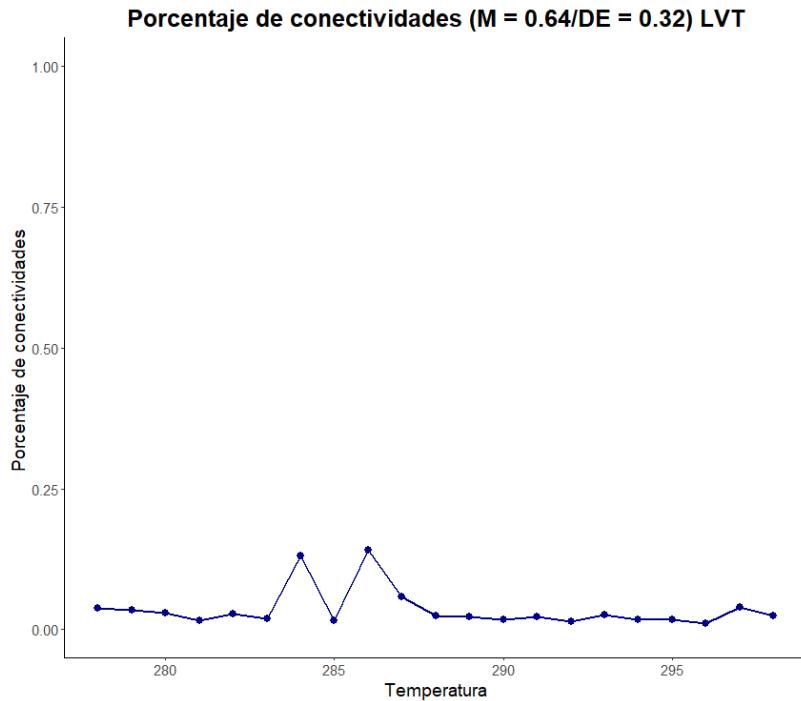


Figura 9. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 3 (fluctuaciones en la estabilidad de la comunidad).

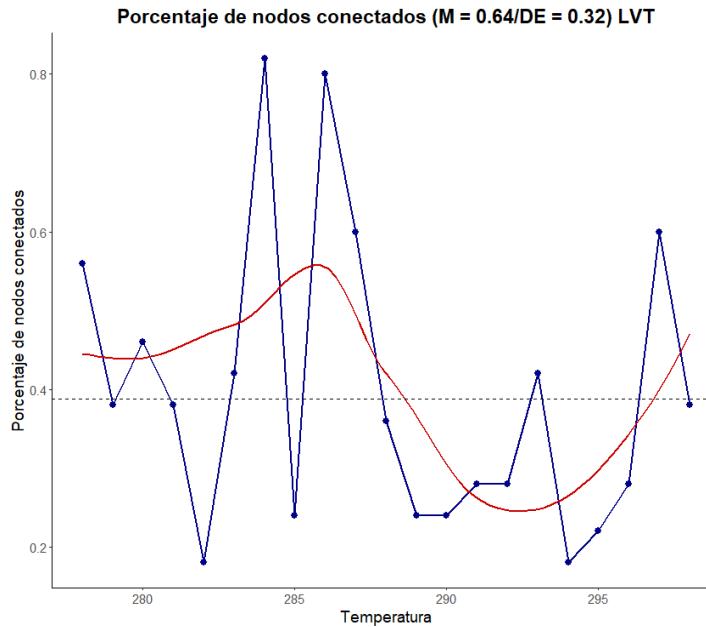


Figura 10. Porcentaje de nodos conectados en redes pertenecientes a la fase 3 (fluctuaciones en la estabilidad de la comunidad). La línea discontinua corresponde a la media de los valores registrados, y la curva roja muestra la tendencia de la variable en función de la temperatura.

Las métricas estructurales obtenidas a partir de las redes ecológicas generadas con el modelo Lotka-Volterra bajo gradientes de temperatura revelan diferencias notables entre las tres fases simuladas. Aunque en todas las fases se observan oscilaciones en el número de conglomerados conectados a lo largo del gradiente térmico, estos valores se mantienen consistentemente bajos en todas las simulaciones. En la fase I, el número de conglomerados presenta variaciones marcadas a lo largo del gradiente, con picos y caídas alternadas; no obstante, a partir de los 290 K, esta métrica permanece baja y no vuelve a incrementarse. En contraste, la fase II muestra oscilaciones más suaves y controladas en todo el rango térmico. Por su parte, la fase III se caracteriza por fluctuaciones abruptas y un comportamiento más errático, sin una tendencia clara hacia el final del gradiente.

El porcentaje de conectividad de la red es marcadamente variable en la fase I, relativamente constante en la fase II, y estable en la fase III salvo por un incremento abrupto en las temperaturas 284–286 K. Por último, el porcentaje

de nodos conectados muestra alta variabilidad en la fase I pero con una tendencia general ascendente; en la fase II los valores son más estables; y en la fase III, se observa una tendencia ligeramente descendente a medida que aumenta la temperatura.

A partir de las redes individuales generadas para cada punto del gradiente térmico, se construyeron redes multicapa correspondientes a cada una de las tres fases del sistema (Anexos 11.2.1–11.2.3). Cada multicapa fue conformada por tres capas que representan las temperaturas extremas y un punto intermedio del gradiente: 278 K, 288 K y 298 K. Estas redes fueron visualizadas y analizadas con ayuda del software Cytoscape (Shannon et al., 2003), lo que permitió examinar la organización estructural de cada capa, así como identificar patrones de reorganización a lo largo del gradiente térmico. Posteriormente, se evaluaron a través de un conjunto de métricas topológicas que permitieron cuantificar el comportamiento de las comunidades simuladas en cada fase (Tablas 3–5).

La red generada para la fase 1 (Anexo 11.2.1), correspondiente a interacciones de baja magnitud, exhibe una creciente desconexión estructural a lo largo del gradiente térmico. En la capa correspondiente a la temperatura más baja, se observa un clúster hiperconectado, que pierde progresivamente sus componentes conforme aumenta la temperatura. Paralelamente, emergen pequeñas asociaciones entre dos o tres especies. Este patrón revela una fragmentación evidente en la comunidad.

En la fase 2 (Anexo 11.2.2), donde las interacciones tienen una magnitud media se observa una estructura más dinámica. La primera capa muestra al menos cuatro agrupaciones principales, que se disgran en la capa intermedia. En esta, solo una de las agrupaciones mantiene conectividad, aunque reducida. Sin embargo, en la temperatura máxima, los conglomerados iniciales reaparecen, más robustos debido a la integración de nuevas especies

en cada agrupación. Este patrón sugiere cierta capacidad de reorganización a medida que avanza el gradiente térmico.

En la fase 3 (Anexo 11.2.3), caracterizada por interacciones de alta fuerza y variabilidad, se observan al menos seis agrupaciones iniciales. A lo largo del gradiente térmico, estas experimentan modificaciones notables, incluyendo reestructuraciones internas, fusiones entre conglomerados y la aparición o disolución de nuevas asociaciones. La composición de los conglomerados cambia considerablemente entre capas, indicando una elevada dinámica de reconfiguración estructural.

Tabla 2. Métricas utilizadas en el análisis de redes	
Métrica	Significado
Número de nodos	Número de componentes dentro del sistema (Flores de la Mota, 2023)
Número de aristas (conexiones)	Número total de interacciones entre los nodos (Flores de la Mota, 2023)
Promedio de nodos vecinos	Indicador de la conectividad promedio de la red (Barrat et al. 2004)
Diámetro de la red	Distancia más larga entre dos nodos dentro de la red (Barrat et al. 2004)
Radio de la red	Distancia mínima desde un nodo hacia el resto dentro de la red (Barrat et al. 2004)
Longitud de ruta característica	Promedio de las rutas más cortas entre todos los pares posibles de nodos en una red (Flores de la Mota, 2023)
Coeficiente de agrupamiento	Mide el grado de agrupamiento de los nodos de una red (Hansen et al. 2020)
Densidad de la red	Número de conexiones entre los nodos de una red (Bedru et al. 2020)

Heterogeneidad de la red	Refleja la tendencia de una red a contener nodos centrales; un valor bajo indica homogeneidad en el número de conexiones (Hansen et al. 2020)
Centralización de la red	Indica el grado de centralidad dentro de la red (Rodrigues, 2019)
Componentes conectados	Medida de la conectividad global de la red: valores bajos denotan alta conectividad, mientras que valores altos reflejan fragmentación estructural (Rodrigues, 2019).

**Tabla 3. Métricas por capa de la red conjunta LVT fase 1**

LVT1			
Métrica	278	288	298
Número de nodos	50	50	50
Número de aristas (conexiones)	58	42	29
Promedio de nodos vecinos	10	7	5
Diámetro de la red	1	1	1
Radio de la red	1	1	1
Longitud de ruta característica	1	1	1
Coeficiente de agrupamiento	1	1	1
Densidad de la red	1	1	1
Heterogeneidad de la red	0	0	0
Centralización de la red	0	0	0
Componentes conectados	37	34	36

**Tabla 4. Métricas por capa de la red conjunta LVT fase 2**

LVT2			
Métrica	278	288	298
Número de nodos	50	50	50
Número de aristas (conexiones)	29	9	66
Promedio de nodos vecinos	4	3	9
Diámetro de la red	1	1	1

<b>Radio de la red</b>	1	1	1
<b>Longitud de ruta característica</b>	1	1	1
<b>Coeficiente de agrupamiento</b>	1	1	1
<b>Densidad de la red</b>	1	1	1
<b>Heterogeneidad de la red</b>	0	0	0
<b>Centralización de la red</b>	0	0	0
<b>Componentes conectados</b>	37	44	33

**Tabla 5. Métricas por capa de la red conjunta LVT fase 3**

<b>LVT3</b>			
<b>Métrica</b>	<b>278</b>	<b>288</b>	<b>298</b>
<b>Número de nodos</b>	50	50	50
<b>Número de aristas (conexiones)</b>	48	31	31
<b>Promedio de nodos vecinos</b>	5	6	5
<b>Diámetro de la red</b>	1	1	1
<b>Radio de la red</b>	1	1	1
<b>Longitud de ruta característica</b>	1	1	1
<b>Coeficiente de agrupamiento</b>	1	1	1
<b>Densidad de la red</b>	1	1	1
<b>Heterogeneidad de la red</b>	0	0	0
<b>Centralización de la red</b>	0	0	0
<b>Componentes conectados</b>	29	37	36

En la red correspondiente a la fase I (Tabla 3), el número de conexiones disminuye con el aumento de temperatura, pasando de 58 en 278 K a 29 en 298 K. Esta disminución se refleja también en el número promedio de nodos vecinos, que desciende de 10 a 5. A pesar de estos cambios, las métricas globales como el diámetro, radio, longitud ruta característica, coeficiente de agrupamiento, densidad, heterogeneidad y centralización permanecen constantes con valores fijos (predominantemente igual a 1 o 0). El número de componentes conectados se mantiene alto en todas las capas, con valores de 37, 34 y 36, lo que indica una fuerte fragmentación de la red.

En la fase II (Tabla 4) se observa una dinámica diferente. El número de conexiones disminuye inicialmente (de 29 en 278 K a 9 en 288 K), seguido de un aumento considerable a 66 conexiones en 298 K. El número promedio de nodos vecinos sigue una tendencia similar. El número de componentes conectados también varía de manera más marcada, con un incremento a 44 en 288 K seguido de una disminución a 33 en 298 K. Las métricas globales permanecen invariables, como en la fase 1.

La fase III (Tabla 5) presenta una configuración más estable en cuanto a número de conexiones, que oscila entre 48 y 31, y el número promedio de nodos vecinos se mantiene relativamente constante (entre 5 y 6). El número de componentes conectados varía moderadamente (29, 37 y 36), sin un patrón definido. Nuevamente, las métricas globales son constantes entre capas.

## **8.2 Modelo Lotka-Volterra con efecto de temperatura y pH**

Una vez incorporado el efecto del pH sobre la tasa máxima de crecimiento en el modelo Lotka-Volterra, se realizaron nuevas simulaciones que integran las variaciones de temperatura y pH sobre una comunidad compuesta por 50 especies. Estas simulaciones se organizaron nuevamente en las tres fases antes descritas, cada una con su respectiva matriz de interacción. A partir de los datos obtenidos, se construyeron las redes ecológicas para cada punto de un nuevo gradiente ambiental, que abarca desde los 278 K hasta los 307 K. Posteriormente, se calcularon las métricas estructurales previamente descritas (Figuras 11–19), con el fin de evaluar los cambios en la configuración de las comunidades bajo escenarios ambientales más complejos.

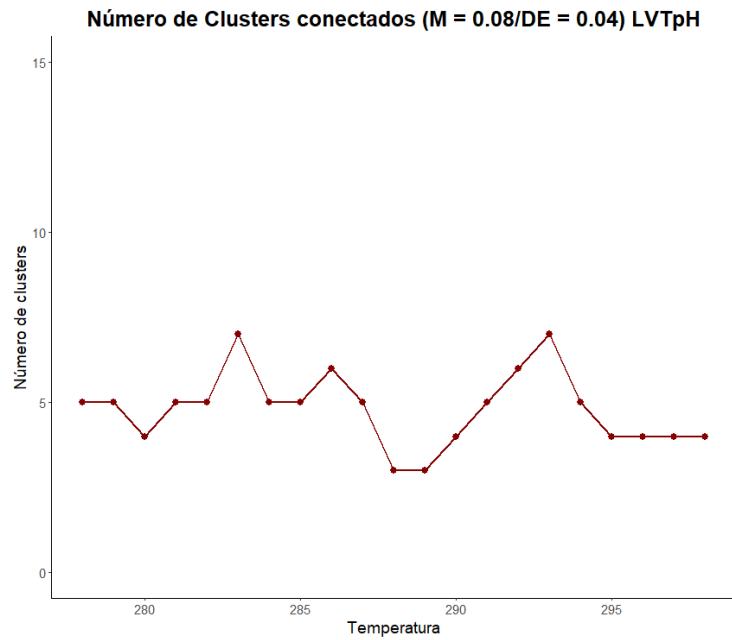


Figura 11. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.

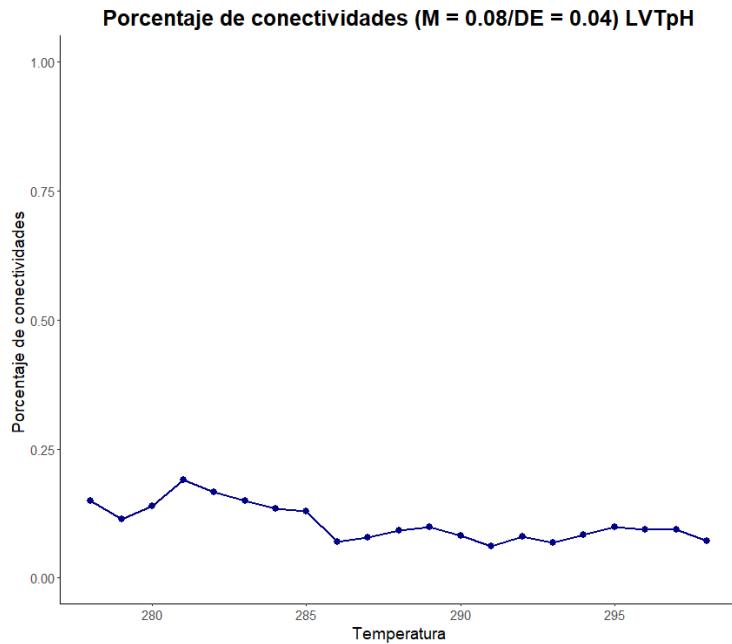


Figura 12. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia) del modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.

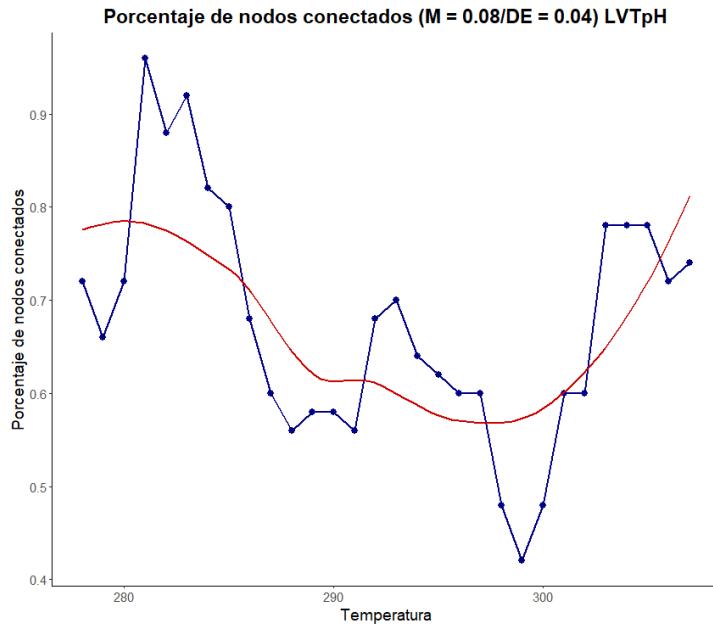


Figura 13. Porcentaje de nodos conectados en redes pertenecientes a la fase 1 (completa coexistencia) del modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH. La línea discontinua corresponde a la media de los valores registrados, y la curva roja muestra la tendencia de la variable en función de la temperatura.

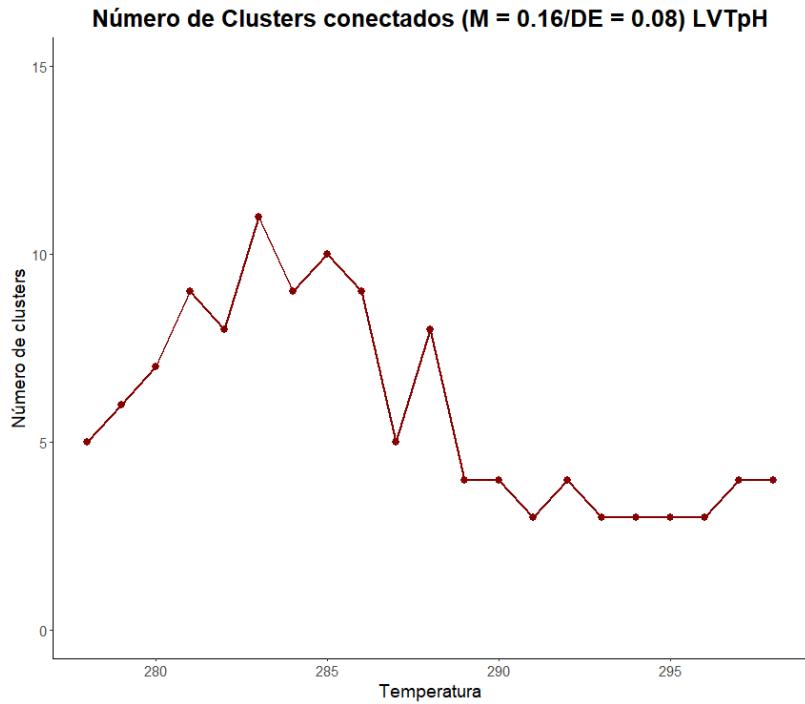


Figura 14. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.

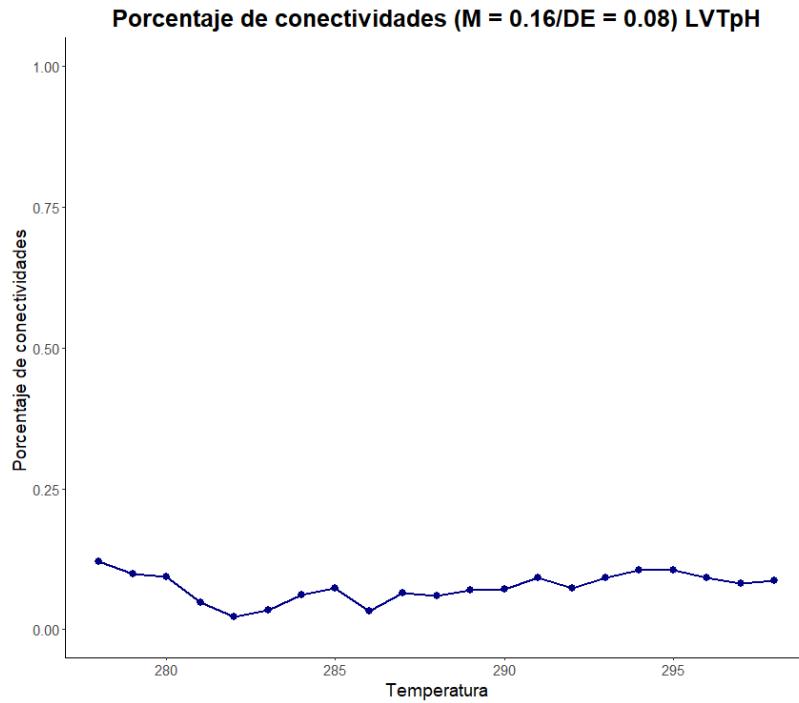


Figura 15. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.

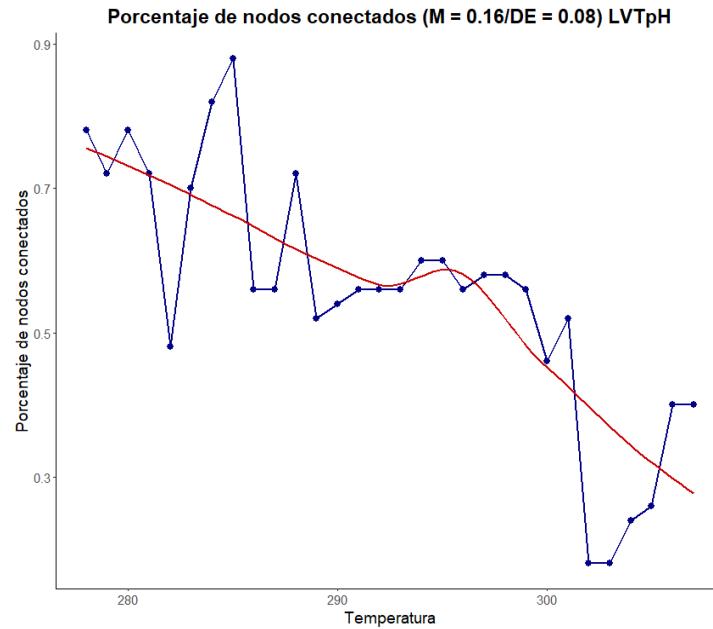


Figura 16. Porcentaje de nodos conectados en redes pertenecientes a la fase 2 (coexistencia parcial). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH. La línea discontinua corresponde a la media de los valores registrados, y la curva roja muestra la tendencia de la variable en función de la temperatura.

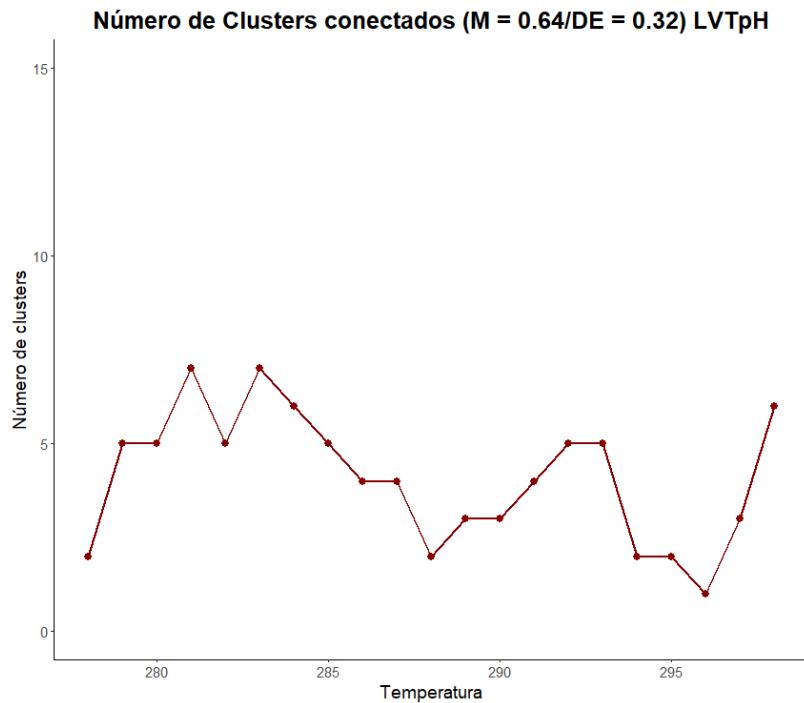


Figura 17. Número de conglomerados conectados en redes pertenecientes a la fase 3 (fluctuaciones en la estabilidad de la comunidad). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.

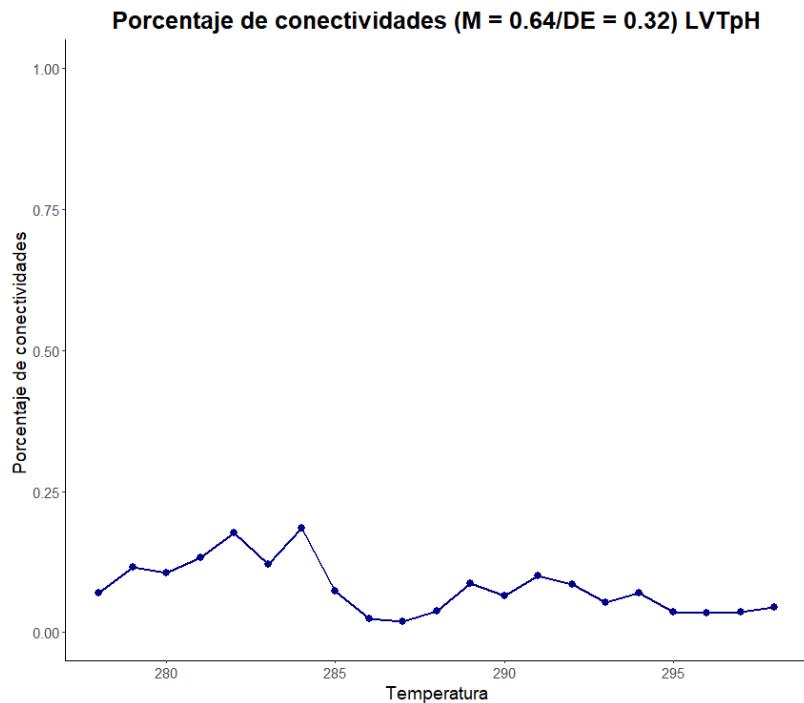


Figura 18. Porcentaje de conectividades en redes pertenecientes a la fase 3 (fluctuaciones en la estabilidad de la comunidad). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH.

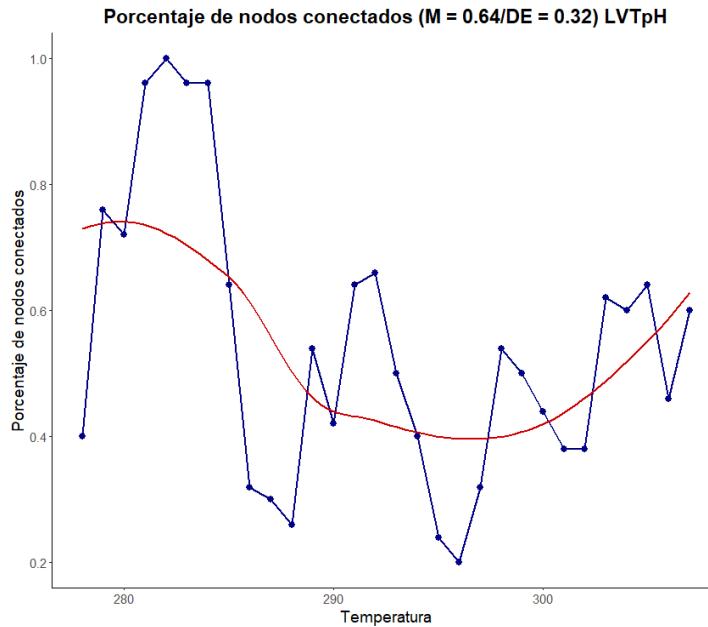


Figura 19. Porcentaje de nodos conectados en redes pertenecientes a la fase 3 (fluctuaciones en la estabilidad de la comunidad). Modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH. La línea discontinua corresponde a la media de los valores registrados, y la curva roja muestra la tendencia de la variable en función de la temperatura.

En la fase I (Figura 11), el número de conglomerados conectados en la comunidad permanece relativamente constante a lo largo del gradiente térmico, con una variación menor en comparación con su análogo del modelo Lotka-Volterra que considera solo temperatura. Se observan caídas marcadas en el número de conglomerados en las temperaturas de 288 K y 289 K, pero en general la red mantiene una estructura estable. En la fase II (Figura 14), el número de conglomerados es mayor en las temperaturas más bajas, alcanzando hasta 11 conglomerados conectados. Sin embargo, esta tendencia decrece progresivamente a partir de los 288 K, sin una recuperación posterior, alcanzando los valores más bajos de conectividad estructural en la comunidad. En la fase 3 (Figura 17), se observa la mayor variabilidad en el número de conglomerados conectados. A lo largo del gradiente, estos aumentan y disminuyen frecuentemente, reflejando una estructura menos estable. Este comportamiento es similar al observado en el modelo que considera únicamente el efecto de la temperatura.

Respecto al porcentaje de conectividades, en la fase I (Figura 12), se observa un valor elevado al inicio del gradiente térmico, que disminuye de forma sostenida conforme aumenta la temperatura. En la fase II (Figura 15), el porcentaje se mantiene relativamente constante, con un ligero aumento hacia las temperaturas más altas. En la fase III (Figura 18), las conectividades oscilan considerablemente, aunque siguen una tendencia decreciente a partir de los 285 K.

En cuanto al porcentaje de nodos conectados, se observa la mayor variación entre fases. En la fase I (Figura 13) y la fase III (Figura 19), se presenta una curva en forma de “U”: los valores iniciales son altos, disminuyen a medida que avanza el gradiente térmico y de pH, y luego aumentan nuevamente. En contraste, la fase II (Figura 16) muestra una disminución progresiva del porcentaje de nodos conectados, alcanzando su valor más bajo en la temperatura 307 K.

Con base en las gráficas de porcentaje de nodos conectados (Figuras 13, 16 y 19), se seleccionaron cuatro temperaturas representativas para la construcción de una red multicapa por fase (Anexos 11.2.4–11.2.6). Estas temperaturas fueron elegidas por reflejar transiciones estructurales significativas en la comunidad simulada, de acuerdo con las tendencias identificadas en las métricas. Cada una corresponde a lo que se clasificó como un evento ecológico clave, al representar momentos de pérdida, reorganización o recuperación de conectividad entre especies, como se resume en la Tabla 6.

<b>Tabla 6. Relación evento-capa por fase de estudio</b>			
<b>Evento ecológico clave</b>	<b>LVTpH1 (0.08/0.04)</b>	<b>LVTpH2 (0.16/0.08)</b>	<b>LVTpH3 (0.64/0.32)</b>
<b>Punto con alta conectividad</b>	281 K	285 K	282 K
<b>Descenso en la conectividad</b>	286 K	289 K	285 K
<b>Colapso en la conectividad</b>	299 K	302 K	296 K
<b>Intento de recuperación en el sistema</b>	305 K	306 K	302 K

La red multicapa correspondiente a la fase I (Anexo 11.2.4) exhibe un comportamiento dinámico a lo largo del gradiente térmico y de pH. En la primera capa (281 K), se observa una estructura compuesta por múltiples conglomerados densamente conectados. Esta configuración se disgrega en la segunda capa (286 K), donde varias agrupaciones pierden cohesión mientras emergen nuevas asociaciones entre especies. En la tercera capa (299 K), el sistema alcanza su punto de mayor desconexión, fragmentación y pérdida de relaciones simbióticas funcionales. Sin embargo, en la cuarta capa (305 K), se evidencia una recuperación parcial pues reaparecen varios de los conglomerados originales, aunque con menor densidad de conexiones. Este patrón sugiere una reorganización de la comunidad, así como la persistencia parcial de las agrupaciones iniciales.

En el caso de la fase II (Anexo 11.2.5), la comunidad muestra una fragmentación temprana y marcada. La primera capa (285 K) presenta al menos diez pequeños conglomerados, los cuales se reducen drásticamente a tres en la segunda capa (289 K). En la tercera capa (302 K), la red colapsa hacia un único clúster, indicando una fuerte pérdida de conectividad. Finalmente, en la cuarta capa (306 K), se forman dos nuevos conglomerados, ambos con una cantidad considerable de especies y conexiones, lo que evidencia una reorganización estructural distinta a la observada en fases previas.

Por último, la fase III (Anexo 11.2.6) presenta una evolución estructural que combina rasgos de las fases anteriores. Inicia con cinco conglomerados interconectados en la primera capa (282 K), los cuales comienzan a desintegrarse parcialmente en la segunda capa (285 K), donde aún se observa un rastro de la configuración original. En la tercera capa (296 K), la mayoría de los conglomerados desaparecen, exceptuando uno. Sin embargo, en la cuarta capa (302 K), dicho clúster se disuelve y emerge una nueva agrupación altamente densa, conformada por 19 especies, lo que representa una recuperación notable en la cohesión del sistema.

Al igual que en el modelo previo, cada una de las capas que conforman las redes multicapa fue analizada mediante el software Cytoscape (Shannon et al., 2003), con el objetivo de calcular las métricas topológicas correspondientes. Este análisis permitió cuantificar el comportamiento estructural de las comunidades simuladas en cada fase, bajo el efecto combinado de temperatura y pH (Tablas 7-9).

**Tabla 7. Métricas por capa de la red conjunta LVTpH fase 1**

LVTpH1				
Métrica	281	286	299	305
<b>Número de nodos</b>	50	50	50	50
<b>Número de aristas (conexiones)</b>	243	89	82	116
<b>Promedio de nodos vecinos</b>	14	8	9	10
<b>Diámetro de la red</b>	1	1	1	1
<b>Radio de la red</b>	1	1	1	1
<b>Longitud de ruta característica</b>	1	1	1	1
<b>Coeficiente de agrupamiento</b>	1	1	1	1
<b>Densidad de la red</b>	1	1	1	1
<b>Heterogeneidad de la red</b>	0	0	0	0
<b>Centralización de la red</b>	0	0	0	0
<b>Componentes conectados</b>	7	22	32	18

<b>Tabla 8. Métricas por capa de la red conjunta LVTpH fase 2</b>				
<b>LVTpH2</b>				
<b>Métrica</b>	<b>285</b>	<b>289</b>	<b>302</b>	<b>306</b>
<b>Número de nodos</b>	50	50	50	50
<b>Número de aristas (conexiones)</b>	94	89	36	73
<b>Promedio de nodos vecinos</b>	8	9	8	8
<b>Diámetro de la red</b>	1	1	1	1
<b>Radio de la red</b>	1	1	1	1
<b>Longitud de ruta característica</b>	1	1	1	1
<b>Coeficiente de agrupamiento</b>	1	1	1	1
<b>Densidad de la red</b>	1	1	1	1
<b>Heterogeneidad de la red</b>	0	0	0	0
<b>Centralización de la red</b>	0	0	0	0
<b>Componentes conectados</b>	16	28	42	33

<b>Tabla 9. Métricas por capa de la red conjunta LVTpH fase 3</b>				
<b>LVTpH3</b>				
<b>Métrica</b>	<b>282</b>	<b>285</b>	<b>296</b>	<b>302</b>
<b>Número de nodos</b>	50	50	50	50
<b>Número de aristas (conexiones)</b>	225	94	45	171
<b>Promedio de nodos vecinos</b>	9	9	9	18
<b>Diámetro de la red</b>	1	1	1	1
<b>Radio de la red</b>	1	1	1	1
<b>Longitud de ruta característica</b>	1	1	1	1
<b>Coeficiente de agrupamiento</b>	1	1	1	1
<b>Densidad de la red</b>	1	1	1	1
<b>Heterogeneidad de la red</b>	0	0	0	0
<b>Centralización de la red</b>	0	0	0	0
<b>Componentes conectados</b>	5	23	41	32

En la fase I, la red inicia con una alta conectividad (243 conexiones a 281 K), que disminuye progresivamente a medida que aumenta la temperatura (82

conexiones a 299 K), aunque presenta una recuperación parcial en la última capa (116 conexiones a 305 K). Asimismo, la fragmentación de la red (denotada por el número de componentes conectados) aumenta en las condiciones intermedias (pasa de 7 a 32 componentes conectados en 299 K), lo que sugiere un debilitamiento de la cohesión estructural, seguido de una reconexión parcial en la capa final (18 componentes a 305 K).

La fase II muestra un comportamiento más inestable. La conectividad es baja desde el inicio (94 conexiones a 285 K) y se reduce aún más a 302 K (36 conexiones), sin señales de reorganización. El número de componentes conectados aumenta considerablemente hasta 42 en esa misma capa, lo que refleja una red altamente fragmentada frente al estrés ambiental. Aunque este valor disminuye a 33 componentes en la última capa (306 K), el sistema no logra recuperar su cohesión inicial y presenta una fragmentación mayor a la de la fase anterior. En este caso, la diferencia entre el número de componentes conectados al inicio y al final es de 17 unidades, superando la variación observada en la fase I.

En contraste, la fase III exhibe una dinámica estructural distinta. La red inicia con una alta conectividad (225 conexiones a 282 K), que disminuye bruscamente en 296 K (45 conexiones), pero muestra una recuperación sustancial en la capa final (171 conexiones en 302 K), similar a lo observado en la fase I. Este patrón también se refleja en la fragmentación de las redes: la temperatura inicial presenta solo 5 componentes conectados, lo que indica baja fragmentación en la comunidad, pero este valor aumenta drásticamente a 41 componentes en 296 K, para luego disminuir a 32 en la última capa. Sin embargo, la diferencia entre los valores inicial (5 componentes) y final (32 componentes) de la fase III es de 27 unidades, lo que sugiere que, aunque existe una capacidad de reorganización, la resiliencia estructural es considerablemente menor en comparación con la fase I, que finaliza con una diferencia de solo 11 unidades (de 7 en 281 K a 18 en 305 K), o la fase II, que presenta una variación intermedia de 17 unidades (de 16 en 285 K a 33 en 306 K).

## 9. Discusión

### 9.1 Dinámica estructural de redes bajo gradiente térmico

El comportamiento estructural de la comunidad varía notablemente en función de dos factores principales: la intensidad de las interacciones entre los miembros de la comunidad y el tipo de estímulo ambiental. Estas diferencias se observan con claridad en las redes multicapa. En las fases sometidas exclusivamente a la variación del gradiente térmico, se observa una tendencia general hacia la fragmentación progresiva a medida que aumenta la temperatura. Asimismo, la resiliencia y plasticidad estructural aumentan conforme la fuerza y variabilidad de las interacciones interespecíficas se incrementan.

En la fase I, la red presenta una alta fragmentación desde el inicio, lo que lleva a la formación de múltiples conglomerados pequeños y aislados. Este patrón sugiere una baja resiliencia comunitaria frente al incremento térmico de la simulación. Al tratarse de una fase con interacciones débiles, las asociaciones entre especies son efímeras y son deshechas con facilidad. La ausencia de mecanismos evidentes de reorganización o sustitución funcional implica que la red no logra adaptarse al estrés térmico, lo que posiciona a esta fase como la más frágil y menos resiliente de este primer modelo.

La fase II exhibe un patrón estructural más dinámico. A pesar de experimentar una caída abrupta en la conectividad a 288 K, la comunidad logra una reorganización parcial en la última capa. La reaparición de agrupaciones presentes al inicio de la simulación, integradas después por un mayor número de especies, sugiere una respuesta adaptativa frente a la perturbación térmica. Aunque la red se fragmenta, también muestra capacidad de recuperación y reconfiguración, lo cual puede interpretarse como un aumento en la resiliencia ecológica, facilitada por interacciones más fuertes y variables que las observadas en la fase anterior.

Asimismo, la fase III exhibe la mayor resiliencia y plasticidad estructural de las tres configuraciones de este primer modelo. En esta fase, las asociaciones entre especies son lo suficientemente fuertes y variables para resistir los efectos del gradiente térmico, al mismo tiempo que permiten una constante reorganización de la red. Esta capacidad de reestructuración continua refleja una comunidad altamente resiliente, que no colapsa ni se fragmenta de forma irreversible, sino que se transforma activamente en respuesta a las condiciones cambiantes. Aquí las agrupaciones logran adaptarse de forma dinámica, lo que contrasta con la fragilidad observada en la fase I de este modelo.

## **9.2 Efecto combinado de temperatura y pH**

La incorporación de pH al modelo modifica sustancialmente la dinámica estructural de las redes en cada una de las fases. Bajo el efecto aditivo de estos estímulos, las fases muestran un comportamiento inverso al expuesto en el modelo que incorpora únicamente el gradiente térmico.

En la fase I, la red muestra una capacidad parcial de recuperación de las conectividades tras la perturbación térmica. A lo largo del gradiente, los conglomerados formados inicialmente se desintegran, reagrupan o desaparecen; sin embargo, algunas de estas conexiones, aunque inicialmente perdidas, logran reemergir al final de la simulación. Esto sugiere una forma de memoria ecológica en la que ciertas configuraciones simbióticas son preservadas a lo largo del gradiente. Esto contrasta con el comportamiento de esta fase en el modelo anterior, donde la comunidad perdía cohesión de manera irreversible, fragmentándose sin capacidad de regenerar conexiones.

La fase III representa lo opuesto. Esta red presenta relaciones más fuertes y complejas, evidenciadas en la densidad de las conexiones entre agrupaciones de la comunidad. No obstante, conforme el gradiente térmico aumenta las agrupaciones se disgregan, exhibiendo mayores fluctuaciones estructurales y una pérdida significativa de conectividad en capas con termicidad mayor. Este resultado sugiere que una red con excesiva densidad de vínculos puede

volverse rígida y con poca plasticidad, características que dificultan la adaptación de la comunidad y pueden comprometer su capacidad de reorganización. Esta rigidez en consecuencia puede volver a las comunidades frágiles ante el estrés ambiental.

Finalmente, la fase II representa un punto intermedio, donde la comunidad es capaz de fragmentarse y posteriormente reorganizarse parcialmente. Sin embargo, no alcanza el nivel de resiliencia ni la plasticidad estructural observadas en la Fase I. Este comportamiento puede reflejar la importancia del equilibrio entre la fuerza de las interacciones y la flexibilidad estructural en la configuración de comunidades resilientes frente al cambio ambiental

### **9.3 Relación con la teoría complejidad–estabilidad**

El comportamiento de la comunidad muestra diferencias marcadas en función del modelo. La fase III, caracterizada por tener relaciones más fuertes, complejas y variables, manifiesta un comportamiento resiliente y con baja fragmentación bajo el modelo térmico. Sin embargo, cuando se incorpora el efecto aditivo del gradiente térmico y del pH, esta misma fase se transforma en aquella donde las interacciones limitan la flexibilidad de la comunidad, lo que compromete su reorganización y potencialmente limitando su respuesta adaptativa.

Estas diferencias sugieren que la resiliencia estructural de una comunidad no depende únicamente de la fortaleza de las interacciones entre los miembros, sino también del efecto combinado que factores ambientales como el pH y la temperatura tienen sobre su configuración. De forma aislada, la temperatura representa un estímulo que induce una rápida fragmentación y reorganización de las comunidades, provocando un número considerable de pérdidas de conectividad en las fases con interacciones débiles. En contraste, su efecto conjunto con el pH genera una respuesta más gradual de la comunidad frente a perturbaciones; lo cual sugiere que la incorporación del pH en el modelo

Lotka-Volterra actúa como un filtro ambiental que permite la pérdida paulatina de conexiones, en lugar de la disrupción abrupta observada cuando sólo interviene la temperatura.

Asimismo, la capacidad de recuperación mostrada en las simulaciones del modelo con pH coincide con la dinámica observada en ecosistemas oceánicos donde las comunidades se reorganizan hacia estados de estabilidad alternativos una vez que los cambios ambientales superan su punto de inflexión (Zobell & Conn, 1940). En este contexto, el efecto aditivo de la temperatura y el pH no necesariamente conducen al colapso de la comunidad, sino a una transición hacia una configuración estable. Desde una perspectiva funcional, la presencia de interacciones débiles junto con un filtro ambiental como el pH favorece que la comunidad no colapse ante perturbaciones, sino que reorganice su arquitectura para mantener cierta integridad ecológica a lo largo del gradiente ambiental.

Estos hallazgos son consistentes con la teoría sobre la relación complejidad-estabilidad en redes ecológicas. May (1973) demostró que los sistemas complejos con interacciones fuertes tienden a ser menos estables que los sistemas simples. Estudios posteriores han mostrado que la coexistencia entre los miembros de una comunidad es más probable cuando predominan interacciones débiles, estableciendo la necesidad dentro de los sistemas de tener muchas conexiones débiles y pocas fuertes (Kokkoris et al., 2002; Koch et al., 2024). Esto promueve la estabilidad al permitir la persistencia de múltiples especies mediante mecanismos de compensación y modularidad (Koch et al., 2024).

#### **9.4 Microbiota central como eje de la resiliencia comunitaria**

Otro elemento de interés dentro del sistema es la aparente presencia de una microbiota central, especialmente observable en las redes correspondientes al modelo que incorpora el efecto del pH. En estas fases se identifica un conjunto de especies que podría considerarse el núcleo de la comunidad. Dichas

especies, que reaparecen a lo largo del gradiente térmico, parecen sostener la organización basal de las redes y concentran la mayoría de los cambios estructurales observados durante las simulaciones.

La existencia de una microbiota central se ha documentado en distintos entornos y se ha propuesto que su presencia es fundamental para sostener la estabilidad y las funciones ecosistémicas, ya que estas especies suelen desempeñar un papel clave en procesos biológicos esenciales, como los ciclos de nutrientes, la producción primaria o la descomposición de materia orgánica (Krabberød et al., 2022; Banerjee et al., 2018). Shade y Handelsman (2012) sugieren que el concepto de núcleo no debe limitarse a la presencia recurrente de determinados taxones dentro de un ecosistema, sino que debe incorporar las interacciones ecológicas que sustentan la organización comunitaria. Este concepto de microbiota central o núcleo coincide con lo observado en el modelo aquí descrito, donde las especies centrales no sólo persisten a lo largo del gradiente térmico, sino que además concentran los principales cambios topológicos de la red. De manera complementaria, Banerjee et al. (2018) demostraron que la presencia de taxones clave o *keystone taxa* desempeña un papel clave en la estabilidad y el funcionamiento del microbioma, esto podría sugerir que las especies del núcleo identificado podrían cumplir una función análoga.

La presencia de esta microbiota central podría actuar como un mecanismo amortiguador que contribuye a mantener la integridad de la comunidad frente a los estímulos ambientales. Incluso cuando progresá la desconexión de la red, se observa una tendencia a recuperar interacciones previas, características de los estados más estables. En otras palabras, la microbiota central facilita la transición hacia estados alternativos de estabilidad al conservar parte de la funcionalidad del sistema pese a las perturbaciones ambientales. Este comportamiento es consistente con lo reportado en ecosistemas marinos, donde los núcleos microbianos sostienen funciones ecológicas esenciales y

favorecen la resiliencia frente a variaciones ambientales (Pita et al., 2018; Krabberød et al., 2022).

## 10. Conclusión

El análisis de las redes multicapa basadas en el modelo Lotka-Volterra evidencia que la dinámica estructural de la comunidad microbiana está fuertemente modulada por la interacción entre temperatura y pH. Mientras que la temperatura, de forma aislada, induce la fragmentación abrupta y reorganización de las redes, la incorporación del pH genera un efecto amortiguador que permite una pérdida gradual de la conectividad en las redes. Este comportamiento sugiere que la resiliencia de la comunidad no depende exclusivamente de la fortaleza de las interacciones entre sus miembros, sino también del papel modulador de factores ambientales que, como el pH en este modelo, pueden actuar como filtros ecológicos.

Estos resultados respaldan la teoría de que los sistemas con predominio de interacciones débiles presentan mayor estabilidad estructural, lo que permite la resiliencia de la comunidad a través de mecanismos de compensación y modularidad derivados de la fortaleza o debilidad de las interacciones. La evidencia obtenida indica que existe una relación entre la resiliencia de la comunidad y la fortaleza de las interacciones, así como la presencia de filtros ambientales que promueven la reconfiguración de la comunidad lo que la vuelve capaz de resistir perturbaciones sin colapsar y mantener la integridad funcional del sistema.

Este es el primer estudio que integra de manera conjunta el efecto de la temperatura y el pH sobre la tasa de crecimiento microbiana, así como su relación con las perturbaciones sobre la configuración estructural de comunidades microbianas en el océano. El modelo propuesto puede utilizarse para evaluar las implicaciones que factores abióticos, modificados como consecuencia del calentamiento global, pueden tener sobre consorcios microbianos, lo que permite analizar el impacto potencial que fenómenos

climáticos como la acidificación oceánica o el aumento de la temperatura tienen sobre microbiota marina.

La identificación de potenciales cambios abruptos en la configuración de las comunidades microbianas, como parte de la implementación del modelo y la inferencia de redes, sugiere la posibilidad de anticipar colapsos ecológicos en comunidades complejas. Este enfoque puede ser utilizado como herramienta análoga a los biomarcadores de red dinámicos, que son genes o moléculas utilizados comúnmente para la identificación de estados de transición críticos en la progresión de enfermedades (Aihara et al., 2022). Dichos biomarcadores permiten identificar de manera temprana la entrada hacia estados irreversibles lo que facilita la elección de tratamientos adecuados (Han et al., 2022). De forma paralela, el modelo propuesto puede funcionar como una herramienta predictiva para reconocer transiciones críticas en comunidades microbianas y facilitar el diseño e implementación de estrategias de mitigación tempranas como la restauración de hábitats antes de que se produzcan pérdidas irreversibles de biodiversidad.

Resulta imprescindible la integración de factores abióticos adicionales asociados al cambio climático dentro del modelo aquí propuesto, esta incorporación de variables representa el enriquecimiento necesario para su potencial aplicación práctica. Asimismo, la integración del modelo con datos ómicos puede favorecer y mejorar la precisión de las predicciones al vincular la respuesta de las comunidades con procesos metabólicos específicos. Esto permitiría identificar cuál es el efecto combinado de las variaciones de temperatura y el pH sobre la síntesis de moléculas clave involucradas en los ciclos biogeoquímicos y con ello determinar, con una visión más completa, el grado de perturbación ambiental inducido por el cambio climático. En este contexto, el modelo propuesto podría convertirse en una herramienta de apoyo importante para la conservación marina y la evaluación de la resiliencia marina.

Más allá del ámbito ecológico, el modelo aquí presentado ofrece potencial de aplicación en otras áreas como la biotecnología, donde su uso podría contribuir a optimizar las condiciones de pH y temperatura para mantener la estabilidad de comunidades productoras de compuestos de interés biotecnológico, como biocombustibles o agentes degradadores de contaminantes. En conjunto, los resultados obtenidos y la metodología utilizada establecen un precedente importante para la exploración de interacciones simbióticas y la predicción del comportamiento de comunidades microbianas bajo el escenario actual del cambio climático.

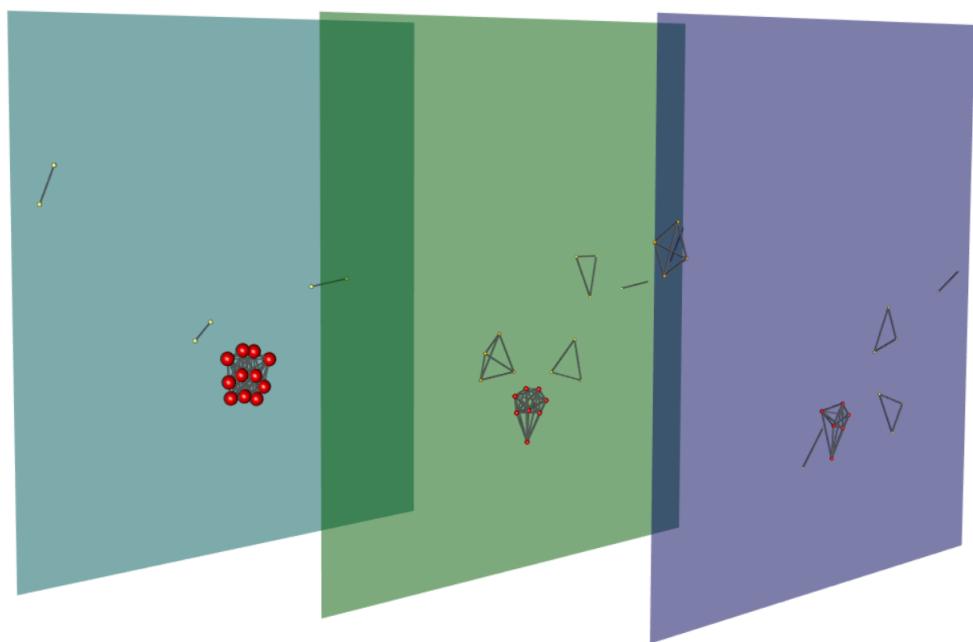
## 11. Anexos

### 11.1 Liga al código

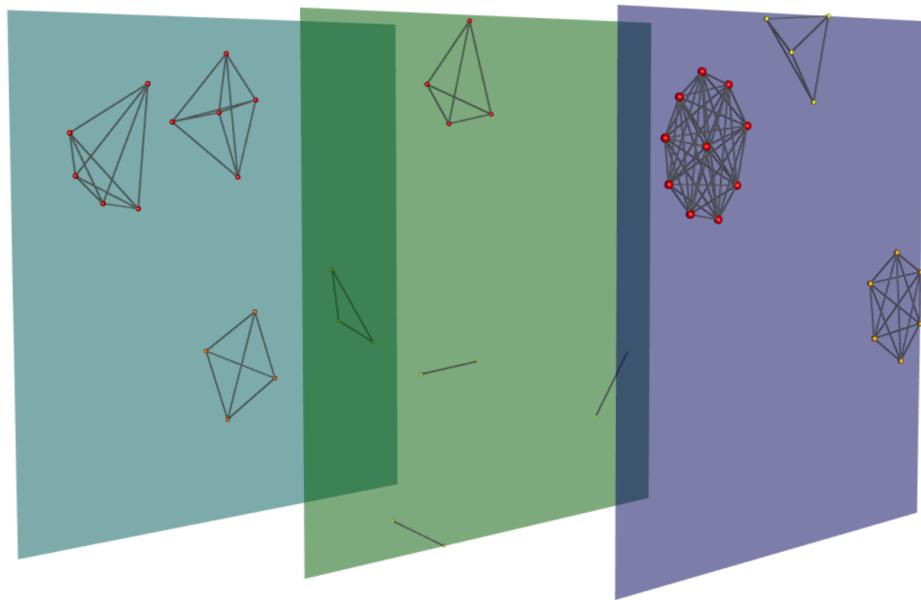
El código desarrollado para este trabajo puede ser consultado a través de la plataforma Github por medio del siguiente enlace:  
[https://github.com/may-pixxy/tesis\\_licenciatura.git](https://github.com/may-pixxy/tesis_licenciatura.git)

### 11.2 Anexos Gráficos

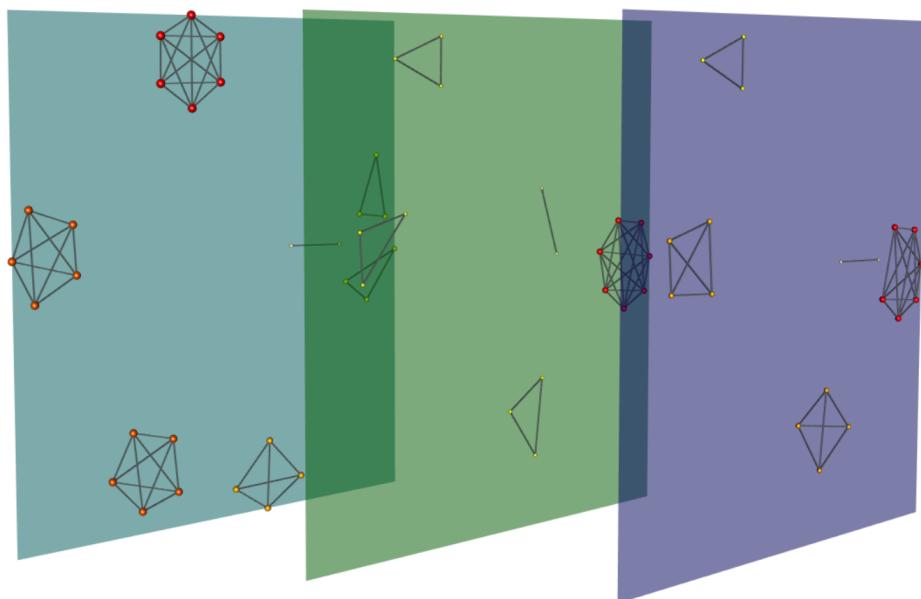
Anexo 11.2.1 Red multicapa perteneciente a la fase 1 (completa coexistencia) del modelo Lotka-Volterra con temperatura. Donde la capa cyan corresponde a la temperatura 278 K, la verde a la temperatura 288 K y morada a la temperatura 298 K.



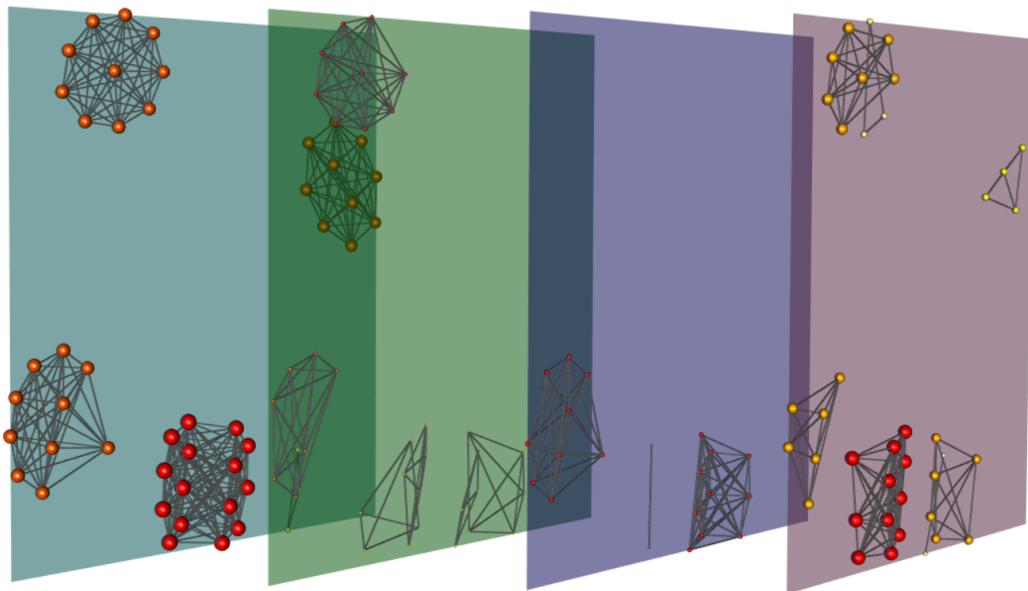
Anexo 11.2.2 Red multicapa perteneciente a la fase 2 (coexistencia parcial) del modelo Lotka-Volterra con temperatura. Donde la capa cyan corresponde a la temperatura 278 K, la verde a la temperatura 288 K y morada a la temperatura 298 K.



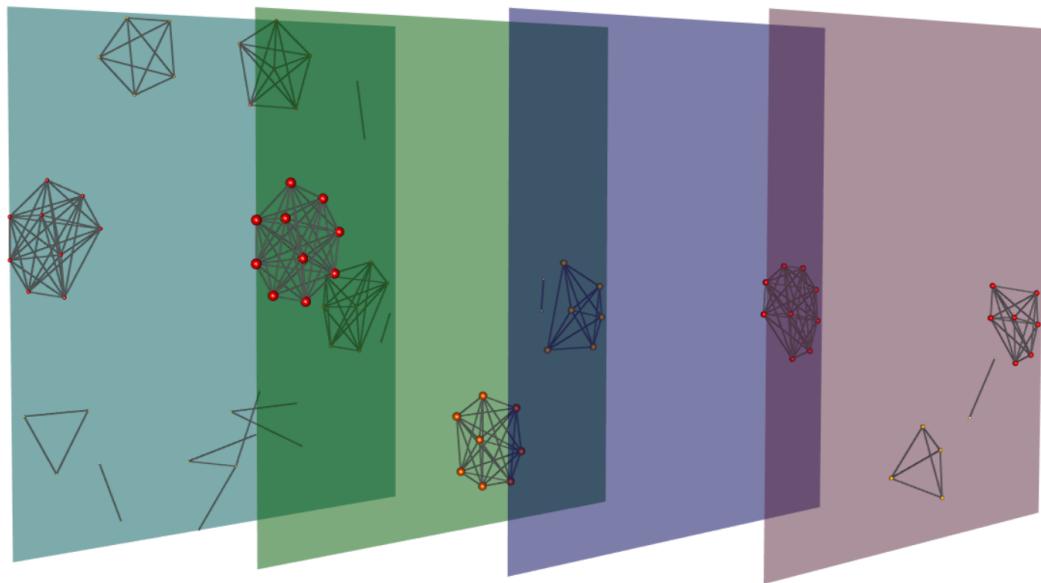
Anexo 11.2.3 Red multicapa perteneciente a la fase 3 (fluctuaciones en la coexistencia de la comunidad) del modelo Lotka-Volterra con temperatura. Donde la capa cyan corresponde a la temperatura 278 K, la verde a la temperatura 288 K y morada a la temperatura 298 K.



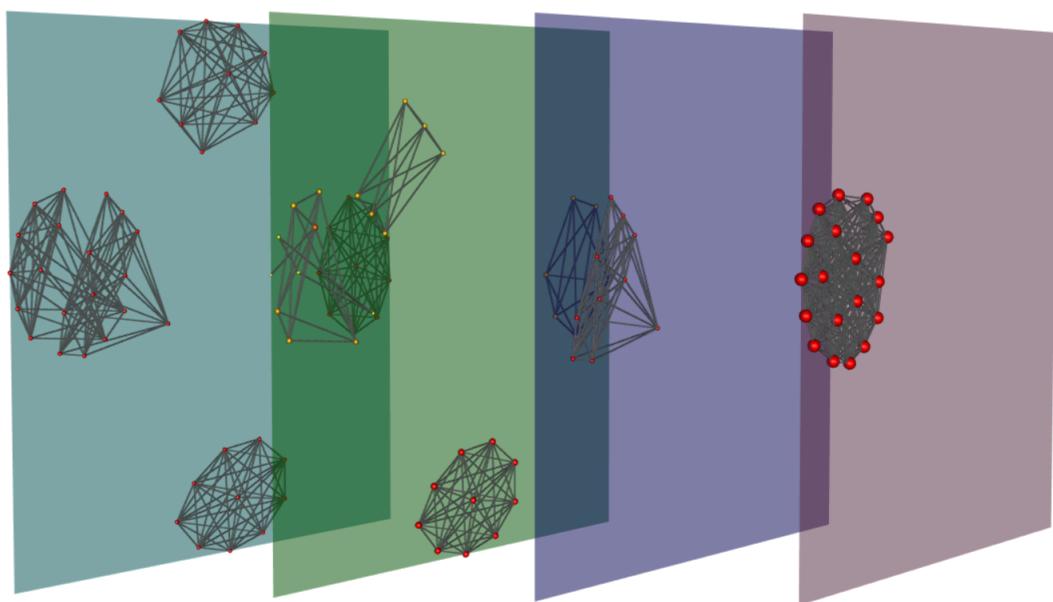
Anexo 11.2.4 Red multicapa perteneciente a la fase 1 (completa coexistencia) del modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH integrados. Donde la capa cyan corresponde a la temperatura 281 K, la capa verde a la temperatura 286 K, la capa morada a la temperatura 299 K y la capa rosa a la temperatura 305 K.



Anexo 11.2.5 Red multicapa perteneciente a la fase 2 (coexistencia parcial) del modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH integrados. Donde la capa cyan corresponde a la temperatura 285 K, la capa verde a la temperatura 289 K, la capa morada a la temperatura 302 K y la capa rosa a la temperatura 306 K.



Anexo 11.2.6 Red multicapa perteneciente a la fase 3 (fluctuaciones en la coexistencia de la comunidad) del modelo Lotka-Volterra con temperatura y pH integrados. Donde la capa cyan corresponde a la temperatura 282 K, la capa verde a la temperatura 285 K, la capa morada a la temperatura 296 K y la capa rosa a la temperatura 302 K.



## 12. Referencias

- Abirami, B., Radhakrishnan, M., Kumaran, S., & Wilson, A. (2021). Impacts of global warming on marine microbial communities. *Science of The Total Environment*, 791, 147905.
- Abreu, C. I., Dal Bello, M., Bunse, C., Pinhassi, J., & Gore, J. (2023). Warmer temperatures favor slower-growing bacteria in natural marine communities. *Science advances*, 9(19), eade8352. <https://doi.org/10.1126/sciadv.ade8352>
- Ahmed, N., Thompson, S., & Glaser, M. (2019). Global aquaculture productivity, environmental sustainability, and climate change adaptability. *Environmental management*, 63, 159-172.
- Aihara, K., Liu, R., Koizumi, K., Liu, X., & Chen, L. (2022). Dynamical network biomarkers: Theory and applications. *Gene*, 808, 145997.
- Aleta, A., & Moreno, Y. (2019). Multilayer networks in a nutshell. *Annual Review of Condensed Matter Physics*, 10(1), 45-62. Kumar, A., Jalan, S., & Kachhvah, A. D. (2020). Interlayer adaptation-induced explosive synchronization in multiplex networks. *Physical Review Research*, 2(2). doi:10.1103/physrevresearch.2.023259
- Allan, R. P., Barlow, M., Byrne, M. P., Cherchi, A., Douville, H., Fowler, H. J., ... & Zolina, O. (2020). Advances in understanding large-scale responses of the water cycle to climate change. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1472(1), 49-75.
- Allison, E. H., & Bassett, H. R. (2015). Climate change in the oceans: Human impacts and responses. *Science*, 350(6262), 778–782. doi:10.1126/science.aac8721
- Anisiu, M. C. (2014). Lotka, Volterra and their model. *Didáctica mathematica*, 32(01).
- Arrigo, K. R., van Dijken, G. L., Alderkamp, A. C., Erickson, Z. K., Lewis, K. M., Lowry, K. E., ... & van de Poll, W. (2017). Early spring phytoplankton dynamics in the Western Antarctic Peninsula. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(12), 9350-9369.

- Ateweberhan, M., Feary, D. A., Keshavmurthy, S., Chen, A., Schleyer, M. H., & Sheppard, C. R. (2013). Climate change impacts on coral reefs: synergies with local effects, possibilities for acclimation, and management implications. *Marine pollution bulletin*, 74(2), 526–539. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.06.011>
- Ayón, J. M. H., Lara, J. R. L., & Castro, G. G. (2017). La acidificación del océano: situación en aguas mexicanas. *Elementos para Políticas Públicas*, 1(1), 35-42.
- Shi, D., Xu, Y., Hopkinson, B. M., & Morel, F. M. M. (2010). Effect of Ocean Acidification on Iron Availability to Marine Phytoplankton. *Science*, 327(5966), 676–679. doi:10.1126/science.1183517
- Banerjee, S., Schlaeppi, K., & Van Der Heijden, M. G. (2018). Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. *Nature Reviews Microbiology*, 16(9), 567-576.
- Bar, O. Y. M., & Milo, R. (2019). The Biomass Composition of the Oceans: A Blueprint of Our Blue Planet. *Cell*, 179(7), 1451–1454. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.11.018>
- Barbosa, J. C. (2003). What is Mathematical Modelling? *Mathematical Modelling*, 227–234. doi:10.1533/9780857099549.5.227
- Barrat, A., Barthelemy, M., Pastor-Satorras, R., & Vespignani, A. (2004). The architecture of complex weighted networks. *Proceedings of the national academy of sciences*, 101(11), 3747-3752.
- Barrero, A. C., de García, G. W., & Parra, R. M. M. (2010). *Introducción a la Teoría de Grafos*. Elizcom sas.
- Barreto, M. M., Ziegler, M., Venn, A., Tambutté, E., Zoccola, D., Tambutté, S., Allemand, D., Antony, C. P., Voolstra, C. R., & Aranda, M. (2021). Effects of Ocean Acidification on Resident and Active Microbial Communities of *Stylophora pistillata*. *Frontiers in microbiology*, 12, 707674. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.707674>
- Bedru, H. D., Yu, S., Xiao, X., Zhang, D., Wan, L., Guo, H., & Xia, F. (2020). Big networks: A survey. *Computer Science Review*, 37, 100247.

- Behera, S. K. (2024). Understanding the impact of climate change on extreme events. *Frontiers in Science*, 2, 1433766.
- Beman, J. M., & Carolan, M. T. (2013). Deoxygenation alters bacterial diversity and community composition in the ocean's largest oxygen minimum zone. *Nature Communications*, 4(1), 2705.
- Bianchi, D., Galbraith, E. D., Carozza, D. A., Mislan, K. A. S., and Stock, C. A.(2013). Intensification of open-ocean oxygen depletion by vertically migrating animals. *Nat. Geosci.* 6, 545–548. doi: 10.1038/NGEO1837
- Bindoff, N.L. et al., 2013: Detection and Attribution of Climate Change: from Global to Regional. In: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 867–952.
- Bingeman, C. W., Varner, J. E., & Martin, W. P. (1953). The effect of the addition of organic materials on the decomposition of an organic soil. *Soil Science Society of America Journal*, 17(1), 34-38.
- Bormann, F. H., & Likens, G. E. (1970). The nutrient cycles of an ecosystem. *Scientific American*, 223(4), 92-101.
- Brown, M. V., Lauro, F. M., DeMaere, M. Z., Muir, L., Wilkins, D., Thomas, T., ... & Cavicchioli, R. (2012). Global biogeography of SAR11 marine bacteria. *Molecular systems biology*, 8(1), 595.
- Brown, M. V., Ostrowski, M., Messer, L. F., Bramucci, A., van de Kamp, J., Smith, M. C., ... & Bodrossy, L. (2024). A marine heatwave drives significant shifts in pelagic microbiology. *Communications Biology*, 7(1), 125.
- Bunse, C., Lundin, D., Karlsson, C. M., Akram, N., Vila-Costa, M., Palovaara, J., ... & Pinhassi, J. (2016). Response of marine bacterioplankton pH homeostasis gene expression to elevated CO<sub>2</sub>. *Nature Climate Change*, 6(5), 483-487.

- Cardenas, F. J. C., Giannuzzi, L., Noia, M. A., & Zaritzky, N. E. (2001). El modelado matemático: Una herramienta útil para la industria alimenticia. *Ciencia Veterinaria*, 3(1), 22-28.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59-67.
- Cardona, J. P., Leal, J. J., & Ustariz, J. E. (2020). Modelado matemático de caja blanca y negra en educación en ingeniería. *Formación universitaria*, 13(6), 105-118.
- Castro, L. C., Vergés, A., Straub, S. C., Campbell, A. H., Coleman, M. A., Wernberg, T., Steinberg, P., Thomas, T., Dworjanyn, S., Cetina-Heredia, P., Roughan, M., & Marzinelli, E. M. (2023). Effect of marine heatwaves and warming on kelp microbiota influence trophic interactions. *Molecular ecology*, 33(5), e17267. <https://doi.org/10.1111/mec.17267>
- Chatterjee, U., Shaw, R., Kumar, S., Raj, A. D., & Das, S. (Eds.). (2024). *Climate crisis: Adaptive approaches and sustainability*. Springer Nature.
- Chaturvedi, D., & Misra, O. P. (2019). Modeling impact of varying pH due to carbondioxide on the dynamics of prey–predator species system. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 46, 374-402.
- Cavicchioli, R., Ripple, W. J., Timmis, K. N., Azam, F., Bakken, L. R., Baylis, M., Behrenfeld, M. J., Boetius, A., Boyd, P. W., Classen, A. T., Crowther, T. W., Danovaro, R., Foreman, C. M., Huisman, J., Hutchins, D. A., Jansson, J. K., Karl, D. M., Koskella, B., Mark Welch, D. B., Martiny, J. B. H., ... Webster, N. S. (2019). Scientists' warning to humanity: microorganisms and climate change. *Nature reviews. Microbiology*, 17(9), 569–586. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0222-5>
- Chai, G., Li, J., & Li, Z. (2024). The interactive effects of ocean acidification and warming on bioeroding sponge *Spheciopspongia vesparium* microbiome indicated by metatranscriptomics. *Microbiological Research*, 278, 127542.
- Cho, H. H., Strezov, V., & Evans, T. J. (2023). A review on global warming potential, challenges and opportunities of renewable hydrogen production technologies. *Sustainable Materials and Technologies*, 35, e00567.

- Cochrane, K., De Young, C., Soto, D., & Bahri, T. (2009). Climate change implications for fisheries and aquaculture. FAO Fisheries and aquaculture technical paper, 530, 212.
- Colquitt, R. B., Colquhoun, D. A., & Thiele, R. H. (2011). In silico modelling of physiologic systems. Best Practice & Research Clinical Anaesthesiology, 25(4), 499–510.
- Cosme, M., Otero, F., & Haroun, R. (2020). Los fondos de rodolitos: El valor oculto de los ecosistemas marinos. Okeanos.
- Cravatte, S., Delcroix, T., Zhang, D. et al. Observed freshening and warming of the western Pacific Warm Pool. *Clim Dyn* 33, 565–589 (2009). <https://doi.org/10.1007/s00382-009-0526-7>
- Dada, J. O., & Mendes, P. (2011). Multi-scale modelling and simulation in systems biology. *Integrative biology : quantitative biosciences from nano to macro*, 3(2), 86–96. <https://doi.org/10.1039/c0ib00075b>
- Das, S., & Mangwani, N. (2015). Ocean acidification and marine microorganisms: responses and consequences. *Oceanologia*, 57(4), 349-361.
- Davis, J. D., Olivença, D. V., Brown, S. P., & Voit, E. O. (2022). Methods of quantifying interactions among populations using Lotka-Volterra models. *Frontiers in Systems Biology*, 2, 1021897.
- De Domenico, M., Granell, C., Porter, M. A., & Arenas, A. (2016). The physics of spreading processes in multilayer networks. *Nature Physics*, 12(10), 901–906. doi:10.1038/nphys3865
- Dedrick, S., Warrier, V., Lemon, K. P., & Momeni, B. (2023). When does a Lotka-Volterra model represent microbial interactions? Insights from in vitro nasal bacterial communities. *Msystems*, 8(3), e00757-22.
- Díaz, C. V., (2022). Un lado menos conocido del cambio climático:: La acidificación del océano un gran reto para la humanidad. *Biología y Sociedad*, 5(10), 31-36.
- DiStefano III, J. (2015). *Dynamic systems biology modeling and simulation*. Academic Press.

- Duarte, C. M. (2010). Océano: El secreto del planeta tierra (Vol. 13). Editorial CSIC-CSIC Press.
- Duarte, C. M., Hendriks, I. E., Moore, T. S., Olsen, Y. S., Steckbauer, A., Ramajo, L., ... & McCulloch, M. (2013). Is ocean acidification an open-ocean syndrome? Understanding anthropogenic impacts on seawater pH. *Estuaries and Coasts*, 36, 221-236.
- Duchenne-Moutien, R. A., & Neetoo, H. (2021). Climate change and emerging food safety issues: a review. *Journal of food protection*, 84(11), 1884-1897.
- Dutta, H., & Dutta, A. (2016). The microbial aspect of climate change. *Energy, ecology and environment*, 1, 209-232.
- Easterling, D. R., Meehl, G. A., Parmesan, C., Changnon, S. A., Karl, T. R., & Mearns, L. O. (2000). Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *science*, 289(5487), 2068-2074.
- Espinosa, A. B. (2020). Calentamiento global e impacto humano sobre los mamíferos marinos. *Mediterráneo económico*, (33), 143-163.
- Fiegna, F., & Velicer, G. J. (2005). Exploitative and Hierarchical Antagonism in a Cooperative Bacterium. *PLoS Biology*, 3(11), e370. doi:10.1371/journal.pbio.0030370
- Flores de la Mota, I. (2023). Teoría de redes. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería.
- Fraga, F., & Vives, G., F. (1961). La descomposición de la materia orgánica nitrogenada en el mar.
- Frölicher, T. L. (2019). Extreme climatic events in the ocean. *Predicting Future Oceans*, 53–60. doi:10.1016/b978-0-12-817945-1.00005-8
- Galappaththi, E. K., Ichien, S. T., Hyman, A. A., Aubrac, C. J., & Ford, J. D. (2020). Climate change adaptation in aquaculture. *Reviews in Aquaculture*, 12(4), 2160-2176.
- Garrison, C. E., Roozbehi, S., Mitra, S., Corbett, D. R., & Field, E. K. (2022). Coastal Microbial Communities Disrupted During the 2018 Hurricane Season in Outer Banks, North Carolina. *Frontiers in Microbiology*, 13, 816573.

- Gobler, C. J. (2020). Climate Change and Harmful Algal Blooms: Insights and perspective. *Harmful Algae*, 91, 101731. doi:10.1016/j.hal.2019.101731
- Gutiérrez, R. I., Moreno, S. N., & Montoya, D. (2015). Mecanismos y regulación de la hidrólisis enzimática de celulosa en hongos filamentosos: casos clásicos y nuevos modelos. *Revista Iberoamericana de Micología*, 32(1), 1-12.
- Hammoud, Z., & Kramer, F. (2020). Multilayer networks: aspects, implementations, and application in biomedicine. *Big Data Analytics*, 5(1), 2.
- Han, C., Zhong, J., Zhang, Q., Hu, J., Liu, R., Liu, H., Mo, Z., Chen, P., & Ling, F. (2022). Development of a dynamic network biomarkers method and its application for detecting the tipping point of prior disease development. *Computational and structural biotechnology journal*, 20, 1189–1197. <https://doi.org/10.1016/j.csbj.2022.02.019>
- Hansen, D. L., Shneiderman, B., Smith, M. A., & Himmelboim, I. (2020). Social network analysis: Measuring, mapping, and modeling collections of connections. *Analyzing social media networks with NodeXL*, 31-51.
- Hu, J., Amor, D. R., Barbier, M., Bunin, G., & Gore, J. (2022). Emergent phases of ecological diversity and dynamics mapped in microcosms. *Science*, 378(6615), 85–89. <https://doi.org/10.1126/science.abn7922>
- Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., & Roughgarden, J. (2003). Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *science*, 301(5635), 929-933.
- Hutchins, D. A., & Fu, F. (2017). Microorganisms and ocean global change. *Nature microbiology*, 2, 17058. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2017.58>
- IPCC, 2019: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, N.M. Weyer (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 755 pp. <https://doi.org/10.1017/9781009157964>.

- IPCC, 2001: Climate Change 2001: Synthesis Report. A Contribution of Working Groups I, II, and III to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Watson, R.T. and the Core Writing Team (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, and New York, NY, USA, 398 pp.
- IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, pp. 35-115, doi: 10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.
- Jacox, M. G., Alexander, M. A., Bograd, S. J., & Scott, J. D. (2020). Thermal displacement by marine heatwaves. *Nature*, 584(7819), 82-86.
- Shade, A., & Handelsman, J. (2012). Beyond the Venn diagram: the hunt for a core microbiome. *Environmental microbiology*, 14(1), 4-12.
- Soetaert, K. E. R., Petzoldt, T., & Setzer, R. W. (2010). Solving differential equations in R: Package deSolve. *Journal of Statistical Software*, 33(9), 1–25. doi:10.18637/jss.v033.i09.
- Kivelä, M., Arenas, A., Barthelemy, M., Gleeson, J. P., Moreno, Y., & Porter, M. A. (2014). Multilayer networks. *Journal of complex networks*, 2(3), 203-271.
- Knapp, B. D., & Huang, K. C. (2022). The effects of temperature on cellular physiology. *Annual Review of Biophysics*, 51(1), 499-526.
- Koch, F., Neutel, A. M., Barnes, D. K., & Allhoff, K. T. (2024). Many weak and few strong links: The importance of interaction strength distributions for stabilising patterns in competition networks. *bioRxiv*, 2024-01.
- Kokkoris, G. D., Jansen, V. A., Loreau, M., & Troumbis, A. Y. (2002). Variability in interaction strength and implications for biodiversity. *Journal of Animal Ecology*, 362-371.
- Krabberød, A. K., Deutschmann, I. M., Bjorbækmo, M. F., Balagué, V., Giner, C. R., Ferrera, I., ... & Logares, R. (2022). Long-term patterns of an interconnected core marine microbiota. *Environmental microbiome*, 17(1), 22.

- Kumar, A., Jalan, S., & Kachhvah, A. D. (2020). Interlayer adaptation-induced explosive synchronization in multiplex networks. *Physical Review Research*, 2(2), 023259.
- Kundzewicz, Z. W. (2008). Climate change impacts on the hydrological cycle. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 8(2-4), 195-203.
- Latake, P. T., Pawar, P., & Ranveer, A. C. (2015). The greenhouse effect and its impacts on environment. *Int. J. Innov. Res. Creat. Technol*, 1(3), 333-337
- Lázaro-Vidal V, Hernández-Zendejas V, Vázquez-Suárez K, Álvarez-Martínez R (2025). mlBioNets. doi:10.18129/B9.bioc.mlBioNets, <https://github.com/Nertekkad/mlBioNets/mlBioNets> - R package version 1.1.0, <http://www.bioconductor.org/packages/mlBioNets>.
- Lomas, M. W., Glibert, P. M., Shiah, F. K., & Smith, E. M. (2002). Microbial processes and temperature in Chesapeake Bay: current relationships and potential impacts of regional warming. *Global Change Biology*, 8(1), 51-70.
- Long, A. M., Jurgensen, S. K., Petchel, A. R., Savoie, E. R., & Brum, J. R. (2021). Microbial ecology of oxygen minimum zones amidst ocean deoxygenation. *Frontiers in Microbiology*, 12, 748961.
- Lovejoy, T. E. (2006). Climate change and biodiversity. The Energy and Resources Institute (TERI).
- Lovley, D. R. (1997). Microbial Fe (III) reduction in subsurface environments. *FEMS microbiology reviews*, 20(3-4), 305-313.
- Madin, E. M., Dill, L. M., Ridlon, A. D., Heithaus, M. R., & Warner, R. R. (2016). Human activities change marine ecosystems by altering predation risk. *Global change biology*, 22(1), 44–60. <https://doi.org/10.1111/gcb.13083>
- Maire, J., Buerger, P., Chan, W. Y., Deore, P., Dungan, A. M., Nitschke, M. R., & van Oppen, M. J. H. (2022). Effects of Ocean Warming on the Underexplored Members of the Coral Microbiome. *Integrative and comparative biology*, 62(6), 1700–1709. <https://doi.org/10.1093/icb/icac005>
- Mattoo, R. (2023). Microbial roles in the terrestrial and aquatic nitrogen cycle—implications in climate change. *FEMS Microbiology Letters*, 370, fnad061.

- May, R. M. (1973). Qualitative stability in model ecosystems. *Ecology*, 54(3), 638-641.
- McNeely JA, Miller KR, Reid WV, Mittermeier RA and Werner TB (1990) *Conserving the World's Biological Diversity*. IUCN, Gland, Switzerland; WRI, CI, WWF-US, Washington, DC, The World Bank, Washington, DC
- Mikhaylov, A., Moiseev, N., Aleshin, K., & Burkhardt, T. (2020). Global climate change and greenhouse effect. *Entrepreneurship and Sustainability Issues*, 7(4), 2897.
- Mitchell, J. F. (1989). The “greenhouse” effect and climate change. *Reviews of Geophysics*, 27(1), 115-139.
- Mohajan, H. K. (2017). Greenhouse gas emissions, global warming and climate change. In *Proceedings of the 15th Chittagong Conference on Mathematical Physics*, Jamal Nazrul Islam Research Centre for Mathematical and Physical Sciences (JNIRCMPS), Chittagong, Bangladesh (Vol. 16)
- Mugwanya, M., Dawood, M. A., Kimera, F., & Sewilam, H. (2022). Anthropogenic temperature fluctuations and their effect on aquaculture: A comprehensive review. *Aquaculture and Fisheries*, 7(3), 223-243.
- Munday, P. L., Dixson, D. L., McCormick, M. I., Meekan, M., Ferrari, M. C., & Chivers, D. P. (2010). Replenishment of fish populations is threatened by ocean acidification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(29), 12930-12934.
- Nelson, K. S., Baltar, F., Lamare, M. D., & Morales, S. E. (2020). Ocean acidification affects microbial community and invertebrate settlement on biofilms. *Scientific reports*, 10(1), 3274. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-60023-4>
- Nerem, R. S., Beckley, B. D., Fasullo, J. T., Hamlington, B. D., Masters, D., & Mitchum, G. T. (2018). Climate-change–driven accelerated sea-level rise detected in the altimeter era. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(9), 2022–2025. doi:10.1073/pnas.1717312115
- Nicholls, N., Easterling, D., Goodess, C. M., Kanae, S., Kossin, J., Luo, Y., ... & Zhang, X. (2012). Changes in climate extremes and their impacts on the

- natural physical environment. Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation, 109-230.
- Pata, R. B. (2017). Modelo de Lotka-Volterra para a Dinâmica Predador-Presa.
- Pedrós-Alió, C. (2006). Marine microbial diversity: Can it be determined? *Trends in Microbiology*, 14(6), 257–263.
- Pepper, I., Gerba, C. P., Gentry, T., & Maier, R. M. (Eds.). (2011). Environmental microbiology. Academic press.
- Pinet, P. R. (2019). Invitation to oceanography. Jones & Bartlett Learning.
- R Core Team (2025). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Pita, L., Rix, L., Slaby, B. M., Franke, A., & Hentschel, U. (2018). The sponge holobiont in a changing ocean: from microbes to ecosystems. *Microbiome*, 6(1), 46.
- Reche, I. (2003). Sensibilidad de los ecosistemas acuáticos a la radiación ultravioleta: el papel de la materia orgánica disuelta. *Ecosistemas*, 12(1).
- Reinfelder, J. R. (2011). Carbon Concentrating Mechanisms in Eukaryotic Marine Phytoplankton. *Annual Review of Marine Science*, 3(1), 291–315. doi:10.1146/annurev-marine-120709-142720
- Ritchie, H., Rosado, P., & Roser, M., (2020) - “Greenhouse gas emissions” Published online at OurWorldinData.org. Retrieved from: '<https://ourworldindata.org/greenhouse-gas-emissions>' [Online Resource]
- Robinson, C. (2019). Microbial Respiration, the Engine of Ocean Deoxygenation. *Frontiers in Marine Science*, 5. doi:10.3389/fmars.2018.00533
- Rodrigues, F.A. (2019). Network Centrality: An Introduction. In: Macau, E. (eds) A Mathematical Modeling Approach from Nonlinear Dynamics to Complex Systems . Nonlinear Systems and Complexity, vol 22. Springer, Cham. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-78512-7\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-319-78512-7_10)
- Rosgaard, L., de Porcellinis, A. J., Jacobsen, J. H., Frigaard, N. U., & Sakuragi, Y. (2012). Bioengineering of carbon fixation, biofuels, and biochemicals in cyanobacteria and plants. *Journal of biotechnology*, 162(1), 134-147.

- Rossati, A. (2016). Global warming and its health impact. *The international journal of occupational and environmental medicine*, 8(1), 7.
- Sagehashi, M. (2008). Structural Dynamic Models. *Encyclopedia of Ecology*, 3397–3403. doi:10.1016/b978-008045405-4.00236-6
- Sbaoui, Y., Ezaouine, A., Toumi, M., Farkas, R., Kbaich, M. A., Habbane, M., El Mouttaqui, S., Kadiri, F. Z., El Messal, M., Tóth, E., Bennis, F., & Chegdani, F. (2022). Effect of Climate on Bacterial and Archaeal Diversity of Moroccan Marine Microbiota. *Microorganisms*, 10(8), 1622. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10081622>
- Seidel, L., Broman, E., Nilsson, E., Stähle, M., Ketzer, M., Pérez-Martínez, C., ... & Dopson, M. (2023). Climate change-related warming reduces thermal sensitivity and modifies metabolic activity of coastal benthic bacterial communities. *The ISME Journal*, 17(6), 855-869.
- Shannon, P., Markiel, A., Ozier, O., Baliga, N. S., Wang, J. T., Ramage, D., ... & Ideker, T. (2003). Cytoscape: a software environment for integrated models of biomolecular interaction networks. *Genome research*, 13(11), 2498-2504.
- Sharp, C. E., Brady, A. L., Sharp, G. H., Grasby, S. E., Stott, M. B., & Dunfield, P. F. (2014). Humboldt's spa: microbial diversity is controlled by temperature in geothermal environments. *The ISME journal*, 8(6), 1166-1174.
- Shi, D., Xu, Y., Hopkinson, B. M., & Morel, F. M. (2010). Effect of ocean acidification on iron availability to marine phytoplankton. *Science*, 327(5966), 676-679.
- Solomon, S., Plattner, G. K., Knutti, R., & Friedlingstein, P. (2009). Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. *Proceedings of the national academy of sciences*, 106(6), 1704-1709.
- Talukder, B., Ganguli, N., Matthew, R., Hipel, K. W., & Orbinski, J. (2022). Climate change-accelerated ocean biodiversity loss & associated planetary health impacts. *The Journal of Climate Change and Health*, 6, 100114.

- Thornton, P. K., van de Steeg, J., Notenbaert, A., & Herrero, M. (2009). The impacts of climate change on livestock and livestock systems in developing countries: A review of what we know and what we need to know. *Agricultural Systems*, 101(3), 113–127. doi:10.1016/j.agsy.2009.05.002
- Thrash, J. C., Seitz, K. W., Baker, B. J., Temperton, B., Gillies, L. E., Rabalais, N. N., ... Mason, O. U. (2017). Metabolic Roles of Uncultivated Bacterioplankton Lineages in the Northern Gulf of Mexico “Dead Zone.” *mBio*, 8(5). doi:10.1128/mbio.01017-17
- Tiedje, J. M., Bruns, M. A., Casadevall, A., Criddle, C. S., Eloe-Fadrosh, E., Karl, D. M., ... & Zhou, J. (2022). Microbes and climate change: a research prospectus for the future. *MBio*, 13(3), e00800-22.
- Tomlin, C. J., & Axelrod, J. D. (2007). Biology by numbers: mathematical modelling in developmental biology. *Nature Reviews Genetics*, 8(5), 331–340. doi:10.1038/nrg2098
- Ummenhofer, C. C., & Meehl, G. A. (2017). Extreme weather and climate events with ecological relevance: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1723), 20160135. doi:10.1098/rstb.2016.0135
- Vidal, L. M., Guinovart, D., R., Baldoquín, R., W., Valdivia, O. N. C., & Morales, N. W. (2020). Modelos matemáticos para el control epidemiológico. *Educación Médica Superior*, 34(2).
- Wallace, R. B., Baumann, H., Grear, J. S., Aller, R. C., & Gobler, C. J. (2014). Coastal ocean acidification: The other eutrophication problem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 148, 1–13. doi:10.1016/j.ecss.2014.05.027
- Wang, X., Jiang, D., & Lang, X. (2017). Future extreme climate changes linked to global warming intensity. *Science Bulletin*, 62(24), 1673-1680.
- Wright, J. J., Konwar, K. M., & Hallam, S. J. (2012). Microbial ecology of expanding oxygen minimum zones. *Nature Reviews Microbiology*, 10(6), 381–394. doi:10.1038/nrmicro2778
- Yáñez, A. A., Twilley, R. R., & Lara, D. A. L. (1998). Los ecosistemas de manglar frente al cambio climático global. *Madera y bosques*, 4(2), 3-19.

- Zhang, L., Takahashi, D., Hartvig, M., & Andersen, K. H. (2017). Food-web dynamics under climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1867), 20171772.
- Zhu, C., & Yin, G. (2009). On competitive Lotka–Volterra model in random environments. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 357(1), 154–170. doi:10.1016/j.jmaa.2009.03.066
- Zitnik, M., & Leskovec, J. (2017). Predicting multicellular function through multi-layer tissue networks. *Bioinformatics*, 33(14), i190-i198.
- Zobell, C. E., & Conn, J. E. (1940). Studies on the thermal sensitivity of marine bacteria. *Journal of Bacteriology*, 40(2), 223-238.