

# Modelo determinístico del efecto de destrucción del hábitat y de cambios de temperatura en metapoblaciones

*Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires*

*Área Biometría*

María Isabel Arce Plata  
Bióloga con énfasis en Ecología  
Universidad del Valle - 2009



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano  
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires

## COMITÉ CONSEJERO

Director de Tesis:

**Norberto José Bartoloni**

*Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)*

*Magister Scientiae, área Biometría (Universidad de Buenos Aires)*

Co-directora de Tesis:

**María del Carmen Fabrizio**

*Licenciada en Ciencias Matemáticas (Universidad de Buenos Aires)*

*Magister Scientiae, área Biometría (Universidad de Buenos Aires)*

*Doctora en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)*

## JURADO DE TESIS

JURADO

**Julián Fernandez Bonder**

*Licenciado en Ciencias Matemáticas (Universidad de Buenos Aires)*

*Doctor en Ciencias Matemáticas (Universidad de Buenos Aires)*

JURADO

**Marcos Texeira**

*Licenciado en Ciencias Biológicas (Universidad de la República)*

*Magister en Ciencias Biológicas opción Ecología (PEDECIBA)*

*Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)*

JURADO

**Pablo A. Cipriotti**

*Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)*

*Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)*

Fecha de defensa de la tesis: 10 de Agosto de 2018

## **Agradecimientos:**

A mis padres quienes me lo han dado todo, amor, un hogar, educación (de la que sólo se aprende en casa y la que se dicta en clases) y su apoyo incondicional. Por ellos he recorrido el camino que llevo hasta ahora y por medio del cual conocí a mi esposo Camilo quien se ha convertido en mi pilar junto con mi familia, quien es mi compañero, mi amigo, mi psicólogo a ratos y me ha acompañado a lo largo de este recorrido. Gracias mi amor por siempre apoyarme e impulsarme a seguir adelante, gracias por ser mi compañero de aventuras, por compartir todo conmigo y por siempre estar a mi lado.

También quiero dar gracias a todas las personas que he conocido durante este camino, a mis compañeros de programa Caro, Juan, Pablo, Jose y Sebastián que aunque no fuimos compañeros de curso, fueron parte de este maravilloso grupo que nos acompañó durante nuestra estadía en Buenos Aires. Igualmente a aquellos amigos que aunque no hacían parte de la maestría hicieron parte de esta nueva familia conformada en la maravillosa ciudad que nos acogió durante 3 años, a Pilar, Diana, Carolina, Óscar y Sebas, quienes hicieron más llevadero el tiempo lejos de nuestras familias. Al Dr. Cantet y su esposa por su apoyo y por darnos la oportunidad de tener un hogar, libre del caos que puede ser estar pasando de pensión en pensión o de departamento cada tanto. Igualmente, en lo académico gracias Dr. Cantet por las clases, por las discusiones y por la orientación a lo largo de la maestría. Gracias a Alexis por sus aportes en el planteamiento inicial del problema, fueron de gran valor.

También quiero dar gracias a todos los que hicieron parte de mi primer trabajo oficial, el cual a pesar de que haber hecho un poco difícil dedicarle el tiempo que debía a mi tesis, me dejó muchas enseñanzas. Gracias igualmente a todos mis compañeros quienes siempre creyeron en mi y me impulsaron a continuar hasta terminar con esta tesis. A Xiomy, a Amado, a Andrés, a Flor, Aleja, Álvaro, Hoyos, Valen, Manuela, Mildred, Angy, Carlos y Norita, gracias por su apoyo. De la misma forma gracias a mis ex-jefes, los doctores, quienes mostraron su apoyo incluso cuando tomé la decisión de irme para terminar y de los cuales aprendí muchas cosas durante mis dos años de trabajo en el Centro. Adicionalmente, gracias al personal del Instituto Humboldt por acogerme en su equipo como parte del programa de Evaluación y Monitoreo y su apoyo también para terminar las correcciones del documento.

Y por último, mil gracias a mis directores de tesis, Norberto Bartoloni y María del Carmen, quienes fueron un apoyo constante, una alternativa optimista a momentos de frustración y porque sin ellos no hubiera sido posible terminar este trabajo. Desde la distancia me apoyaron incondicionalmente y en todo momento, gracias por su paciencia y todo su tiempo invertido.

*Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.*

# Índice general

|          |   |           |
|----------|---|-----------|
| <b>1</b> | <b>INTRODUCCIÓN</b>   | <b>1</b>  |
|          | Presentación del problema . . . . .   | 1         |
|          | Cambio climático y destrucción del hábitat . . . . .  | 1         |
|          | Modelos matemáticos . . . . .   | 2         |
|          | Metapoblaciones . . . . .   | 3         |
|          | Antecedentes . . . . .  | 7         |
|          | Objetivos . . . . .   | 15        |
|          | General . . . . .   | 15        |
|          | Específicos . . . . .   | 15        |
| <b>2</b> | <b>METODOLOGÍA</b>  | <b>17</b> |
| 2.1      | Modelo base . . . . .   | 17        |
| 2.1.1    | Sistemas autónomos y no-autónomos . . . . .   | 18        |
| 2.2      | Propuesta 1: Efecto dinámico de la destrucción de fragmentos disponibles en el modelo de metapoblaciones de Levins . . . . .                          | 19        |
| 2.2.1    | Fracción de hábitats disponibles, $P(t)$ . . . . .  | 19        |
| 2.2.2    | Modelo con efecto dinámico en fracción de hábitats disponibles . . . . .  | 20        |
| 2.3      | Propuesta 2: Efecto dinámico de la anomalía de temperatura en las tasas de colonización y extinción del modelo de metapoblaciones de Levins . . . . . | 21        |
| 2.3.1    | Función de anomalía en la temperatura, $A(t)$ . . . . .   | 21        |
| 2.3.2    | Colonización, $c_i(t)$ . . . . .  | 25        |
| 2.3.3    | Extinción, $e_i(t)$ . . . . .   | 27        |
| 2.3.4    | Modelo con efecto de cambios en temperatura en las tasas de colonización y extinción . . . . .  | 28        |
| <b>3</b> | <b>RESULTADOS</b>   | <b>31</b> |
| 3.1      | Modelo base . . . . .   | 31        |
| 3.1.1    | Puntos de equilibrio del sistema . . . . .  | 31        |
| 3.1.2    | Evaluación del sistema con los parámetros de referencia . . . . .   | 35        |

|       |  |           |
|-------|--|-----------|
| 3.2   | Propuesta 1 . . . . .  | 39        |
| 3.2.1 | Escenarios y comportamiento del sistema . . . . .                    | 39        |
| 3.3   | Propuesta 2 . . . . .  | 42        |
| 3.3.1 | Variables $c_i(t)$ y $e_i(t)$ y comportamiento del sistema . . . . . | 42        |
| 4     | <b>DISCUSIÓN</b>   | <b>49</b> |
| 5     | <b>Conclusiones generales</b>  | <b>55</b> |

## Índice de tablas

|            |   |    |
|------------|---|----|
| Tabla 2.1: | Significado de las variables y parámetros, con sus unidades. . . . .                            | 29 |
| Tabla 3.1: | Puntos de equilibrio del sistema según el modelo propuesto por ? y ? y sus autovalores. . . . . | 35 |
| Tabla 3.2: | Valores de los puntos de equilibrio con su respectivo autovalor para el modelo base. . . . .    | 39 |

## Índice de figuras

|             |   |   |
|-------------|---|---|
| Figura 1.1: | Serie de tiempo de las anomalías en la temperatura global según los datos históricos y diferentes escenarios de referencia, denominados <i>vías de concentración representativas</i> (RCPs por sus siglas en inglés), basados en las concentraciones de gases de efecto invernadero (?). . . . .  | 2 |
| Figura 1.2: | Tipos de metapoblaciones, A) modelo de Levins, B) Continente/Isla, C) poblaciones irregulares, D) poblaciones fuera del equilibrio y E) una combinación entre B y C. (?) (Los círculos cerrados representan fragmentos de hábitat; en negro se simbolizan a los fragmentos ocupados y los que no tienen relleno, a los vacíos. Las flechas indican colonización. Las líneas punteadas indican límite de la población local.). . . . . | 5 |

|             |  |    |
|-------------|--|----|
| Figura 2.1: | Gráfico de fracción de hábitats disponibles( $P(t)$ ) durante 500 años, partiendo de 1 para el primer año ( $\alpha = 1$ ) y diferentes niveles de destrucción por año ( $\beta$ ). . . . .  | 20 |
| Figura 2.2: | Datos de anomalías en la temperatura mensuales de la superficie terrestre a partir de 1880 hasta el 2015. . . . .  | 22 |
| Figura 2.3: | Anomalías de temperatura. En azul pueden observarse los datos de anomalía en temperatura de la superficie terrestre, en negro la recta de regresión y en rojo los valores calculados con la función propuesta los últimos a) 135, b) 100, c) 50 y d) 25 años. Cada gráfico tiene el valor correspondiente para los parámetros $s_1, s_2, s_3$ y $s_4$ . . . . .  | 23 |
| Figura 2.4: | Proyección de anomalías en la temperatura por 300 años a partir de 1880 para distintos escenarios calculados de acuerdo a cuatro grupos de años históricos . . . . .   | 25 |
| Figura 2.5: | Comportamiento de $c_i(t)$ para diferentes valores de anomalías de temperatura y de potencial de dispersión ( $k_{2i}$ ), con colonización mínima en 0,5 ( $c_{0i} = 0,5$ ) y parámetros $k_{0i} = k_{1i} = 1$ . . . . .   | 27 |
| Figura 3.1: | Fracción de parches ocupados por dos especies con características de selección tipo $K$ (a) y tipo $r$ (b) de acuerdo al Modelo de ? y ?, con $P = 0,80$ y $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$ a lo largo de 500 años (para diferentes valores de colonización y extinción en dos especies, $c_1, e_1, c_2, e_2$ ). . . . .   | 36 |
| Figura 3.2: | Fracción de parches ocupados por dos especies con características intermedias entre especies de selección tipo $K$ y tipo $r$ (para diferentes valores de colonización y extinción en dos especies, $c_1, e_1, c_2, e_2$ ) de acuerdo al Modelo de ? y ?, con $P = 0,80$ y $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$ a lo largo de 500 años. . . . .  | 37 |
| Figura 3.3: | Fracción de parches ocupados por dos especies con características de selección tipo $K$ (a) y (b) y de tipo $r$ (c) y (d), con $P = 0,80$ y $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$ , según el modelo de ? y ? a lo largo de 500 años. . . . .  | 38 |
| Figura 3.4: | Dinámica de la fracción de parches ocupados por las especies 1 y 2 en el modelo de ? y ?, con $P = 0,80$ y $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$ para diferentes valores de los parámetros $c_1, e_1, c_2, e_2$ donde (a) y (b) corresponden a dos especies tipo $K$ y (c) y (d) a dos especies de tipo $r$ . En « <a href="https://plot.ly/~MaIsAp/1/">https://plot.ly/~MaIsAp/1/</a> » se presenta el gráfico considerando el eje del tiempo ( $t$ ). . . . . | 39 |
| Figura 3.5: | Función de fracción de hábitats disponibles según el escenario de destrucción del hábitat con $\alpha = 0,8$ . . . . .   | 40 |

|              |  |    |
|--------------|--|----|
| Figura 3.6:  | Solución del sistema de ecuaciones para la propuesta 1 con $\alpha = 0,80$ y $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$ para tres escenarios de destrucción del hábitat (valores de $\beta$ ) y para diferentes valores de los parámetros $c_1, e_1, c_2, e_2$ donde (a) y (b) corresponden a dos especies tipo $K$ y (c) y (d) a dos especies de tipo $r$ .   | 41 |
| Figura 3.7:  | Fracción de parches ocupados por las especies 1 y 2 en tres escenarios de destrucción del hábitat, evaluados en el modelo de la Propuesta 1, con $\alpha = 0,80$ y $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$ para diferentes valores de los parámetros $c_1, e_1, c_2, e_2$ donde (a) y (b) corresponden a dos especies tipo $K$ y (c) y (d) a dos especies de tipo $r$ . En « <a href="https://plot.ly/~MaIsAp/12/#/">https://plot.ly/~MaIsAp/12/#/</a> » se presenta el gráfico considerando el eje del tiempo ( $t$ ). | 42 |
| Figura 3.8:  | Función de Anomalía en la temperatura según las proyecciones realizadas a 500 años tomando como base los datos entre 1880 y 1980.  | 43 |
| Figura 3.9:  | Comportamiento de las funciones de colonización y extinción según diferentes valores para las variables del modelo de la Propuesta 2 y para tres escenarios de temperatura (Escenario 1 basado en 135 años de anomalías en temperatura, escenario 2 basado en los últimos 100 años y escenario 3 basado en los últimos 50 años de anomalías en temperatura). Con $P = 0,80$ y $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$ y donde (a) y (b) corresponden a dos especies tipo $K$ y (c) y (d) a dos especies de tipo $r$ .   | 44 |
| Figura 3.10: | Solución del sistema de ecuaciones para la propuesta 2 con $P = 0,80$ y $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$ de acuerdo a los escenarios basados en los últimos 135 años, 100 años y los últimos 50 de anomalías en la temperatura para diferentes valores de los parámetros que definen $c_1(t), e_1(t), c_2(t), e_2(t)$ donde (a) y (b) corresponden a dos especies tipo $K$ y (c) y (d) a dos especies de tipo $r$ .  | 46 |
| Figura 3.11: | Fracción de parches ocupados por las especies 1 y 2, según color para los diferentes parámetros evaluados, en tres escenarios de anomalías en las temperaturas en el modelo de la Propuesta 2, con $P = 0,80, p_1(0) = 0,35$ y $p_2(0) = 0,35$ , donde (a) y (b) corresponden a dos especies tipo $K$ y (c) y (d) a dos especies de tipo $r$ . En « <a href="https://plot.ly/~MaIsAp/16/#/">https://plot.ly/~MaIsAp/16/#/</a> » se presenta el gráfico considerando el eje del tiempo ( $t$ ).           | 47 |

## Resumen

En este trabajo se desarrolló un modelo matemático que describe el cambio en la proporción de fragmentos ocupados por una metacomunidad, considerando el efecto de competencia entre dos especies según su habilidad de colonización, sometida a efectos de destrucción del hábitat y cambios de temperaturas. Se evaluaron diferentes escenarios según la intensidad de destrucción de los parches disponibles y anomalías de temperatura, para cuatro combinaciones diferentes de parámetros del modelo, basados en características de especies de selección tipo  $K$  y  $r$ . Para la Propuesta 1, donde se evalúa el efecto dinámico en la destrucción de fragmentos disponibles, se observa que afecta negativamente la fracción de parches ocupados por la especie dominante en un mayor grado, mientras que la otra especie incluso alcanza a presentar un incremento cuando la fracción de parches ocupados por la especie 1 cae debajo de los ocupados por la especie 2. En relación al modelo base, la Propuesta 2, que evalúa el efecto dinámico de la anomalía en la temperatura en las tasas de colonización y extinción del modelo, se alejó más en su comportamiento en la fracción de parches ocupados donde este valor para las dos especies tendió a 0 en los distintos escenarios. Sin embargo, para las dos propuestas se observó que la especie dominante fue la más afectada por los cambios inducidos. Este es el primer modelo determinístico que proyecta los cambios en la temperatura con una función trigonométrica que incluye una pendiente y desviación estándar basadas en valores previos de anomalías en temperatura. Las funciones presentadas en estas dos propuestas pueden ser aplicadas para definir los valores en el tiempo para las anomalías en temperatura o la destrucción del hábitat y aplicarlos a otros modelos y ver su respuesta. El modelo propuesto permitiría hacer predicciones importantes respecto a la conservación de ecosistemas fragmentados.

### Palabras clave:

Metapoblaciones, Destrucción de Hábitat, Cambio Climático, Modelo de Levins, Colonización, Extinción.

## Abstract

A model that describes the change in the proportion of fragments occupied by a metacommunity was developed in this research. This model considers the competition effect between two species according to their ability of colonization, subjected to the effects of habitat destruction and to changes in temperature. Several scenarios of habitat destruction and temperature anomalies were

evaluated in four different combinations of the model parameters, based on characteristics of  $K$  and  $r$ -type selection species. For Proposal 1, where the dynamic effect of patches destruction was evaluated, it is observed that the effect of destruction affects more the fraction of patches occupied by the species that is dominating, while the other even presents a small growth when the fraction of occupied patches by species 1 falls under the fraction of occupied patches by species 2. Proposal 2, where the dynamic effect of temperature anomalies in conolization and extinction was considered, the fraction of patches occupied tended to 0 for all species in contrast with the initial model. However, for both proposals the dominant species was more affected by the induced changes. This is the first deterministic model that projects temperature changes with a trigonometric function that includes a slope and standard deviation based on previous values of temperature anomalies. Functions created for each proposal can be applied in other type of models to define the values of habitat destruction and temperature anomalies through time. The proposed model would allow to make important predictions in conservation of fragmented ecosystems.

**Key words:**

Metapopulations, Habitat Destruction, Climate Change, Levins Model, Colonization, Extinction.

# Capítulo 1

## INTRODUCCIÓN

### Presentación del problema

#### Cambio climático y destrucción del hábitat

La humanidad ha transformado dramáticamente gran parte de la superficie de la Tierra y sus ecosistemas naturales. Este proceso, se ha visto acelerado enormemente en los últimos tres siglos (?). Con la revolución industrial, iniciada a mitad del siglo XVIII, se incrementó el consumo de combustibles fósiles con la finalidad de generar energía y las quemas de vegetación natural para obtener mayor superficie de cultivo. Estas condiciones han aumentado las emisiones de  $CO_2$ , generando una acumulación de gases que retienen la energía térmica emitida por la superficie terrestre, dando lugar al *efecto invernadero*. Este fenómeno ocasiona el calentamiento de la Tierra y altera las condiciones del hábitat de las especies y su distribución (?).

La temperatura de la superficie terrestre se ha incrementado en promedio en  $1,17^\circ C$  en estos años del siglo XXI, en relación al siglo XX, en el cual la temperatura promedio fue  $11,1^\circ C$  (?). Existen estimaciones de incrementos en la temperatura para el próximo siglo de entre  $3$  a  $5^\circ C$ , basadas en las concentraciones de gases de efecto invernadero, incluso hasta  $7,5^\circ C$  (?)(Figura 1.1). Estos incrementos son mayores y en menor tiempo que los experimentados hasta ahora por la civilización (?). El cambio climático debido a causas antropogénicas es reconocido actualmente como una de las principales causas que generan cambios en la distribución de las especies y su persistencia, como en grupos de aves y mariposas (??). Por lo tanto, el *calentamiento global* es uno de los aspectos del cambio climático que más efectos podría tener sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas en las próximas décadas (?).

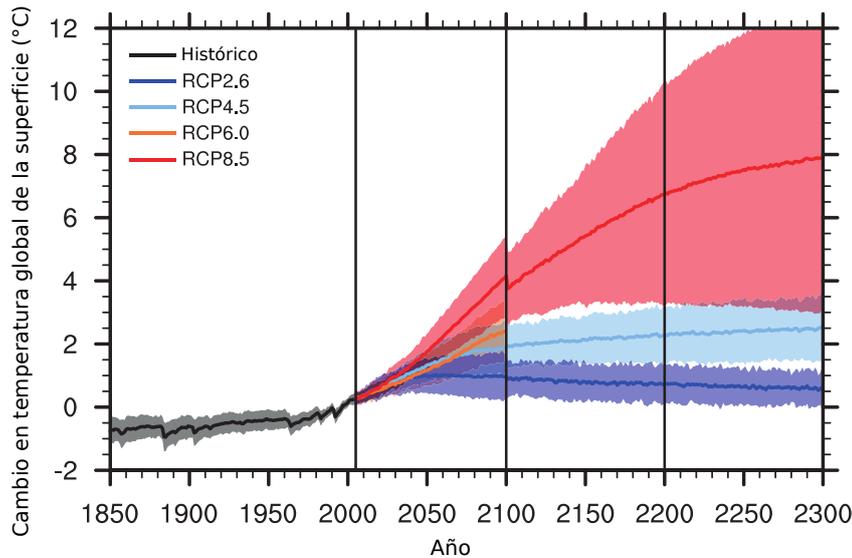


Figura 1.1: Serie de tiempo de las anomalías en la temperatura global según los datos históricos y diferentes escenarios de referencia, denominados *vías de concentración representativas* (RCPs por sus siglas en inglés), basados en las concentraciones de gases de efecto invernadero (?).

Los efectos del cambio climático en los organismos pueden ser, (i) *directos*, como en el caso de incrementos en las tasas metabólicas o estrés fisiológico en organismos ectotermos (organismos que dependen de la temperatura ambiental para regular su temperatura corporal), (ii) *indirectos*, como la fragmentación o la disminución de los cuerpos de agua dulce durante sequías, o incluso (iii) una *combinación* de ambos (?). Existen evidencias de especies de plantas, corales, mariposas, peces, anfibios, aves y mamíferos, entre otros, que han modificado los tiempos en las etapas que forman parte de sus historias naturales o sus distribuciones geográficas (?). Esto afecta las interacciones con otras especies, pues pueden verse desplazadas a otros lugares o ser afectadas por especies que llegan desplazadas de otros lugares. Aproximadamente, se considera que entre el 20 y el 30 % de las especies de plantas y animales estarán en riesgo de extinción si el incremento promedio en la temperatura global supera 1,5-2,5°C (?).

Asimismo, la destrucción de hábitats, asociada a los cambios en el uso y cobertura del suelo, es otra de las causas de la *pérdida de biodiversidad*. A medida que aumenta el crecimiento de las poblaciones humanas, los ambientes naturales se transforman, restringiendo a fragmentos de hábitats, a las especies que originalmente los habitaban (????). Los bosques han sido los más afectados. El área global de los mismos ha sido reducida en casi la mitad durante los últimos tres siglos perdiéndose alrededor de 130,000 km<sup>2</sup> de bosque cada año (?). De las actividades humanas, como la agricultura, resultan en paisajes cada vez más divididos, generando en las especies autóctonas el problema de cómo sobrevivir en pequeñas poblaciones (?).

## Modelos matemáticos

Un modelo matemático es una representación simple de un fenómeno complejo y, por lo tanto, no contiene todas las características del sistema real. Sin embargo, incluye lo esencial en relación al problema que se quiere resolver o describir (???). Los modelos matemáticos se convierten en herramientas fundamentales para la Ecología en su tarea de comprender los procesos que afectan a las poblaciones. Al integrar estas dos disciplinas es posible detectar patrones que surgen del estudio de la biodiversidad y su relación con el entorno. Expresar un sistema por medio de una fórmula matemática brinda una descripción formal y breve que permite predecir y extrapolar procesos en el sistema y descubrir propiedades emergentes que usualmente no son evidentes (?). Dentro de los modelos matemáticos utilizados en Ciencia e Ingeniería, surgen en primera línea, los modelos basados en ecuaciones diferenciales que describen el **cambio** en las variables en función de una o más variables.

## Metapoblaciones

Una **población** constituye un grupo de individuos de una especie en un área dada. Por tanto, la dinámica de poblaciones se enfoca en los cambios temporales en el número de individuos que la integran (?). A su vez, el tamaño de cualquier población está determinado por el equilibrio entre nacimientos, muertes, inmigración y emigración (?). Los procesos de *colonización* o establecimiento de nuevas poblaciones y *extinción* son parte fundamental del estudio de metapoblaciones. Se define a una **metapoblación**, como un grupo de poblaciones locales, conectadas por dispersión, por lo cual también es conocida como una *población de poblaciones* (????). Este tipo de poblaciones se asocian a hábitats fragmentados, aquellos que históricamente han sido el foco de la ecología de paisajes. Cabe aclarar, que no basta con tener una población fragmentada si los procesos de colonización y extinción no juegan un papel importante en sus dinámicas (?).

Las especies muestran diferentes tipos de respuestas a la fragmentación del hábitat. En algunas, esta fragmentación es una ventaja, porque la aprovechan incrementando su número; pero en otras, es una desventaja, porque disminuyen sus densidades resultando en extinciones locales (?). Estas respuestas finalmente afectan la biodiversidad, la cual está estructurada por procesos que operan a diferentes escalas, incluyendo poblaciones de una única especie, poblaciones de diferentes especies interactuando entre sí, comunidades y ecosistemas (?). El conocimiento de los patrones de comportamiento frente a alteraciones del hábitat y los procesos que los componen es clave en la conservación de la biodiversidad (?).

Existen diferentes tipos de metapoblaciones: (1) el modelo clásico de Levins (Figura 1.2A), que consiste en un conjunto de poblaciones de la misma especie que persisten en un balance regional entre extinciones y colonizaciones, constituyendo el escenario ideal; (2) el modelo “Continente/Isla” o “Fuente/Sumidero” (Figura 1.2B), donde las extinciones locales ocurren principalmente en un subconjunto de poblaciones, islas o sumideros, y tienen poco efecto en la persistencia regional dado que el continente o fuente de la población es resistente a extinción y es el principal proveedor de organismos colonizadores (?); (3) las poblaciones irregulares (Figura 1.2C), que son poblaciones distribuidas a lo largo de un hábitat espacio-temporalmente variable constituido por parches, pero con altas tasas de dispersión que los unen en una entidad demográfica única; (4) poblaciones fuera del equilibrio (Figura 1.2D), en las cuales la recolonización no existe o no es suficiente para balancear la extinción, resultado de fragmentación o deterioro del hábitat (?); una combinación entre B y C, poblaciones irregulares con un conjunto de fragmentos fuente (Figura 1.2E).

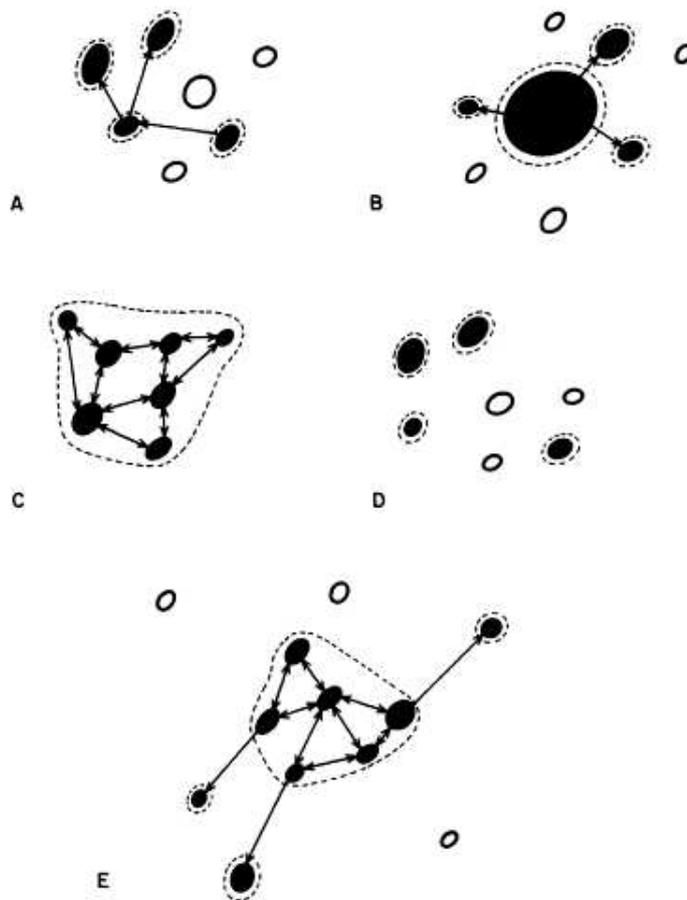


Figura 1.2: Tipos de metapoblaciones, A) modelo de Levins, B) Continente/Isla, C) poblaciones irregulares, D) poblaciones fuera del equilibrio y E) una combinación entre B y C. (?) (Los círculos cerrados representan fragmentos de hábitat; en negro se simbolizan a los fragmentos ocupados y los que no tienen relleno, a los vacíos. Las flechas indican colonización. Las líneas punteadas indican límite de la población local.).

Al igual que pueden encontrarse diferentes tipos de metapoblaciones, los organismos que las componen poseen diferentes características relacionadas con los procesos que rigen sus dinámicas. (?) acuñaron el término estrategias de selección  $r$  y  $K$ , extendido por (?), las cuales hacen referencia a los parámetros del modelo simplificado de (?) sobre la dinámica de poblaciones (ecuación 1.1). Esta definición divide a las especies en dos grupos: las tipo  $r$  y las tipo  $K$ . La letra  $r$ , representa a la tasa de crecimiento de la población, que consiste en la diferencia entre las tasas de nacimientos y muertes. Los individuos de una especie tipo  $r$  han sido favorecidos por su habilidad de reproducirse rápidamente y, por lo tanto, tienen un valor alto de  $r$ . La letra  $K$ , representa a la capacidad de carga de la población (definida como el número máximo de individuos que puede soportar el ambiente), y está referida a especies cuyos individuos han sido favorecidos por su habilidad de hacer una gran contribución a una población que se mantiene cerca de su capacidad de carga (?). Por tanto, el crecimiento de la población es representado en esta ecuación como el producto entre la tasa de crecimiento ( $r$ ) y el tamaño de la población ( $N$ ), limitado por la segunda expresión

$([1 - \frac{N}{K}])$ , que indica el máximo al cual puede crecer la población según su capacidad de carga  $K$  y el  $N$  en el tiempo ( $t$ ). Las especies tipo  $r$  son buenas colonizadoras y tienen características que favorecen un rápido crecimiento poblacional en un hábitat vacío. Por otro lado, las especies tipo  $K$  no son tan buenas colonizadoras, pero tienen características que favorecen su persistencia a largo plazo y por tanto tienen bajas tasas de extinción y colonización, contrario a las  $r$ .

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left[1 - \frac{N}{K}\right] \quad (1.1)$$

Por su parte, los modelos metapoblacionales describen la distribución de una población a lo largo de diferentes hábitats o fragmentos (?). Su interés principal, es determinar la fracción de hábitats aptos para ser ocupados por las especies, siendo así una herramienta muy útil para estudios de degradación y fragmentación de hábitat. Para enfocarse en el problema directamente, los modelos consideran algunos supuestos acerca de las condiciones de la población, que definen el comportamiento del modelo bajo estos supuestos (??). Los modelos metapoblacionales son esencialmente **dinámicos**, porque se enfocan en estudiar el cambio en el tiempo de la proporción de fragmentos ocupados o que han dejado de serlo, teniendo en cuenta la presencia o no de la especie, respectivamente.

Los modelos de metapoblaciones han sido extendidos a casos con múltiples especies, incluyendo así el efecto de **comunidades** en el sistema de ecuaciones. Una comunidad puede ser definida como una colección de especies en una localidad, de manera que una metacomunidad consta de un conjunto de comunidades locales que habitan fragmentos discretos de hábitat y que se encuentran ligadas por dispersión (???). Análogamente, existen modelos de metaecosistemas, donde se consideran las dinámicas ambientales en conjunto con los componentes bióticos de los ecosistemas (?). Estos modelos se aproximan aún más a las dinámicas de las poblaciones afectadas por cambios ambientales, lo cual es muy útil para considerar efectos del cambio climático en las poblaciones.

Conociendo el comportamiento de los organismos frente a diferentes variables, es posible tomar decisiones que logren mitigar los efectos de la destrucción del hábitat (?). Para el modelo propuesto en este trabajo se consideran efectos de la *destrucción del hábitat* debido a la intervención antropogénica. Además se considera el efecto de competencia entre especies según su habilidad de *colonización*, afectadas por variaciones de temperatura.

## Antecedentes

La estructura básica de las ecuaciones en los modelos metapoblacionales puede escribirse de la siguiente forma:

$$\frac{dp}{dt} = C - E \quad (1.2)$$

donde las tasas totales de colonización,  $C$ , y de extinción,  $E$ , influyen en la tasa de cambio de la proporción de sitios ocupados,  $p$  (?). ? propuso el modelo que se ha convertido en el modelo clásico de metapoblaciones (?). Este modelo supone que todas las poblaciones locales son de igual tamaño y que una población local puede extinguirse o alcanzar la capacidad de carga instantáneamente luego de una colonización (?). ? se encontraba interesado en el número de fragmentos similares a islas ocupados por una especie; por esta razón, inicialmente consideró el número de poblaciones locales ( $N$ ), el número total de sitios ( $T$ ), una tasa de extinción ( $e$ ) y una tasa de migración ( $m$ ) (?). La tasa de cambio de  $N$  en función del tiempo ( $t$ ), puede expresarse con la siguiente ecuación diferencial:

$$\frac{dN}{dt} = m \cdot N \cdot (T - N) - e \cdot N \quad (1.3)$$

Sin embargo, esta ecuación fue simplificada utilizando  $p = (N/T)$  y reemplazando  $m \cdot T$  por  $c$ :

$$\frac{dp}{dt} = c \cdot p \cdot (1 - p) - e \cdot p \quad (1.4)$$

donde  $c$  corresponde a la tasa de individuos que migran de otros sitios, y por tanto  $c \cdot p \cdot (1 - p)$  es la tasa de migración de parches ocupados a otro sitio o fragmento. La proporción de sitios no ocupados está representada por  $1 - p$  y la extinción local, por  $e$ , siendo  $e \cdot p$  la tasa de extinción de las poblaciones en la metapoblación (???). Si se considera un estado en el que la metapoblación no aumente o disminuya, es decir  $(dp/dt) = 0$ , entonces el punto de equilibrio sería  $\tilde{p} = 1 - (e/c)$  (???). Por lo tanto, la proporción de ocupación de los parches depende de los parámetros de las tasas de extinción y colonización (?).

Incluso cuando pueden ser bien identificadas las poblaciones locales, el modelo original de Levins que supone poblaciones locales con capacidad de carga igual, es inusual (?). Considerando el efecto que tiene en la población la destrucción del hábitat, lo cual es muy común en casos de intervención antropogénica por cultivos o usos de la tierra, el modelo se modifica. ? generalizaron esta ecuación definiendo un  $P = 1 - D$ , donde  $D$  es la fracción de hábitats destruidos y por tanto  $P$  es la fracción de hábitats no destruidos.

$$\frac{dp}{dt} = c \cdot p \cdot (P - p) - e \cdot p \quad (1.5)$$

El punto de equilibrio de esta ecuación es  $\tilde{p} = P - (e/c)$ . Sin embargo, el número de fragmentos vacíos continúa igual al modelo original de Levins (independiente de  $P$  o  $D$ ) (?).

En poblaciones donde los hábitats se encuentran ubicados muy cerca entre ellos, el parámetro de colonización será grande, y el parámetro de extinción será pequeño cuando los hábitats son grandes. Lo anterior viene de la discusión acerca de “Single Large Or Several Small” (SLOSS), la cual refleja la famosa teoría de islas de ?. En el modelo clásico de la teoría de islas se ignora la migración entre islas y se considera la migración de especies de un “continente” (o ecosistema) grande a varias pequeñas islas ubicadas en un área habitable (?). Por tanto, si se considera que la colección de sitios se encuentra constantemente “bañada” por propágulos o individuos de una fuente externa (?), la dinámica podría representarse de la siguiente manera:

$$\frac{dp}{dt} = c_e \cdot (1 - p) - e \cdot p \quad (1.6)$$

donde  $c_e$  especifica la tasa de colonización que proviene de la fuente externa. ? llama a este modelo “lluvia de propágulos” o “Continente/Isla” (?). Si se considera el efecto de “rescate” que puede tener la colonización de estos individuos o “propágulos” a sitios que han quedado vacíos,  $E = -e \cdot p \cdot (1 - p)$  representa la extinción en el modelo isla-continente. De manera que a medida que  $p \rightarrow 1$ , la extinción se aproxima a 0, pues si la proporción de sitios ocupados incrementa, aumenta la probabilidad de que los propágulos lleguen a todos los sitios (?). Al incluir este efecto de rescate, la ecuación del modelo es:

$$\frac{dp}{dt} = c_e \cdot (1 - p) - e \cdot p \cdot (1 - p) \quad (1.7)$$

Este modelo se dio a conocer por ? y es llamado Núcleo/Satélite. A partir de estos modelos se han definido otros más, de manera que se consideran un espectro de posibilidades entre los modelos de Continente/Isla o Núcleo/Satélite alternativos al modelo de poblaciones puro de Levins (?). ? y ? consideraron la competición entre especies en el modelo de metapoblaciones. La competición se fue incorporando en orden de habilidad de la especie, lo cual mantiene el modelo simple (?). Por tanto, se adicionó el subíndice  $i$ , que hace referencia a la especie que se está evaluando en esa ecuación, resultando el siguiente modelo:

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i \cdot p_i \cdot \left( P - \sum_{j=1}^i p_j \right) - e_i \cdot p_i - p_i \cdot \sum_{j=1}^{i-1} c_j \cdot p_j \quad (1.8)$$

El término entre paréntesis hace referencia a la fracción percibida de sitios vacíos y el último término de la ecuación a la oportunidad de que un sitio ocupado por la especie  $i$  sea colonizado por la especie  $j$ . Para el competidor más fuerte, los parches ocupados por otras especies serán percibidos como vacíos y no podrán ser colonizados por otras especies (?). El punto de equilibrio de la ecuación es:

$$\tilde{p}_i = P - \frac{e_i}{c_i} - \sum_{j=1}^{i-1} p_j \cdot \left(1 + \frac{c_j}{c_i}\right) \quad (1.9)$$

Dado que los biólogos que estudian mariposas han volcado sus estudios a investigación de metapoblaciones, actualmente existen más resultados empíricos para este grupo que para cualquier otro taxón (?). ? enumeran tres razones por lo que esto se ha dado; primero, las poblaciones de mariposas se encuentran estructuradas en el espacio, lo que es consistente con el concepto de metapoblación; segundo, la ecología de las mariposas es bien conocida en Europa y otros lugares; y tercero, una gran parte de las poblaciones de mariposas en Europa se han visto reducidas, están en peligro de extinción o se han extinto.

? desarrolló un modelo que tiene en cuenta el efecto del tamaño y aislamiento de los parches en la fracción de hábitats ocupados con base en dinámicas de metapoblaciones de mariposas en las Islas Aland en Finlandia entre 1991 y 1993. Esto lo hace por medio de un modelo de función de Incidencia ( IFM por sus siglas en inglés) ( $J_i$ ) (ecuación 1.10) considerando un modelo de tiempo discreto con ocupación estocástica de parches (SPOM por sus siglas en inglés). Esta función de Incidencia describe la probabilidad de que un parche  $i$  esté ocupado, descrito por una cadena de Markov lineal de primer orden con dos estados. Esto significa que los cambios en el estado de un parche dependen de su estado actual únicamente (?). Este modelo predijo exitosamente la ocupación de parches en la parte norte de las islas, sin embargo el modelo falló en predecir este valor en la parte sur de estas islas, posiblemente debido a diferencias ambientales entre estos sectores de las islas.

$$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i} \quad (1.10)$$

Para esta función de incidencia las probabilidades de extinción ( $E_i$ ) y colonización ( $C_i$ ) dependen de variables ambientales medibles y aspectos de la historia de vida de la especie  $X$ , en un parche  $i$ . De manera que si un parche está vacío en un año  $t$ , será recolonizado con probabilidad  $C_i$  para el año  $t + 1$ , y si el parche  $i$  está ocupado para el año  $t$ , se desocupa con probabilidad  $E_i$  para el año  $t + 1$ . La probabilidad de extinción (ecuación 1.11) es una función decreciente en relación al área del parche  $i$ ,  $A_i$ , la cual es directamente proporcional al tamaño de la población local en ese parche.

$$E_i = \begin{cases} \frac{e}{A_i^x} & \text{si } A_i > e^{\frac{1}{x}} \\ 1 & \text{si } A_i \leq e^{\frac{1}{x}} \end{cases} \quad (1.11)$$

donde  $e$  y  $x$  son dos constantes y hacen referencia a la probabilidad de extinción de una unidad de parche para el caso de  $e$  y  $x$  provee la flexibilidad para describir una dependencia más débil o más fuerte del riesgo de extinción al tamaño del parche y por tanto al tamaño de la población. Cuando  $x$  es grande ( $>1$ ), existe un rango de tamaños de parches donde la extinción se vuelve poco probable, mientras que si  $x$  es pequeño ( $<1$ ), no existe ese tamaño de parche e incluso grandes poblaciones en grandes parches tienen un riesgo sustancial de extinción (?). Este parámetro refleja la severidad de la estocasticidad ambiental, ya que  $x$  disminuye con una mayor estocasticidad ambiental, es decir a mayor estocasticidad,  $E_i$  se aproximará a 1. Si existe variación en la calidad del hábitat, ? reemplaza  $A_i$  por un área efectiva  $A'_i$  para cada parche  $i$  con calidad  $Q_i$ , y esta área efectiva está dada por  $Q_i A_i / Q^*$ , donde  $Q^*$  es la calidad máxima del hábitat.

Por otro lado, la probabilidad de colonización  $C_i$  es función del número de inmigrantes que arriban al parche  $i$  por año, denotado por  $M_i$ . Esta función tiene forma de S con una probabilidad que aumenta de 0 a 1 a mayor número de migrantes, de manera que considera interacción entre los inmigrantes dando espacio a un efecto Allee, ya que la colonización está limitada por la densidad poblacional. Mientras que si cada inmigrante estableciera una nueva población con una probabilidad constante, sería más exacto utilizar una forma exponencial (?). La probabilidad de colonización está definida de la siguiente forma:

$$C_i = \frac{M_i^2}{M_i^2 + y^2} \quad (1.12)$$

Donde el parámetro  $y$  determina qué tan rápido la probabilidad de colonización se acerca a la unidad a mayor  $M_i$ . Por otro lado, el número de inmigrantes que arriban al parche  $i$  está definido por  $M_i = \beta \cdot S_i$  y está relacionado con la conectividad la cual se expresa como:

$$S_i = \sum p_i \cdot \exp(-\alpha \cdot d_{ij}) \cdot A_j \quad \text{con } i \neq j \quad (1.13)$$

$p_i$  equivale a 1 en los parches ocupados y a 0 en aquellos vacíos para el año  $t$ ,  $d_{ij}$  es la distancia entre los parches  $i$  y  $j$  y  $\alpha$  es una constante que establece la tasa de supervivencia de los migrantes para esa distancia  $d_{ij}$ . La constante  $\beta$  es producto de diferentes componentes, entre los cuales se encuentran la densidad de individuos en el parche, la tasa de emigración (la fracción de individuos que dejan su parche natal), y la fracción de emigrantes que se mueven del parche  $j$  en dirección al parche  $i$ , todas estas constantes. De manera que la ecuación 1.12 queda de la siguiente forma:

$$C_i = \frac{1}{1 + \left[\frac{y'}{S_i}\right]^2} \quad (1.14)$$

donde  $y' = \frac{y}{\beta}$  y describe la habilidad de colonización de las especies, de manera que buenos colonizadores son poco afectados por el aislamiento y tienen un valor pequeño de  $y'$ . Por tanto, en el caso en que  $A_i \leq e^{\frac{1}{x}}$ , la ecuación 1.10 sería:

$$J_i = \frac{1}{1 + \left(1 + \left[\frac{y'}{S_i}\right]^2\right) \cdot \frac{e}{A_i^x}} \quad (1.15)$$

Incluso para casos en los que las probabilidades de extinción y colonización sean altas, ? define un efecto rescate convirtiendo la ecuación 1.15 en:

$$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i - C_i \cdot E_i} = \frac{1}{1 + \left(\frac{e'}{S_i^2 \cdot A_i^x}\right)} \quad (1.16)$$

De este modelo se han desarrollado diferentes programas usados para parametrizar el modelo y simular diferentes escenarios como SPOMSIM (?) y META-X (?). SPOMSIM se origina del IFM de ?, el cual es el SPOM más comúnmente utilizado en la literatura. Sin embargo, SPOMSIM permite seleccionar algunas alternativas para diferentes submodelos. Para la función de conectividad ofrece dos opciones de kernel (núcleo) de dispersión, la primera opción corresponde al exponencial de  $(-\alpha \cdot d_{ij})$  en la ecuación 1.13 y lo denomina  $D(d_{ij}, \alpha)$  y la segunda opción se define como:

$$D(d_{ij}, \alpha, \beta) = \frac{1}{1 + \alpha \cdot d_{ij}^\beta} \quad (1.17)$$

Este kernel tiene colas más pesadas que la primera opción y el parámetro  $\beta$  es una constante que afecta la probabilidad de dispersión a largas distancias. Es importante tener en cuenta que en casos donde el área de los parches es pequeña, este kernel de dispersión tiene gran peso en la función de conectividad. En este sentido, ? describe de manera general la ecuación 1.13 como:

$$S_i(t) = A_i^c \cdot \sum_{j \neq i} O_j(t) \cdot D(d_{ij}, \alpha, \dots) \cdot A_j^b \quad (1.18)$$

Para esta ecuación  $O_j(t)$  equivale a  $p_i$  en la ecuación 1.13 y los parámetros  $b$  y  $c$  definen la escala de emigración e inmigración en función del área del parche, respectivamente. ? define otra función para la medida de conectividad de la siguiente forma:

$$S_i(t) = A_i^c \cdot \sum_{j \neq i} O_j(t) \cdot D(d_{ij}, \alpha, \dots) \cdot Q_j \cdot A_j^{-b} \quad (1.19)$$

Esta función considera un parámetro de calidad del sitio  $Q_j$  y el parámetro  $A_j^{-b}$  representa la tasa per cápita de emigración como una función decreciente del tamaño del parche. En relación a la probabilidad de colonización  $C_i(t)$  de un parche de hábitat vacío, ? reorganiza los términos de la ecuación 1.14 y la escribe como:

$$C_i(t) = \frac{[S_i(t)]^2}{[S_i(t)]^2 + y'^2} \quad (1.20)$$

Y adicionalmente formaliza la ecuación que menciona ? para esta probabilidad sin considerar el efecto Allee, por ejemplo para casos de animales y especialmente plantas que tienen dispersión pasiva, expresándolos de la siguiente forma:

$$C_i(t) = 1 - \exp(-y' \cdot S_i(t)) \quad (1.21)$$

En relación a la probabilidad de extinción  $E_i(t)$  ? propone tres opciones y la primera coincide con la de ? expresada en la ecuación 1.11. Otra opción para la función de probabilidad de extinción es una usada en el modelo espacialmente realista de Levins por ? y ? escrita como:

$$E_i = 1 - \exp\left(\frac{-e}{A_i^x}\right) \quad (1.22)$$

Además, si existe una alta variación en la calidad del hábitat, es posible sustituir el área del parche por el término  $Q_j$  que hace referencia a la calidad de parche, como en la ecuación 1.19. Y finalmente, ? incluye una tercera opción que incluye el efecto de rescate:

$$E_i(t) = \min\left[1, \frac{e}{A_i^x} \cdot (1 - C_i(t))^R\right] \quad (1.23)$$

Donde  $R = 0$  cuando no existe efecto rescate y cuando  $R > 0$  este efecto crece exponencialmente con la probabilidad de no colonizar el parche. En relación a la función de incidencia, ? habla de dos opciones de estocasticidad ambiental. En la primera las áreas de todos los parches son multiplicadas para cada  $t$  por un número que se extrae de una distribución log-normal y la fuerza de esta estocasticidad está determinada por la desviación estándar de una distribución normal  $N(0, \sigma^2)$ , afectando las tasas de colonización y extinción. La otra opción es una variación log-normal anual que actúa directamente en el parámetro  $e$  de la tasa de extinción. Por ejemplo, para

ese estudio en particular utiliza un multiplicador anual para el área de parches  $m_i = 10^{v_i}$ , donde  $v_i$  está formado por tres componentes, uno que es sincrónico con la metapoblación entera, otro en la subred de parches y otro para cada parche.

El programa META-X es un software diseñado para análisis de viabilidad de poblaciones (PVA por sus siglas en inglés), que permite 1) hacer experimentos de simulación para comparar escenarios, 2) usar una estructura de modelo de ocupación, que ignora detalles de poblaciones locales y 3) una unidad unificadora para cuantificar persistencia y viabilidad (?). Aunque los PVA han tenido el problema de no tener una única medida para hacer el análisis de viabilidad META-X trabaja con el tiempo medio intrínseco hasta extinción ( $T_m$ ) como cuantificador de la viabilidad y persistencia en la población. Para esto se basa en el cálculo de la probabilidad de que la metapoblación se extinga en el tiempo  $t$ ,  $P_0(t)$ .

$$P_0(t) = 1 - c_1 \cdot e^{-t/T_m} \quad (1.24)$$

con  $c_1$  igual a la probabilidad de que la población alcance la «fase de establecimiento» o el rango de fluctuación típica, mientras  $c_1 \leq 1$ . De manera que de la relación del  $-\ln(1 - P_0(t))$  con el tiempo  $t$  surge una línea recta con pendiente  $1/T_m$  e intercepto  $-\ln(c_1)$ . En este modelo la población consiste en  $N$  parches con  $x_i = 1$  si están ocupados o  $x_i = 0$  si están vacíos. El estado de la población se define como  $x = (x_1 \dots x_N)$  y los cambios en ese estado están dados por procesos de extinción local (dentro del parche), correlación en extinción o recolonización (entre parches).

De lo anterior se deriva la ecuación para el tiempo medio de extinción de una población habitando el parche  $i$ ,  $T_i = 1/v_i$ , el cual equivale a  $T_m$  para una población en el parche  $i$ . Y el parámetro  $v_i$  es equivalente a la probabilidad de extinción en el modelo de ? (ecuación 1.11) y a la extinción local en el modelo. Con base en este parámetro se calcula, para el caso que exista correlación entre los dos procesos, la correlación en la probabilidad de extinción. Esta medida está dada por la media geométrica  $\sqrt{v_i} \cdot \sqrt{v_j} \cdot \Delta t$  y la probabilidad de extinción simultánea de es  $c_{ij} \cdot \sqrt{v_i} \cdot \sqrt{v_j} \cdot \Delta t$ , donde  $c_{ij}$  es igual a 0 cuando no existe correlación alguna. Por tanto, este parámetro equivale al grado de correlación entre el parche  $i$  y el  $j$  ( $c_{ij} \in [0, 1]$ ) (?). El submodelo para  $c_{ij}$  está dado por:

$$c_{ij} = e^{-d_{ij}/d_0} \quad (1.25)$$

con  $d_0$  definido como un parámetro que hace referencia a la longitud promedio de correlación. Cabe resaltar que el IFM típicamente ignora posibles correlaciones de extinciones entre diferentes parches. ? presentan un submodelo que representa la probabilidad de que el parche  $i$  sea recolonizado por individuos del parche  $j$ , ( $b_{ij}$ ) y se establezca una nueva población, representado por

$\sum_{x_j=1} b_{ij} \cdot \Delta t$ . Este submodelo en el IFM está estrechamente relacionado con la conectividad. Para este caso  $b_{ij}$  se define como:

$$b_{ij} = \begin{cases} \frac{E_i}{n_i} \cdot B_{ij} \cdot \frac{1}{2 \cdot I_j} & \text{si los parches } i \text{ y } j \text{ est\u00e1n conectados} \\ 0 & \text{para otros casos} \end{cases} \quad (1.26)$$

donde  $E_i$  es el n\u00famero de emigrantes que desocupan en promedio un parche  $i$  por a\u00f1o,  $n_i$  el n\u00famero de enlaces del parche  $i$  a otros parches y  $B_{ij}$  la probabilidad de que un individuo que va a migrar del parche  $i$  al parche  $j$  llegue a este.  $I_j$  hace referencia al n\u00famero de migrantes necesarios en el parche  $j$  para que se establezca una poblaci\u00f3n con una probabilidad del 50 %.

Por tanto, existe un gradiente de opciones para trabajar con metapoblaciones, algunos con una base m\u00e1s apegada a la propuesta inicial de ?, con modelos determin\u00edsticos, otros espacialmente expl\u00edcitos, que tambi\u00e9n consideran m\u00e9todos estoc\u00e1sticos, como ? y otros que se basan en otros conceptos para trabajar la din\u00e1mica de metapoblaciones, tienen similitudes con diferentes propuestas y tienen como objetivo la evaluaci\u00f3n de la viabilidad de las poblaciones como en ?.

## Objetivos

### General

Desarrollar un modelo matemático que describa el cambio en la proporción de fragmentos ocupados por una metacomunidad, considerando el efecto de competición entre dos especies según su habilidad de colonización, sometida a efectos de destrucción del hábitat por intervención antropogénica y a cambios climáticos debidos a cambios en la temperatura.

### Específicos

1. Construir el modelo utilizando un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias.
2. Analizar gráficamente el comportamiento del sistema a diferentes grados de perturbación por medio de simulaciones del efecto por destrucción antropogénica del hábitat y cambios en temperatura.



## Capítulo 2

# METODOLOGÍA

En el presente trabajo se aplica el modelo descrito por [1] y modificado por [2] y [3] (ecuación 1.8). En el modelo de [1] la tasa de colonización ocurre con probabilidad  $1 - p(t)$ . Sin embargo, para el modelo modificado por [2] y [3], esta probabilidad se ve afectada por un fenómeno de destrucción de una fracción del hábitat  $P - \sum_{j=1}^i p_j$ , donde  $P = 1 - D$ . Adicionalmente, el modelo de [2] y [3] tiene en cuenta la presencia de más de una especie. En este trabajo se aplicará el modelo a dos especies. En la Tabla 2.1 se muestran el significado, las unidades y rangos de valores de los diferentes parámetros y variables. Se hace un análisis del modelo base de [2] y [3] y se realizan sendas propuestas con respecto a los supuestos del modelo, a una escala anual. En la propuesta 1 se consideran cambios en la tasa de destrucción afectando directamente a  $P$ , con tasas de colonización y extinción constantes. En la propuesta 2, se consideran cambios en las tasas de colonización y extinción en función de anomalías en la temperatura, pero a una tasa de destrucción constante.

### 2.1. Modelo base

Para conocer acerca del comportamiento del sistema antes de introducir las modificaciones propuestas en este trabajo, se estudió el comportamiento cualitativo de las soluciones cerca de sus puntos de equilibrio en el modelo base propuesto por [2] y [3] (ecuación 1.8) aplicado a dos especies (ecuación 2.1).

$$\begin{aligned}\frac{dp_1(t)}{dt} &= c_1 \cdot p_1(t) \cdot (P - p_1(t)) - e_1 \cdot p_1(t) = f_1(p_1(t), p_2(t)) \\ \frac{dp_2(t)}{dt} &= c_2 \cdot p_2(t) \cdot (P - p_1(t) - p_2(t)) - e_2 \cdot p_2(t) - c_1 \cdot p_1(t) \cdot p_2(t) = f_2(p_1(t), p_2(t))\end{aligned}\quad (2.1)$$

Para este caso particular al aplicarse la ecuación a dos especies, se tiene un sistema diferencial de

dos ecuaciones con dos variables  $p_i(t)$ , donde  $c_i$  corresponde a la tasa de individuos que migran de otros sitios y  $e_i$  a la extinción local y pueden tomar valores entre  $[0, 1]$ . Los factores entre paréntesis hacen referencia a la fracción percibida de sitios vacíos, para la primera especie sólo se ve afectada por la fracción de parches ocupados por sí misma y para la especie 2 se incluye el efecto de la fracción de parches ocupados por ambas especies. El último término de la ecuación para la fracción de parches ocupados por la especie dos hace referencia a la oportunidad de que un sitio ocupado por la especie 1 sea colonizado por la especie 2.

### 2.1.1. Sistemas autónomos y no-autónomos

Un sistema de ecuaciones diferenciales ordinarias puede expresarse algebraicamente como:

$$\frac{d\mathbf{Y}}{dt} = f(t, \mathbf{Y}),$$

Es posible conocer cómo se comportan las soluciones del sistema al dibujar un campo de pendientes y hacer un esquema de sus soluciones o por medio de la obtención por computadora de soluciones aproximadas a partir de una condición inicial utilizando el *método de Euler o Runge-Kutta de primer orden* (?).

Las ecuaciones diferenciales en las cuales el lado derecho de la ecuación es independiente de  $t$  son conocidas como *ecuaciones diferenciales autónomas*. Estas ecuaciones adoptan la forma:

$$\frac{d\mathbf{Y}}{dt} = f(\mathbf{Y}) \tag{2.2}$$

Se consideran autónomas por ser ecuaciones diferenciales determinadas completamente por los valores de las variables dependientes. El modelo propuesto por (??) (ecuación 2.1) corresponde a este tipo de ecuaciones. Para las ecuaciones autónomas existen técnicas cualitativas que permiten hacer esquemas de las soluciones con menos aritmética que con otros métodos (?).

Por otro lado, los sistemas de ecuaciones no autónomos son aquellos sistemas en los que su comportamiento está influenciado por fuerzas externas, es decir incluyen explícitamente una dependencia en el tiempo. Esta influencia externa puede ser de diferentes naturalezas, como puede ser una fuerza periódica, una función cuasi-periódica y puede afectar el sistema en diferentes formas, puede ser aditiva, en la definición de un parámetro, o puede modular la relación funcional que define las interacciones entre el sistema (?). Las dos propuestas de este proyecto pertenecen a la categoría de no autónomos.

## 2.2. Propuesta 1: Efecto dinámico de la destrucción de fragmentos disponibles en el modelo de metapoblaciones de Levins

Para este modelo se consideró el efecto de destrucción del hábitat en la variable  $P(t)$  que define los fragmentos de hábitat disponibles en el modelo base de metapoblaciones para dos especies, pero a tasas de colonización y extinción constantes. La probabilidad de colonización se ve afectada entonces por  $P(t)$ , la presencia de la especie en cuestión y de su competidor más fuerte, para el caso de la segunda especie. Estas ecuaciones se organizan ubicando el competidor más fuerte en primer lugar (indicado con el subíndice 1 en las variables), seguido por la especie con menor habilidad competitiva (indicado con el subíndice 2 en las variables). Por lo tanto, el modelo propuesto en esta sección es el siguiente:

$$\begin{aligned}\frac{dp_1(t)}{dt} &= c_1 \cdot p_1(t) \cdot (P(t) - p_1(t)) - e_1 \cdot p_1(t) \\ \frac{dp_2(t)}{dt} &= c_2 \cdot p_2(t) \cdot (P(t) - p_1(t) - p_2(t)) - e_2 \cdot p_2(t) - c_1 \cdot p_1(t) \cdot p_2(t)\end{aligned}\quad (2.3)$$

### 2.2.1. Fracción de hábitats disponibles, $P(t)$

Se considera un efecto de destrucción unidireccional y continuo en la proporción de fragmentos disponibles, sin permitir que el hábitat se regenere, representado de la siguiente forma:

$$P(t) = \alpha \cdot e^{\beta \cdot t} \quad (2.4)$$

con  $0 \leq \alpha \leq 1$  y  $\beta \leq 0$ . Por tanto, el límite, cuando  $\beta \rightarrow 0$ :

$$\lim_{\beta \rightarrow 0} P(t) = \alpha \quad (2.5)$$

mientras que si  $\beta \rightarrow -\infty$ :

$$\lim_{\beta \rightarrow -\infty} P(t) = 0 \quad (2.6)$$

Por tanto, el máximo valor que podrá tomar  $P(t)$ , será  $\alpha$  ( $0 \leq \alpha \leq 1$ ), y  $\alpha$  (no tiene unidades), estará relacionado con la fracción de hábitats disponibles al principio del proceso y  $\beta$  (con unidad  $\frac{1}{\text{año}}$ ) con la intensidad de destrucción. Algunos ejemplos del comportamiento gráfico de esta función se pueden observar en la Figura 2.1, en el cual se muestran los valores de  $P(t)$ , durante 500 años,

con  $\alpha = 1$  y diferentes valores de  $\beta$ . Se observa que cuanto menor sea el valor de  $\beta$ , es más lenta la destrucción del hábitat.

Considerando que  $P$  es la fracción de hábitats no destruidos, esta variable se mantiene entre valores menores o iguales a la unidad, pero mayores o iguales que la suma entre  $p_1$  y  $p_2$ . Es decir:

$$p_1 + p_2 \leq P \leq 1$$

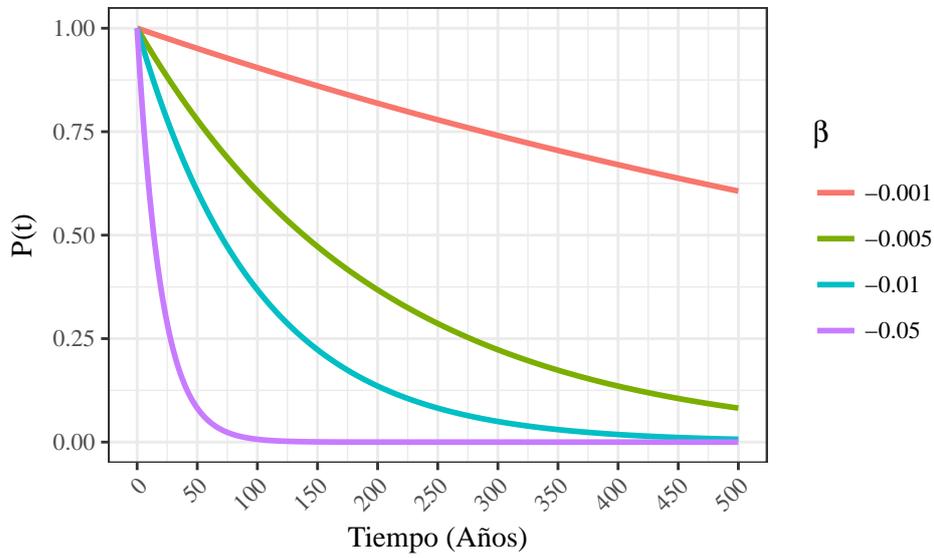


Figura 2.1: Gráfico de fracción de hábitats disponibles ( $P(t)$ ) durante 500 años, partiendo de 1 para el primer año ( $\alpha = 1$ ) y diferentes niveles de destrucción por año ( $\beta$ ).

### 2.2.2. Modelo con efecto dinámico en fracción de hábitats disponibles

Por tanto, el modelo 2.3, considerando 2.4, se define de la siguiente forma:

$$\begin{aligned} \frac{dp_1(t)}{dt} &= c_1 \cdot p_1(t) \cdot (\alpha \cdot e^{\beta t} - p_1(t)) - e_1 \cdot p_1(t) \\ \frac{dp_2(t)}{dt} &= c_2 \cdot p_2(t) \cdot (\alpha \cdot e^{\beta t} - p_1(t) - p_2(t)) - e_2 \cdot p_2(t) - c_1 \cdot p_1(t) \cdot p_2(t) \end{aligned} \quad (2.7)$$

### 2.3. Propuesta 2: Efecto dinámico de la anomalía de temperatura en las tasas de colonización y extinción del modelo de metapoblaciones de Levins

Para incluir el efecto de anomalía en la temperatura ( $A$ ) en los valores de las tasas de colonización y extinción con el tiempo ( $t$ ) se propone el siguiente modelo:

$$\begin{aligned}\frac{dp_1(t)}{dt} &= c_1(t) \cdot p_1(t) \cdot (P - p_1(t)) - e_1(t) \cdot p_1(t) \\ \frac{dp_2(t)}{dt} &= c_2(t) \cdot p_2(t) \cdot (P - p_1(t) - p_2(t)) - e_2(t) \cdot p_2(t) - c_1(t) \cdot p_1(t) \cdot p_2(t)\end{aligned}\quad (2.8)$$

Para este modelo, la probabilidad de colonización se ve afectada por un fenómeno de destrucción de una fracción del hábitat constante, la presencia de la especie en cuestión y de su competidor más fuerte, para el caso de la segunda especie. Adicionalmente, se considera un efecto de la temperatura en las tasas de colonización y extinción, denotada por  $A(t)$ , por tanto estas tasas son dinámicas y su relación con  $A(t)$  será explicada en las secciones 2.3.2 y 2.3.3.

#### 2.3.1. Función de anomalía en la temperatura, $A(t)$

Esta función es modelada como un efecto periódico con un leve incremento en el tiempo en escala anual. Se estableció con base en valores publicados por la Administración Oceánica y Atmosférica Nacional de los Estados Unidos (NOAA, por sus siglas en inglés). Esta entidad genera reportes mensuales de las anomalías en la temperatura a nivel global, los cuales datan desde 1880 hasta el presente (Figura 2.2). Las anomalías corresponden a desviaciones de un valor de temperatura de referencia o promedio a largo plazo, medidas en °C y pueden obtenerse libremente de la página del NCDC (*National Climatic Data Center*). Los datos provienen de temperaturas mensuales de la superficie terrestre publicados por la Red Mensual de Climatología Histórica Global (GHCN-M) (?).

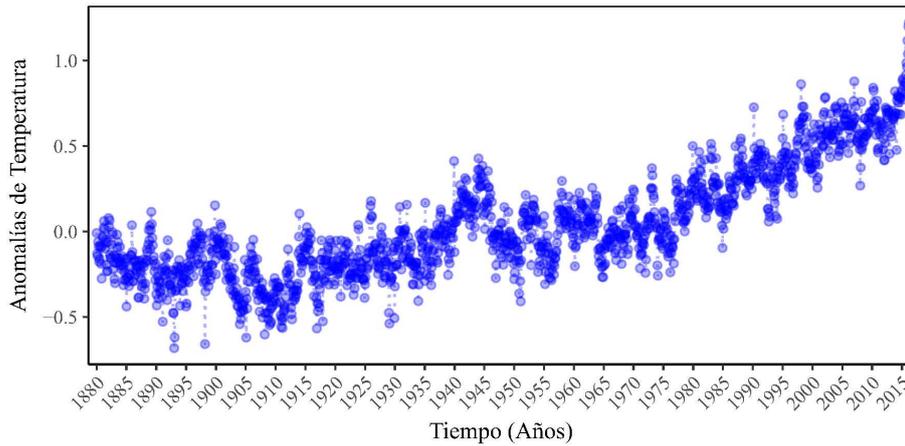


Figura 2.2: Datos de anomalías en la temperatura mensuales de la superficie terrestre a partir de 1880 hasta el 2015.

Aunque el análisis de las temperaturas comienza en 1854, sólo después de 1880 logran generar promedios globales robustos debido a que, anteriormente, los datos disponibles eran muy dispersos, tanto en el espacio como en el tiempo. Por las grandes diferencias en temperatura entre regiones, es conveniente utilizar los valores de anomalía, pues describen de forma más precisa la variabilidad del clima a lo largo de grandes áreas (?). En el caso particular de este modelo, las anomalías dan un valor a los cambios de temperatura que finalmente son los que afectarán el comportamiento de las especies. Valores positivos de anomalía corresponden a temperaturas más calientes, mientras que valores negativos se dan cuando las temperaturas fueron más frías que el promedio histórico o valor de referencia. Considerando que la escala del modelo es anual, se utilizarán los valores de anomalías reportados para cada año.

A partir de la serie de tiempo de los datos anuales de anomalía en las temperaturas durante los últimos 135 años, se realizó una regresión lineal, para obtener la tendencia de la serie a partir de la pendiente ( $s_1$ ) que refleja qué tanto han incrementado por año las anomalías en los valores de temperatura a lo largo de este período según el ajuste del modelo. Adicionalmente, se utilizaron los datos de los últimos 100, 50 y 25 años, se realizaron regresiones lineales de estos y se obtuvo la pendiente del modelo, permitiendo definir diferentes escenarios de temperatura. Es de notar que en los últimos tres escenarios el modelo se ajustó a un incremento más marcado y, por lo tanto, con pendientes más altas. Por otro lado, para definir la amplitud de la oscilación para la función se calculó la desviación estándar de los datos de anomalía ( $s_2$ ) para los tres escenarios, la cual fue menor a mayor cercanía con el presente. Cabe resaltar que al utilizar sólo una desviación estándar se cubre únicamente el 68,2% de la dispersión de los datos (Figura 2.3).

Adicionalmente, a partir del número promedio de años en los que las anomalías cambiaron su sentido (incrementaron o disminuyeron), se calculó el valor que modula el período de la función

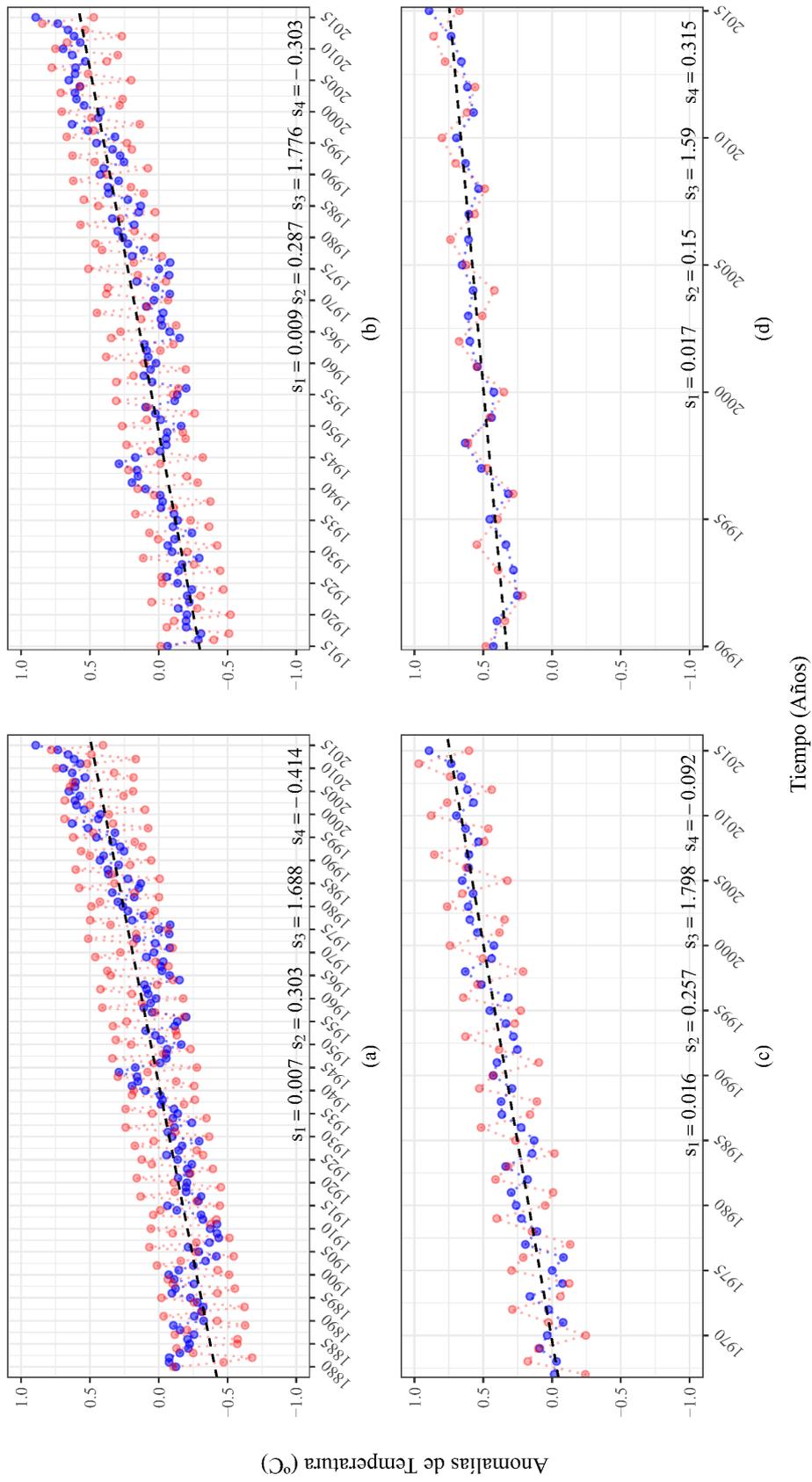


Figura 2.3: Anomalías de temperatura. En azul pueden observarse los datos de anomalía en temperatura de la superficie terrestre, en negro la recta de regresión y en rojo los valores calculados con la función propuesta los últimos a) 135, b) 100, c) 50 y d) 25 años. Cada gráfico tiene el valor correspondiente para los parámetros  $s_1$ ,  $s_2$ ,  $s_3$  y  $s_4$ .

$(s_3)$  o el cambio en el sentido de la anomalía. Con base en los datos de los 135 años de anomalías se encontró que cada 1,861 años en promedio el sentido de la anomalía cambió. Por tanto, si  $\sin(t)$  tiene un periodo  $2\pi$ , el valor que divide a  $\pi$  sería equivalente al valor que modula el período de la función  $(s_3)$ . Para calcular  $s_3$ , si se considera la situación anterior, en la ecuación del período se puede ubicar  $s_3$  de la siguiente forma:  $2\pi = 2\frac{\pi}{s_3}$ , donde  $s_3 = 1$  y se tendría un cambio en el sentido de la anomalía cada 3,142 años ( $\pi$ ). Sin embargo, como se menciona anteriormente, se requiere un período de  $2 \cdot 1,861 = 2\frac{\pi}{s_3}$  años. Por tanto, es posible despejar  $s_3$ , de manera que el valor que modula la función para este período es 1,688. Es decir, la función completa un período cada  $2 \cdot \frac{\pi}{1,688} = 2 \cdot 1,861$  años.

De lo anterior se obtiene una función que se aproxima al comportamiento de anomalías en temperatura a lo largo de una escala mensual, donde se asume que la anomalía tiene un comportamiento periódico que incrementa  $s_1$  veces por año. Esta función permite realizar proyecciones en el tiempo de los cambios en la anomalía de la temperatura, las cuales serán de utilidad para ver el efecto de este comportamiento en las funciones de colonización y extinción propuestas. La ecuación para la función de la temperatura en °C construida (Figura 2.3), fue la siguiente:

$$A(t) = s_1 \cdot t + s_2 \cdot \sin(s_3 \cdot t) + s_4 \quad (2.9)$$

El parámetro  $s_4$  corresponde al intercepto de la función, que equivale al valor de anomalía en  $t = 0$ . Con base en esta función y los valores expuestos anteriormente para los parámetros, se realizó una proyección al 2180 (Figura 2.4), donde se definieron los tres escenarios correspondientes según los datos de los últimos 135, 100, 50 y 25 años que alimentaron los modelos de regresión. De aquí en adelante se considerarán dos escenarios en relación a anomalías de temperatura, basados en los últimos 100 y 50 años, para utilizar una proyección extrema y una más conservadora para los cambios de temperatura.

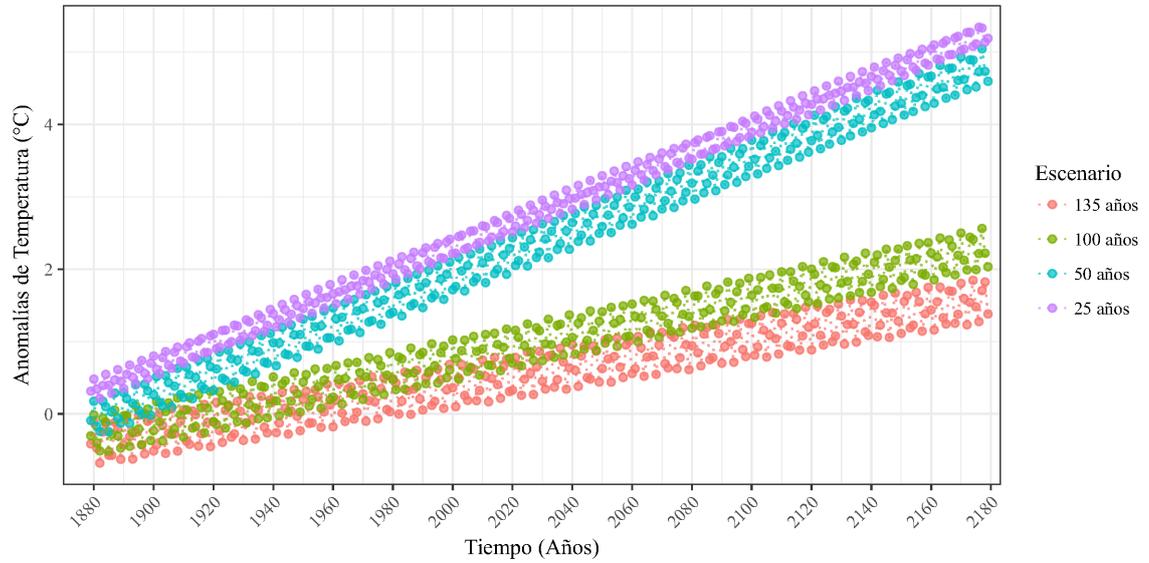


Figura 2.4: Proyección de anomalías en la temperatura por 300 años a partir de 1880 para distintos escenarios calculados de acuerdo a cuatro grupos de años históricos .

### 2.3.2. Colonización, $c_i(t)$

Para la función de colonización en el tiempo ( $t$ ) se asume una respuesta en forma de campana invertida en relación a la magnitud de la anomalía en la temperatura  $A(t)$ , porque la colonización aumenta hasta su valor máximo (1) ante cambios (de cualquier signo) en las anomalías y por tanto depende del tiempo en una escala anual de la siguiente forma:

$$c_i(A(t)) = c_i(t) = \frac{k_{0i}}{k_{1i} + e^{-k_{2i} \cdot A(t)^2}} \quad (2.10)$$

donde  $i$  corresponde a la especie y las constantes  $k_{0i}$ ,  $k_{1i}$  y  $k_{2i}$  modulan la función de colonización y  $A(t)$  es la anomalía en temperatura medida en °C. En la Tabla 2.1, se muestran el significado, las unidades y rangos de valores de los diferentes parámetros. El parámetro  $k_{2i}$  está relacionado con la capacidad de dispersión de la especie en relación a su habilidad para colonizar sitios nuevos y establece la velocidad a la cual se alcanza el valor máximo de colonización. Este parámetro puede tener valores mayores o iguales que cero ( $k_{2i} \geq 0$ ), donde valores cercanos a 0 están relacionados con una especie de capacidad de dispersión baja y por tanto más especialista (tipo  $K$ ), la cual no se moverá rápidamente de su valor de colonización inicial. Por otro lado para valores lejanos a 0, este parámetro hace referencia a una especie que migra más fácilmente a otros parches (tipo  $r$ ) y por tanto cambia su conducta de colonización más drásticamente que una más especialista. En el límite, cuando  $A(t) \rightarrow 0$  o  $k_{2i} \rightarrow 0$ :

$$\lim_{A(t); k_{2i} \rightarrow 0} c_i(t) = \frac{k_{0i}}{k_{1i} + 1} = c_{0i} \quad (2.11)$$

donde  $c_{0i}$  equivale a la tasa de colonización para anomalía 0 o habilidad de dispersión nula lo cual biológicamente es difícil que ocurra. Por otro lado, para aumentos en la anomalía en la temperatura, en el límite cuando  $A(t) \rightarrow \infty$  o  $k_{2i} \rightarrow \infty$ :

$$\lim_{A(t); k_{2i} \rightarrow \infty} c_i(t) = \frac{k_{0i}}{k_{1i}} \quad (2.12)$$

siendo  $k_{1i}$  diferente de 0, de manera que si el máximo valor que puede tomar  $c_i$  es la unidad,  $k_{0i} = k_{1i}$ .

El producto  $k_{2i} \cdot A(t)^2$  define qué tan pronunciada es la curva para la función de colonización. De lo anterior se asume que las tasas de colonización se incrementarán hasta el valor máximo (=1) con el aumento del valor absoluto de la anomalía en la temperatura y con el aumento de  $k_{2i}$ . La variable  $c_i(t)$  tiene unidades  $\frac{1}{\text{año}}$  y por ende  $k_{0i}$  presenta las mismas unidades, mientras que  $k_{1i}$  y  $k_{2i}$  no tienen unidades. Considerando que  $A(t)$  se encuentra en un exponente, las unidades de esta variable no son tomadas en cuenta en la función. Por tanto, la colonización crece hasta su máximo valor a medida que aumenta o disminuye la temperatura respecto a un valor normal al que están habituadas y si no hay cambios la colonización vuelve a su valor inicial, considerado como el valor normal para esta especie.

En la Figura 2.5 se muestra un ejemplo con un valor de 0,5 para la tasa de colonización en anomalías iguales a 0, es decir en habilidad de colonización mínima ( $c_{0i} = 0,5$ ) y, considerando  $k_{0i} = k_{1i} = 1$ . Para este caso una especie con un potencial de dispersión apartado de 0 (por ejemplo,  $k_{2i} = 10$ ) y valores de anomalía en la temperatura entre los  $-4^\circ C$  y  $+4^\circ C$ , el comportamiento del parámetro de colonización alcanzaría valores de 1 a anomalías alrededor de  $1^\circ C$ , mientras que con un valor próximo a 0 (por ejemplo,  $k_{2i} = 0,5$ ), este parámetro alcanzaría valores de 1 a anomalías alrededor de  $3^\circ C$ .

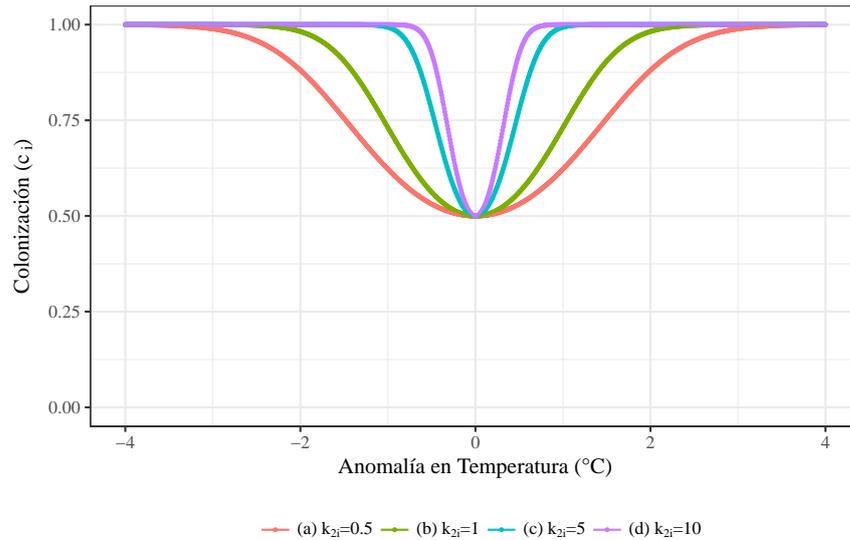


Figura 2.5: Comportamiento de  $c_i(t)$  para diferentes valores de anomalías de temperatura y de potencial de dispersión ( $k_{2i}$ ), con colonización mínima en 0,5 ( $c_{0i} = 0,5$ ) y parámetros  $k_{0i} = k_{1i} = 1$ .

### 2.3.3. Extinción, $e_i(t)$

Para esta función se asume que las tasas de extinción se incrementarán con cualquier anomalía en la temperatura, ya sea hacia condiciones más frías o más calientes. Al igual que para la función de colonización tendrá una forma de campana invertida y se escribe de la siguiente forma:

$$e_i(A(t)) = e_i(t) = \frac{r_{0i}}{r_{1i} + e^{-r_{2i} \cdot A(t)^2}} \quad (2.13)$$

Esta función cuenta con un parámetro de extinción ( $e_{0i}$ ) cuando  $A(t) = 0$  o  $r_{2i} = 0$ . Este último parámetro, está relacionado con el potencial de dispersión de la especie al igual que  $k_{2i}$  en la fórmula de colonización. Sin embargo, según el tipo de selección de la especie será su respuesta. El valor de  $r_{2i}$  será el inverso de  $k_{2i}$  (y diferente de 0), si se asume que especies con altas tasas de colonización que se ven obligadas a migrar tendrán un cambio más lento en sus tasas de extinción, mientras que especies con bajas tasas de colonización tendrán un crecimiento acelerado de sus tasas de extinción, debido a que se ven forzadas a salir de sus condiciones ideales. En el límite, cuando  $A(t) \rightarrow 0$  o  $r_{2i} \rightarrow 0$ :

$$\lim_{A(t); r_{2i} \rightarrow 0} e_i(t) = \frac{r_{0i}}{r_{1i} + 1} = e_{0i} \quad (2.14)$$

donde  $e_{0i}$  equivale a la tasa de extinción para 0 anomalías o habilidad de dispersión nula. Por otro lado, para aumentos en la anomalía en la temperatura, cuando  $A(t) \rightarrow \infty$  o  $r_{2i} \rightarrow \infty$ :

$$\lim_{A(t); r_{2i} \rightarrow \infty} e_i(t) = \frac{r_{0i}}{r_{1i}} \quad (2.15)$$

con  $r_{1i}$  diferente de 0.

### 2.3.4. Modelo con efecto de cambios en temperatura en las tasas de colonización y extinción

El modelo con cambios en temperatura definida por 2.9 en las tasas de extinción y colonización se define de la siguiente forma:

$$\begin{aligned} \frac{dp_1(t)}{dt} &= \frac{k_{01} \cdot p_1(t) \cdot (P - p_1(t))}{k_{11} + e^{-k_{21} \cdot (s_1 \cdot t + s_2 \cdot \sin(s_3 \cdot t) + s_4)^2}} - \frac{r_{01} \cdot p_1(t)}{r_{11} + e^{-r_{21} \cdot (s_1 \cdot t + s_2 \cdot \sin(s_3 \cdot t) + s_4)^2}} \\ \frac{dp_2(t)}{dt} &= \frac{k_{02} \cdot p_2(t) \cdot (P - p_1(t) - p_2(t))}{k_{12} + e^{-k_{22} \cdot (s_1 \cdot t + s_2 \cdot \sin(s_3 \cdot t) + s_4)^2}} - \\ &\quad \frac{r_{02} \cdot p_2(t)}{r_{12} + e^{-r_{22} \cdot (s_1 \cdot t + s_2 \cdot \sin(s_3 \cdot t) + s_4)^2}} - \frac{k_{01} \cdot p_1(t) \cdot p_2(t)}{k_{11} + e^{-k_{21} \cdot (s_1 \cdot t + s_2 \cdot \sin(s_3 \cdot t) + s_4)^2}} \end{aligned} \quad (2.16)$$

Los parámetros que se incluyen en estas ecuaciones son definidos en la Tabla 2.1, junto con sus unidades.

Tabla 2.1: Significado de las variables y parámetros, con sus unidades.

| Parámetros | Unidades                              | Rango                | Significado   |
|------------|---------------------------------------|----------------------|---|
| $t$        | <i>año</i>                            | $[0, +\infty)$       | Unidad de tiempo del modelo.  |
| $p_1$      | —                                     | $[0, 1]$             | Fracción de hábitats ocupados por la especie 1.   |
| $p_2$      | —                                     | $[0, 1]$             | Fracción de hábitats ocupados por la especie 2.   |
| $c_1$      | $\frac{1}{\text{año}}$                | $[0, 1]$             | Tasa de colonización para la especie 1.   |
| $c_2$      | $\frac{1}{\text{año}}$                | $[0, 1]$             | Tasa de colonización para la especie 2.   |
| $e_1$      | $\frac{1}{\text{año}}$                | $[0, 1]$             | Tasa de extinción para la especie 1.  |
| $e_2$      | $\frac{1}{\text{año}}$                | $[0, 1]$             | Tasa de extinción para la especie 2.  |
| $P$        | —                                     | $[0, 1]$             | Fracción de hábitats disponibles.   |
| $\alpha$   | —                                     | $[0, 1]$             | Parámetro que modula la intensidad de la destrucción del hábitat, relacionado con la intensidad de destrucción inicial. |
| $\beta$    | $\frac{1}{\text{año}}$                | $(-\infty, 0]$       | Parámetro que modula la intensidad de la destrucción del hábitat por año.   |
| $A$        | $^{\circ}\text{C}$                    | $(-\infty, +\infty)$ | Anomalía en la temperatura.   |
| $s_1$      | $\frac{^{\circ}\text{C}}{\text{año}}$ | $(-\infty, +\infty)$ | Pendiente de la función de anomalías en la temperatura.   |
| $s_2$      | $^{\circ}\text{C}$                    | $[0, +\infty)$       | Amplitud de la oscilación en los rangos de temperatura.   |
| $s_3$      | $\frac{\text{rad}}{\text{año}}$       | $[0, +\infty)$       | Parámetro que modula el período de la función de anomalía en la temperatura.  |
| $s_4$      | $^{\circ}\text{C}$                    | $(-\infty, +\infty)$ | Anomalía de la temperatura en $t = 0$ .   |
| $k_{0i}$   | $\frac{1}{\text{año}}$                | $[0, +\infty)$       | Parámetro que modula la función de colonización de la especie $i$ .   |
| $k_{1i}$   | —                                     | $(0, +\infty)$       | Parámetro que modula la función de colonización de la especie $i$ .   |
| $k_{2i}$   | —                                     | $[0, +\infty)$       | Parámetro para el potencial de dispersión de la especie $i$ en relación a la colonización.                              |
| $c_{0i}$   | —                                     | $[0, 1]$             | Parámetro de colonización para $A(t) = 0$ o $k_{2i} = 0$ .  |
| $r_{0i}$   | $\frac{1}{\text{año}}$                | $[0, +\infty)$       | Parámetro que modula la función de extinción de la especie $i$ .  |
| $r_{1i}$   | —                                     | $(0, +\infty)$       | Parámetro que modula la función de extinción de la especie $i$ .  |
| $r_{2i}$   | —                                     | $[0, +\infty)$       | Parámetro para el potencial de dispersión de la especie $i$ en relación a la extinción.                                 |
| $e_{0i}$   | —                                     | $[0, 1]$             | Parámetro de extinción de la especie $i$ para $A(t) = 0$ o $k_{2i} = 0$ .   |

Con base en esta información se caracterizó el sistema según el modelo base (??), a partir del cual se harán las respectivas comparaciones con los dos modelos propuestos. Con el uso de los software R (vs3.2.3) y Maple (vs18) se realizaron los gráficos de comportamiento de las variables según diferentes propuestas para los parámetros, los retratos fase y las simulaciones del comportamiento

del sistema. Se utilizó el método *rk4* en R, por medio del paquete *deSolve* y *rkf45* en Maple para resolver las ecuaciones por medio del método de Runge-Kutta-Fehlberg. Para la Propuesta 1 se plantearon dos escenarios de destrucción del hábitat y cuatro combinaciones para los parámetros colonización y extinción y se realizó la proyección a 500 años. Para la Propuesta 2 se plantearon cuatro posibles panoramas para evaluar el comportamiento de  $p_i(t)$  y las variables  $c_i(t)$  y  $e_i(t)$ . Se realizaron los gráficos de estas variables según los dos escenarios de la función de anomalías en la temperatura (100 años y 50 años) y cuatro combinaciones para los parámetros de las funciones de colonización y extinción. Se observó el comportamiento de estas propuestas con base en un valor inicial para la anomalía en la temperatura a partir del 2015 y se proyectó 500 años más hasta el 2515.

## Capítulo 3

# RESULTADOS

### 3.1. Modelo base

#### 3.1.1. Puntos de equilibrio del sistema

Se caracterizó el Modelo Base con el objetivo de comprender el funcionamiento del sistema en su propuesta original y dado que este modelo consiste en un sistema autónomo, se hallaron los puntos de equilibrio. Estos puntos son valores constantes que son soluciones del sistema. La ecuación 2.2, es en realidad, una ecuación vectorial que representa a un sistema de ecuaciones diferenciales autónomas, en el cual

$$\mathbf{Y} = \begin{pmatrix} y_1(t) \\ y_2(t) \\ \cdot \\ \cdot \\ y_n(t) \end{pmatrix}$$

y

$$f(\mathbf{Y}) = \begin{pmatrix} \frac{dy_1(t)}{dt} \\ \frac{dy_2(t)}{dt} \\ \cdot \\ \cdot \\ \frac{dy_n(t)}{dt} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1(y_1, y_2, \dots, y_n) \\ f_2(y_1, y_2, \dots, y_n) \\ \cdot \\ \cdot \\ f_n(y_1, y_2, \dots, y_n) \end{pmatrix} \quad (3.1)$$

Para la mayoría de los sistemas no pueden hallarse explícitamente todas las soluciones del sistema de ecuaciones diferenciales 2.2. Por dicha razón los ceros de la función vectorial  $f$  tienen especial

importancia. Se dice que un vector real constante  $\mathbf{E} = \begin{pmatrix} E_1 \\ E_2 \\ \cdot \\ \cdot \\ E_n \end{pmatrix}$  es un punto crítico del sistema

de ecuaciones diferenciales 2.2, si es un cero de  $f$ , esto es  $f(\mathbf{E}) = \mathbf{0}$ . Si se sustituye a  $\mathbf{Y}$  por  $\mathbf{E}$  en el sistema 2.2 ambos lados de la ecuación son iguales a cero. Esto significa que si  $\mathbf{E}$  es un punto crítico del sistema 2.2, entonces  $\mathbf{Y} = \mathbf{E}$  es una solución del mismo. A una solución  $\mathbf{Y} = \mathbf{E}$  del sistema 2.2 se la conoce como solución de equilibrio, pues es constante para cualquier valor de  $t$ . Los equilibrios son las únicas soluciones constantes del sistema 2.2.

Sin resolver el sistema de ecuaciones diferenciales 2.2 se puede deducir el comportamiento cualitativo de las soluciones cerca de sus puntos de equilibrio, obteniendo la matriz jacobiana del sistema y sus correspondientes autovalores (??). Si  $\mathbf{E}$  es un punto de equilibrio  $\begin{pmatrix} p_1^* \\ p_2^* \end{pmatrix}$ , entonces la matriz jacobiana  $\mathbf{J}$  del sistema 2.1 se expresa como la matriz de las derivadas parciales del sistema en el punto de equilibrio:

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1(\mathbf{E})}{\partial p_1} & \frac{\partial f_1(\mathbf{E})}{\partial p_2} \\ \frac{\partial f_2(\mathbf{E})}{\partial p_1} & \frac{\partial f_2(\mathbf{E})}{\partial p_2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} A & B \\ C & D \end{pmatrix} \quad (3.2)$$

Donde:

$$A = c_1 \cdot (P - 2 \cdot p_1^*) - e_1$$

$$B = 0$$

$$C = -p_2^* \cdot (c_1 + c_2)$$

$$D = c_2 \cdot (P - p_1^* - 2 \cdot p_2^*) - e_2 - c_1 \cdot p_1^*$$

Para determinar la naturaleza del punto de equilibrio deben hallarse los autovalores de la matriz jacobiana. Es decir, se deben hallar los valores tales que

$$\begin{vmatrix} A - \lambda & B \\ C & D - \lambda \end{vmatrix} = 0 \quad (3.3)$$

Para este caso el elemento  $B$  de la matriz  $\mathbf{J}$  es igual a 0, por tanto, los autovalores pueden obtenerse resolviendo la ecuación característica de este determinante, que puede ser escrita como

$$(A - \lambda) \cdot (D - \lambda) = 0 \quad (3.4)$$

De manera que los autovalores son  $A$  y  $D$ .

- Si  $A$  y  $D$  son ambos negativos, entonces las soluciones que comienzan cerca del punto de equilibrio  $\mathbf{Y} = \mathbf{E}$  se acercan a éste cuando  $t$  tiende a infinito. Por lo tanto, el punto de equilibrio es asintóticamente estable (la inclusión de unos pocos sitios ocupados no altera el sistema);
- si  $A$  y  $D$  son ambos positivos, las soluciones con condiciones iniciales cercanas del punto de equilibrio  $\mathbf{E}$  tienden a alejarse de éste cuando  $t$  crece. Se dice entonces que el punto  $\mathbf{E}$  es un punto de equilibrio inestable (la inclusión de unos pocos sitios ocupados alterará al sistema);
- si  $A$  y  $D$  tienen signos opuestos, hay soluciones con condiciones iniciales cerca del punto de equilibrio que se acercan a éste cuando  $t$  se incrementa, pero también hay soluciones con posición inicial cerca del punto de equilibrio que se alejan cuando  $t$  crece. El punto de equilibrio es inestable;
- si  $A$  o  $D$  son 0 se debe realizar un análisis exhaustivo para su clasificación.

Para este sistema se definen cuatro puntos de equilibrio:

1.  $\mathbf{E}_1 = (0, 0)$  con  $p_1^* = p_2^* = 0$ , para este caso los elementos de la matriz  $\mathbf{J}$  se definen de la siguiente forma:

$$A = c_1 \cdot P - e_1$$

$$B = 0$$

$$C = 0$$

$$D = c_2 \cdot P - e_2$$

y por tanto, los autovalores son  $\lambda_1 = c_1 \cdot P - e_1$  y  $\lambda_2 = c_2 \cdot P - e_2$ . De manera que este punto de equilibrio es estable sólo cuando  $P < \frac{e_1}{c_1}$  y  $P < \frac{e_2}{c_2}$ .

2.  $\mathbf{E}_2 = \left(0, P - \frac{e_2}{c_2}\right)$  con  $p_1^* = 0$ , con elementos de la matriz  $\mathbf{J}$  definidos como

$$A = c_1 \cdot P - e_1$$

$$B = 0$$

$$C = \left(\frac{e_2}{c_2} - P\right) \cdot (c_1 + c_2)$$

$$D = e_2 - c_2 \cdot P$$

por tanto, en este punto, los autovalores son  $\lambda_1 = c_1 \cdot P - e_1$  y  $\lambda_2 = e_2 - c_2 \cdot P$ . Este punto es estable sólo cuando  $P < \frac{e_1}{c_1}$  y  $P > \frac{e_2}{c_2}$ . De manera que cuando  $\mathbf{E}_1$  es estable, este punto deberá ser inestable y viceversa.

3.  $\mathbf{E}_3 = \left(P - \frac{e_1}{c_1}, 0\right)$  con  $p_2^* = 0$ , los elementos de la matriz  $\mathbf{J}$  serían

$$A = e_1 - c_1 \cdot P$$

$$B = 0$$

$$C = 0$$

$$D = e_1 \cdot \left( \frac{c_2}{c_1} + 1 \right) - e_2 - c_1 \cdot P$$

con autovalores iguales a  $\lambda_1 = e_1 - c_1 \cdot P$  y  $\lambda_2 = e_1 \cdot \left( \frac{c_2}{c_1} + 1 \right) - e_2 - c_1 \cdot P$ . Por tanto, este punto es estable sólo cuando  $P > \frac{e_1}{c_1}$  y  $P > \frac{e_1 \cdot \left( \frac{c_2}{c_1} + 1 \right) - e_2}{c_1}$ .

4. Para  $\mathbf{E}_4$ , se debe igualar cada ecuación a 0 y despejar  $p_1$  y  $p_2$ , lo cual se describe a continuación:

$$\begin{aligned} c_1 \cdot p_1 \cdot (P - p_1) - e_1 \cdot p_1 &= 0 \\ c_1 \cdot p_1 \cdot (P - p_1) &= e_1 \cdot p_1 \\ c_1 \cdot (P - p_1) &= e_1 \\ c_1 \cdot P - e_1 &= c_1 \cdot p_1 \\ P - \frac{e_1}{c_1} &= p_1^* \end{aligned} \tag{3.5}$$

con  $c_1 > 0$ . Y para  $p_2$ :

$$\begin{aligned} c_2 \cdot p_2 \cdot (P - p_1 - p_2) - e_2 \cdot p_2 - c_1 \cdot p_1 \cdot p_2 &= 0 \\ c_2 \cdot \left( P - P + \frac{e_1}{c_1} - p_2 \right) - e_2 - c_1 \cdot \left( P - \frac{e_1}{c_1} \right) &= 0 \\ c_2 \cdot \frac{e_1}{c_1} - c_2 \cdot p_2 - e_2 - c_1 \cdot P + e_1 &= 0 \\ c_2 \cdot \frac{e_1}{c_1} - (e_2 - e_1) - c_1 \cdot P &= c_2 \cdot p_2 \\ \frac{e_1}{c_1} - \frac{(e_2 - e_1)}{c_2} - \frac{c_1}{c_2} \cdot P &= p_2^* \end{aligned} \tag{3.6}$$

Por tanto,  $\mathbf{E}_4 = \left( P - \frac{e_1}{c_1}, \frac{e_1}{c_1}, \frac{e_2 - e_1}{c_2} - \frac{c_1}{c_2} \cdot P \right)$ , donde los elementos de la matriz  $\mathbf{J}$  equivaldrían a

$$A = e_1 - c_1 \cdot P$$

$$B = 0$$

$$C = \left( \frac{c_1}{c_2} \cdot P + \frac{e_2 - e_1}{c_2} - \frac{e_1}{c_1} \right) \cdot (c_1 + c_2)$$

$$D = c_1 \cdot P - e_1 \cdot \left( \frac{c_2}{c_1} + 1 \right) + e_2$$

de manera que los autovalores en este punto se definen como  $\lambda_1 = e_1 - c_1 \cdot P$  y  $\lambda_2 = c_1 \cdot P - e_1 \cdot \left( \frac{c_2}{c_1} + 1 \right) + e_2$ . Para este caso este punto será estable sólo cuando  $P > \frac{e_1}{c_1}$  y  $P < \frac{e_1 \cdot \left( \frac{c_2}{c_1} + 1 \right) - e_2}{c_1}$ . De manera que cuando  $\mathbf{E}_4$  es inestable,  $\mathbf{E}_3$  es estable y viceversa.

Lo anterior se resume en la Tabla 3.1:

Tabla 3.1: Puntos de equilibrio del sistema según el modelo propuesto por ? y ? y sus autovalores.

|             | $E_1$               | $E_2$                 | $E_3$  | $E_4$   |
|-------------|---------------------|-----------------------|--|---|
| $p_1$       | 0                   | 0                     | $P - \frac{e_1}{c_1}$  | $P - \frac{e_1}{c_1}$   |
| $p_2$       | 0                   | $P - \frac{e_2}{c_2}$ | 0  | $\frac{e_1}{c_1} - \frac{e_2 - e_1}{c_2} - \frac{c_1}{c_2} \cdot P$ |
| $\lambda_1$ | $c_1 \cdot P - e_1$ | $c_1 \cdot P - e_1$   | $e_1 - c_1 \cdot P$  | $e_1 - c_1 \cdot P$   |
| $\lambda_2$ | $c_2 \cdot P - e_2$ | $e_2 - c_2 \cdot P$   | $e_1 \cdot \left(\frac{c_2}{c_1} + 1\right) - e_2 - c_1 \cdot P$ | $c_1 \cdot P - e_1 \cdot \left(\frac{c_2}{c_1} + 1\right) + e_2$    |

### 3.1.2. Evaluación del sistema con los parámetros de referencia

Se generaron diferentes combinaciones de valores según las características de los dos tipos de especies descritas hasta ahora. Se considera en todos los casos  $P = 0,80$ , con el objetivo trabajar con un hábitat que ya tuviera un grado de destrucción ( $P < 1$ ). En cuanto a los valores iniciales de la fracción de parches ocupados por ambas especies se utilizó  $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$ , asumiendo que las especies se encontraban en iguales condiciones de ocupación del hábitat, quedando fragmentos de hábitats disponibles. Las especies tipo  $K$  se generaron con valores para las tasas de colonización entre 0,1 y 0,4, para simular especies que no tuvieran tasas de colonización muy altas. En relación a las tasas de extinción se generaron valores entre 0,05 y 0,4 veces la tasa de colonización; p.e. si  $[c_1; c_2; e_1; e_2]$  los datos irían de  $[0,1; 0,2; 0,01; 0,01]$  hasta  $[0,3; 0,4; 0,12; 0,16]$ . Por otro lado, para las especies tipo  $r$  se generaron valores de tasa de colonización entre 0,6 y 0,9, con unas tasas de extinción entre 0,55 y 0,9 veces la tasa de colonización, con valores entre  $[0,6; 0,7; 0,33; 0,38]$  hasta  $[0,8; 0,9; 0,72; 0,81]$ . Adicionalmente, se generó un tipo de especie con características intermedias entre las de selección tipo  $r$  y  $K$ , con unas tasas de colonización entre 0,3 y 0,7 y unas tasas de extinción entre 0,3 y 0,65 veces la tasa de colonización, es decir unos datos que se movían entre  $[0,3; 0,4; 0,09; 0,12]$  hasta  $[0,6; 0,7; 0,39; 0,45]$ .

Todas estas combinaciones fueron reducidas a un menor número al eliminar todas aquellas en las cuales los valores para los puntos de equilibrio en el modelo base no estuvieran dentro del rango en el cual se encuentra definido  $p_i$  ( $[0, 1]$ ). Para los casos de las especies de selección tipo  $r$  y la especie intermedia entre tipo  $r$  y  $K$ , se encontraron más de 200 combinaciones de números, por lo cual se seleccionaron las combinaciones con los valores mínimos y máximos de extinción para cada especie, por cada combinación entre las cifras de colonización de las especies. Igualmente, para todos los casos se descartaron las combinaciones en las cuales tasa de extinción de la especie 2 sería menor a la de la especie 1, debido a que se espera que esta sea un colonizador más débil que la especie 1 y por tanto su tasa de extinción no debería ser menor. Ya con estos valores, se obtuvieron tres gráficos con los diferentes comportamientos entre las especies (Figura 3.1 (a), Figura 3.1 (b) y Figura 3.2).

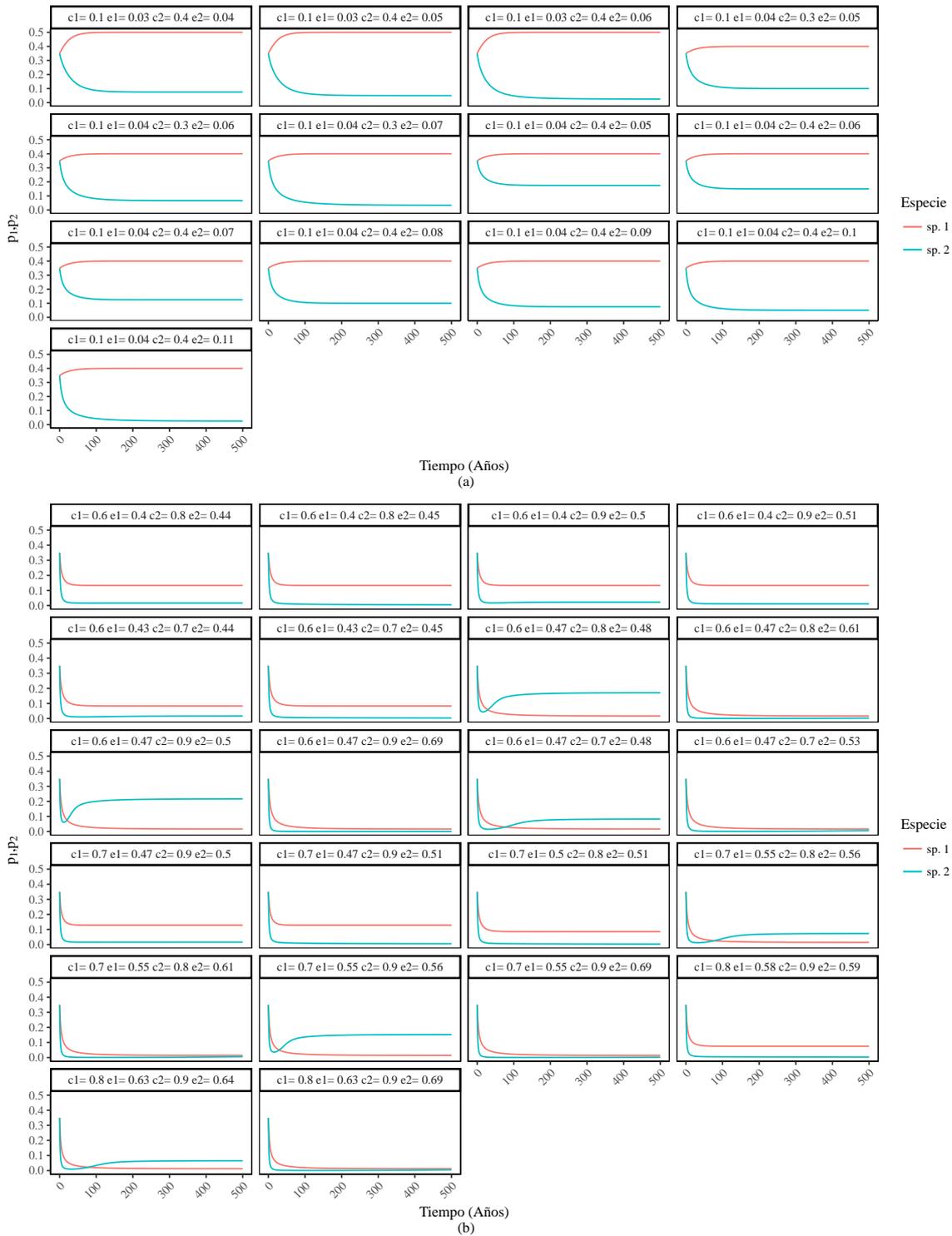


Figura 3.1: Fracción de parches ocupados por dos especies con características de selección tipo  $K$  (a) y tipo  $r$  (b) de acuerdo al Modelo de  $\gamma$  y  $\gamma$ , con  $P = 0,80$  y  $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$  a lo largo de 500 años (para diferentes valores de colonización y extinción en dos especies,  $c_1, e_1, c_2, e_2$ ).



Figura 3.2: Fracción de parches ocupados por dos especies con características intermedias entre especies de selección tipo  $K$  y tipo  $r$  (para diferentes valores de colonización y extinción en dos especies,  $c_1, e_1, c_2, e_2$ ) de acuerdo al Modelo de ? y ?, con  $P = 0,80$  y  $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$  a lo largo de 500 años.

A partir del procesamiento anterior, se obtuvieron cuatro grupos de parámetros que definirán las condiciones iniciales de los modelos propuestos. Con el objetivo de comparar las diferentes propuestas del modelo en relación al modelo original donde no se contempla algún efecto dinámico en la destrucción del hábitat o en los valores de colonización y extinción de la especie, se graficó el comportamiento del modelo propuesto por ? y ? bajo estos grupos de parámetros y se comparó con lo que se obtiene para cada propuesta. Se trabajó a una escala anual, para ver el comportamiento del modelo durante 500 años con el objetivo de visualizar tendencias a largo plazo. Sin embargo, se recomienda manejar tiempos más cortos al momento de incluir las funciones para la tasa de destrucción de hábitat y la colonización ya que estas acumularán un error para cada año en la predicción.

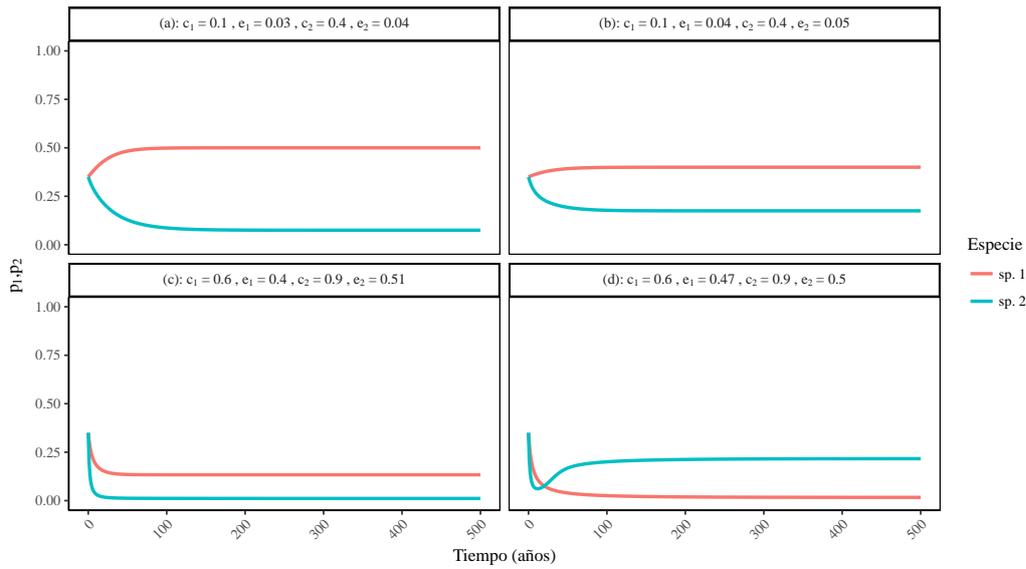


Figura 3.3: Fracción de parches ocupados por dos especies con características de selección tipo  $K$  (a) y (b) y de tipo  $r$  (c) y (d), con  $P = 0,80$  y  $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$ , según el modelo de ? y ? a lo largo de 500 años.

Se consideró la especie con menor tasa de colonización como el competidor más fuerte y por tanto la especie 1, y se seleccionaron los comportamientos que más se destacaron de cada combinación de parámetros. Al reemplazar estos parámetros en los puntos de equilibrio del sistema se encuentra que para todos casos, sólo  $\mathbf{E}_4$  tiene los dos autovalores negativos y por tanto es un punto de equilibrio estable (Tabla 3.2). En la figura 3.3(a) y (b) se puede observar un escenario donde la fracción de parches ocupados de la especie 1 aumenta hasta 0,50 en (a) y 0,40 en (b), por encima del valor inicial de la fracción de parches ocupados, mientras para la especie 2 disminuye hasta 0,07 en (a) y 0,17 en (b). Por otro lado, en la figura 3.3(c) la fracción de parches ocupados por las dos especies disminuye hasta 0,13 para la especie 1 y 0,01 para la especie 2. Finalmente, en la figura 3.3(d) se observa un caso particular donde la fracción de parches ocupados por la especie 2 toma valores mayores que para la especie 1 y posteriormente se estabilizan, la especie 1 en 0,02 y la especie 2 en 0,22, manteniéndose por encima de la especie 1. También puede observarse este comportamiento en la figura 3.4, que muestra los valores que toman  $p_1$  y  $p_2$  durante los 500 años evaluados para cada grupo de parámetros. De esta figura es evidente que al inicio para (a) y (b) los valores de  $p_1$  y de  $p_2$  cambian más lentamente que en (c) y (d). Por otro lado, para (c) en las dos especies la fracción de parches ocupados disminuye más rápidamente y para (d) aunque los dos disminuyen, con  $p_1$  menor a 0,1,  $p_2$  aumenta.

Tabla 3.2: Valores de los puntos de equilibrio con su respectivo autovalor para el modelo base.

|     | $E_1$       | $E_2$ | $E_3$ | $E_4$ |       | $E_1$ | $E_2$ | $E_3$ | $E_4$ |       |
|-----|-------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| (a) | $p_1$       | 0     | 0     | 0,50  | 0,50  | (b)   | 0     | 0     | 0,40  | 0,40  |
|     | $p_2$       | 0     | 0,70  | 0     | 0,08  |       | 0     | 0,68  | 0     | 0,18  |
|     | $\lambda_1$ | 0,05  | 0,05  | -0,05 | -0,05 |       | 0,04  | 0,04  | -0,04 | -0,04 |
|     | $\lambda_2$ | 0,28  | -0,28 | 0,03  | -0,03 |       | 0,27  | -0,27 | 0,07  | -0,07 |
| (c) | $p_1$       | 0     | 0     | 0,13  | 0,13  | (d)   | 0     | 0     | 0,02  | 0,02  |
|     | $p_2$       | 0     | 0,23  | 0,0   | 0,01  |       | 0     | 0,24  | 0     | 0,22  |
|     | $\lambda_1$ | 0,08  | 0,08  | -0,08 | -0,08 |       | 0,01  | 0,01  | -0,01 | -0,01 |
|     | $\lambda_2$ | 0,21  | -0,21 | 0,01  | -0,01 |       | 0,22  | -0,22 | 0,20  | -0,20 |

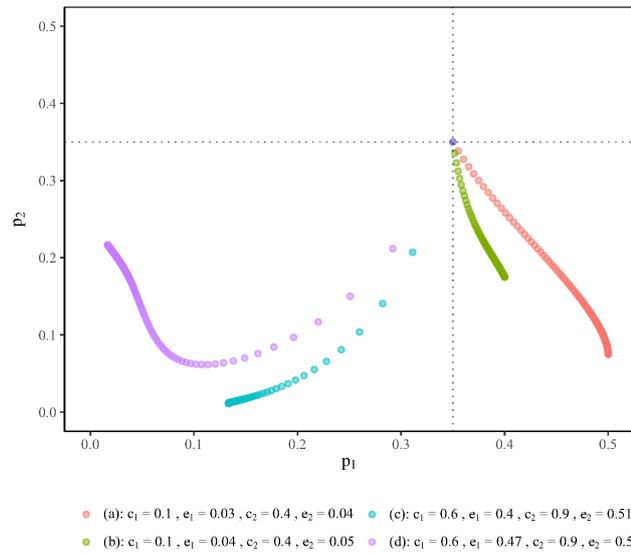


Figura 3.4: Dinámica de la fracción de parches ocupados por las especies 1 y 2 en el modelo de ? y ?, con  $P = 0,80$  y  $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$  para diferentes valores de los parámetros  $c_1, e_1, c_2, e_2$  donde (a) y (b) corresponden a dos especies tipo  $K$  y (c) y (d) a dos especies de tipo  $r$ . En «<https://plot.ly/~MaIsAp/1/>» se presenta el gráfico considerando el eje del tiempo ( $t$ ).

## 3.2. Propuesta 1

### 3.2.1. Escenarios y comportamiento del sistema

Considerando 1.000 valores diferentes para  $\beta$  entre  $-0,0005$  y  $-0,5$  (cada  $0,0005$ ) y un  $\alpha = 0,80$ , se definieron dos escenarios de destrucción del hábitat, los cuales se evaluaron para las cuatro combinaciones diferentes de valores que se vieron en el modelo base según lo expuesto en la figura 3.3,  $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$ , se graficó el comportamiento del modelo a lo largo de 500 años según cada escenario, con el objetivo de encontrar un comportamiento asintótico en el sistema, dado que inicialmente se realizó para 100 años y no era posible observar estas tendencias. Se resaltaron tres escenarios del comportamiento de la función en el tiempo para  $\beta = -0,001$  en el primer escenario

de destrucción y el más leve, para  $\beta = -0,005$  y  $\beta = -0,01$  para el último escenario de destrucción y el más fuerte (Figura 3.5).

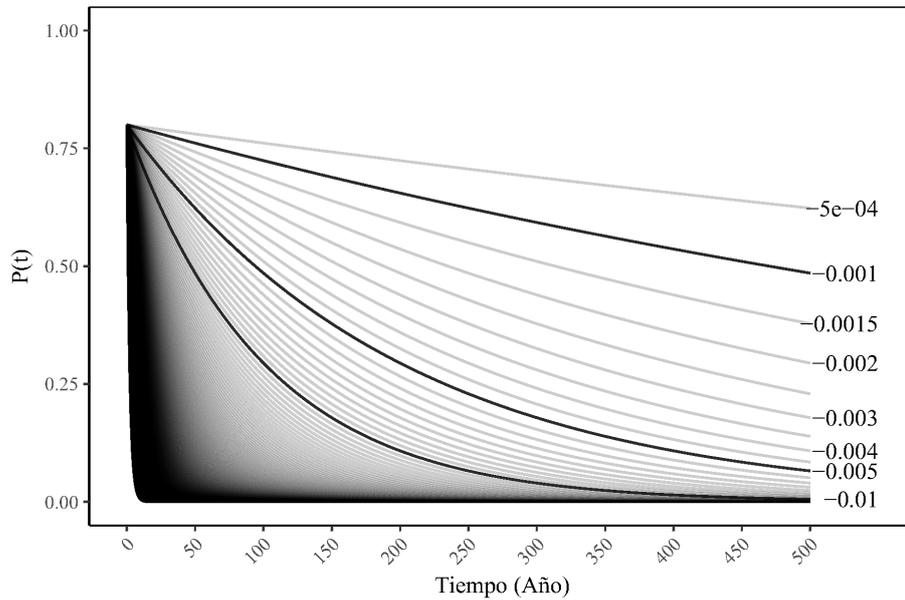


Figura 3.5: Función de fracción de hábitats disponibles según el escenario de destrucción del hábitat con  $\alpha = 0,8$ .

Para el escenario con  $\beta = -0,001$  a los 500 años la fracción de hábitats disponible se mantiene por encima de 0,5, reduciendo casi a la mitad la fracción de hábitats disponibles. Por otro lado, en los primeros 100 años evaluados, para el escenario en el cual  $\beta = -0,005$ , la fracción de hábitats disponibles alcanza valores de alrededor de 0,5 y a los 500 años de 0,065; para  $\beta = -0,01$ , la fracción de hábitats disponibles alcanza valores alrededor de 0,3 y a los 500 años 0,005 (alrededor de 10 veces menos que para el escenario 1), reduciendo casi en su totalidad el hábitat disponible. Por otro lado, en la Figura 3.6 se puede observar el comportamiento del sistema según los parámetros evaluados en la Figura 3.3 y los valores para  $\beta$  expuestos anteriormente. De esta figura se evidencia que a menor valor de  $\beta$ , mayor el efecto en la especie dominante, ya que en los casos (a), (b) y (c) se observa que para la especie 1 el cambio en los fragmentos ocupados es mayor que para la especie 2, mientras que en (d) el cambio es más evidente en la especie 2. Igualmente, de la Figura 3.7, se observa que a mayor destrucción de fragmentos disponibles en el tiempo (menor  $\beta$ ), la fracción de hábitats ocupados por las dos especies van a tender más rápido a 0.

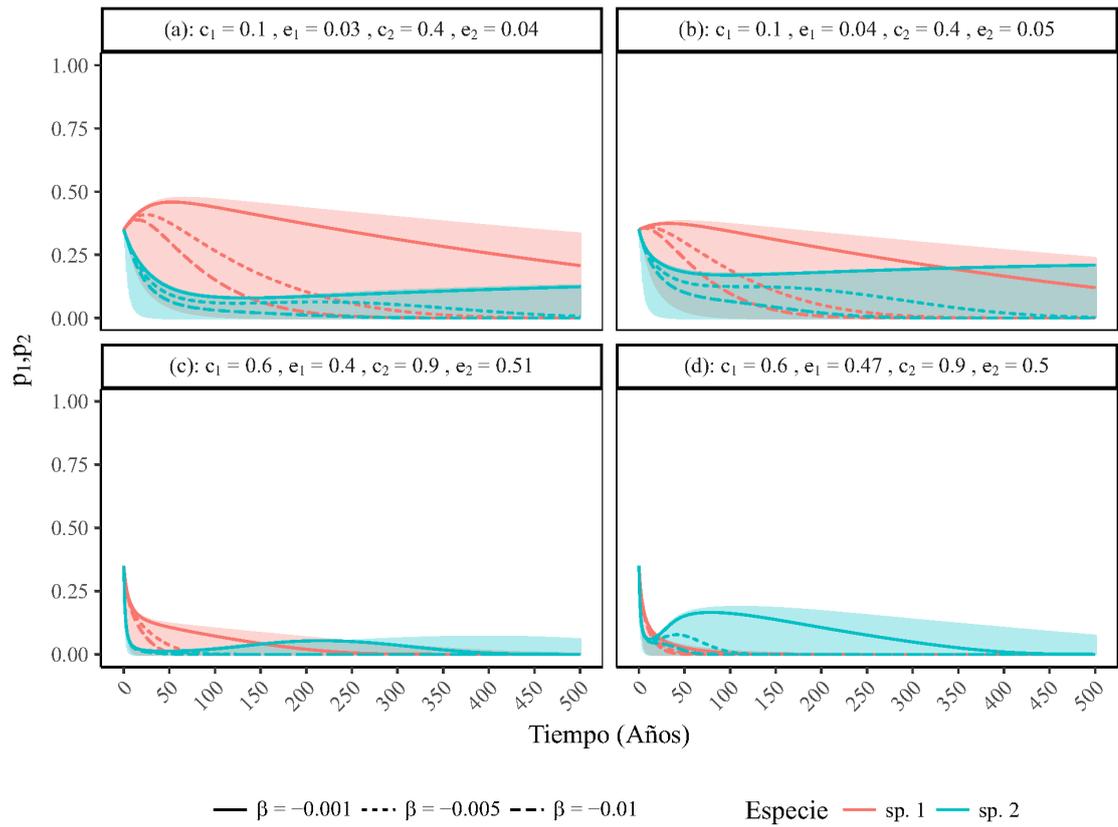


Figura 3.6: Solución del sistema de ecuaciones para la propuesta 1 con  $\alpha = 0,80$  y  $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$  para tres escenarios de destrucción del hábitat (valores de  $\beta$ ) y para diferentes valores de los parámetros  $c_1, e_1, c_2, e_2$  donde (a) y (b) corresponden a dos especies tipo  $K$  y (c) y (d) a dos especies de tipo  $r$ .

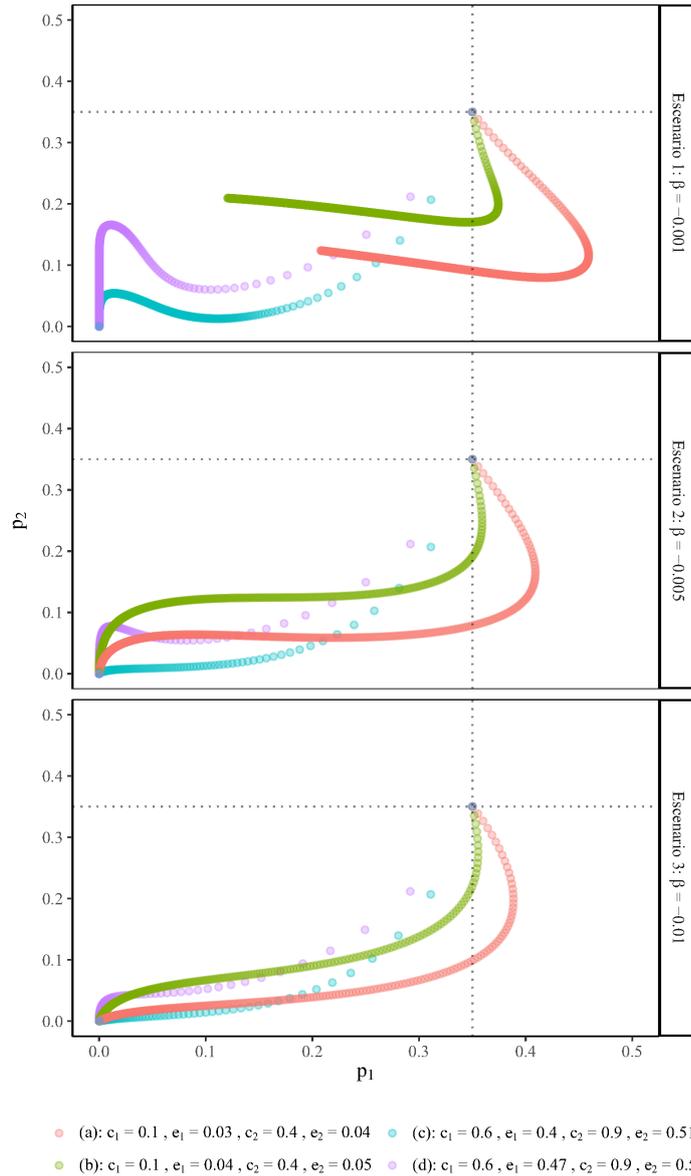


Figura 3.7: Fracción de parches ocupados por las especies 1 y 2 en tres escenarios de destrucción del hábitat, evaluados en el modelo de la Propuesta 1, con  $\alpha = 0,80$  y  $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$  para diferentes valores de los parámetros  $c_1, e_1, c_2, e_2$  donde (a) y (b) corresponden a dos especies tipo  $K$  y (c) y (d) a dos especies de tipo  $r$ . En [«https://plot.ly/~MaIsAp/12/#/»](https://plot.ly/~MaIsAp/12/#/) se presenta el gráfico considerando el eje del tiempo ( $t$ ).

### 3.3. Propuesta 2

#### 3.3.1. Variables $c_i(t)$ y $e_i(t)$ y comportamiento del sistema

Se plantearon 100 escenarios diferentes tomando como base las series de tiempo para las anomalías entre 1880-2015 a 1980-2015 y se hicieron las proyecciones a 500 años, de las cuales se resaltaron tres, una para la proyección de las anomalías tomando como base 1880-2015, otra con la serie a

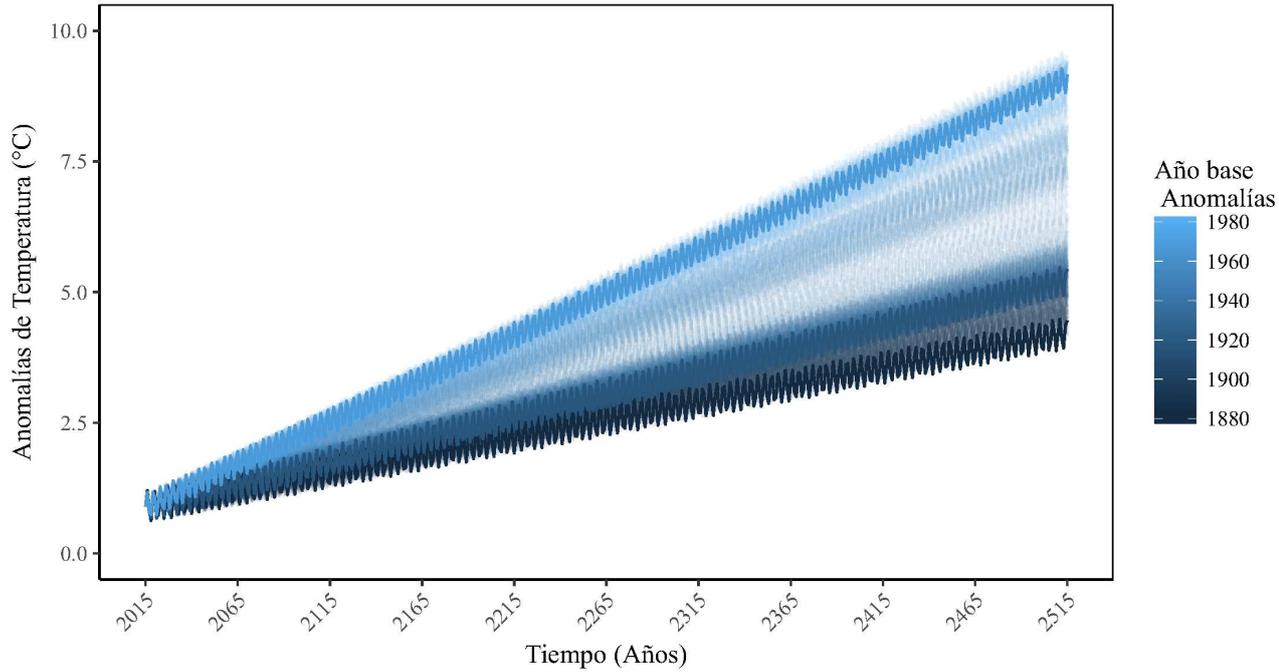


Figura 3.8: Función de Anomalía en la temperatura según las proyecciones realizadas a 500 años tomando como base los datos entre 1880 y 1980.

partir de 1915 a 2015 como base y por último una para 1965 a 2015 (figura 3.8). Se graficó el comportamiento de las variables de colonización y extinción a lo largo de 500 años según los tres escenarios resaltados para dos especies, como se expuso en el modelo base (Figura 3.9). Los gráficos (a) y (b) corresponden a especies de tipo  $K$  y los gráficos (c) y (d) a especies tipo  $r$ . Para definir los valores de  $k_{2i}$ , a las especies tipo  $r$  se les asignó un valor 5 veces mayor que para las tipo  $K$ , ya que estas especies son buenas dispersoras. Mientras que para  $r_{2i}$  se usó  $1/k_{2i}$  en todos los casos, de manera que cuando  $k_{2i}$  fue alto,  $r_{2i}$  fue bajo en el caso de especies con buena colonización y baja sensibilidad ocasionada por variaciones en la temperatura para el parámetro de extinción. En consecuencia, para las especies tipo  $K$  el valor de  $k_{2i}$  fue menor y  $r_{2i}$  mayor, considerando que son especies con baja colonización y con alta sensibilidad a las variaciones en las anomalías en las temperaturas. Para la función de anomalía en la temperatura se utilizó como intercepto el valor de anomalía en la temperatura para el año 2015 ( $s_4 = 0,8943$ ), por tanto, este modelo estaría haciendo una proyección a partir de este año hasta el 2515 según los cambios en las variables de colonización y extinción en este período.

Los valores de  $k_{0i}$ ,  $k_{1i}$ ,  $r_{0i}$  y  $r_{1i}$  se definieron considerando los parámetros  $c_i$  y  $e_i$  del modelo base como el valor en el tiempo cero ( $t = 0$ ). Adicionalmente, con el objetivo de estudiar el cambio de las funciones hasta su valor máximo ( $=1$ ), se consideraron los parámetros  $k_{0i} = k_{1i}$ . Por tanto, estos parámetros se despejaron con base en las funciones de  $c_i(0)$  y  $e_i(0)$ , de la siguiente forma:

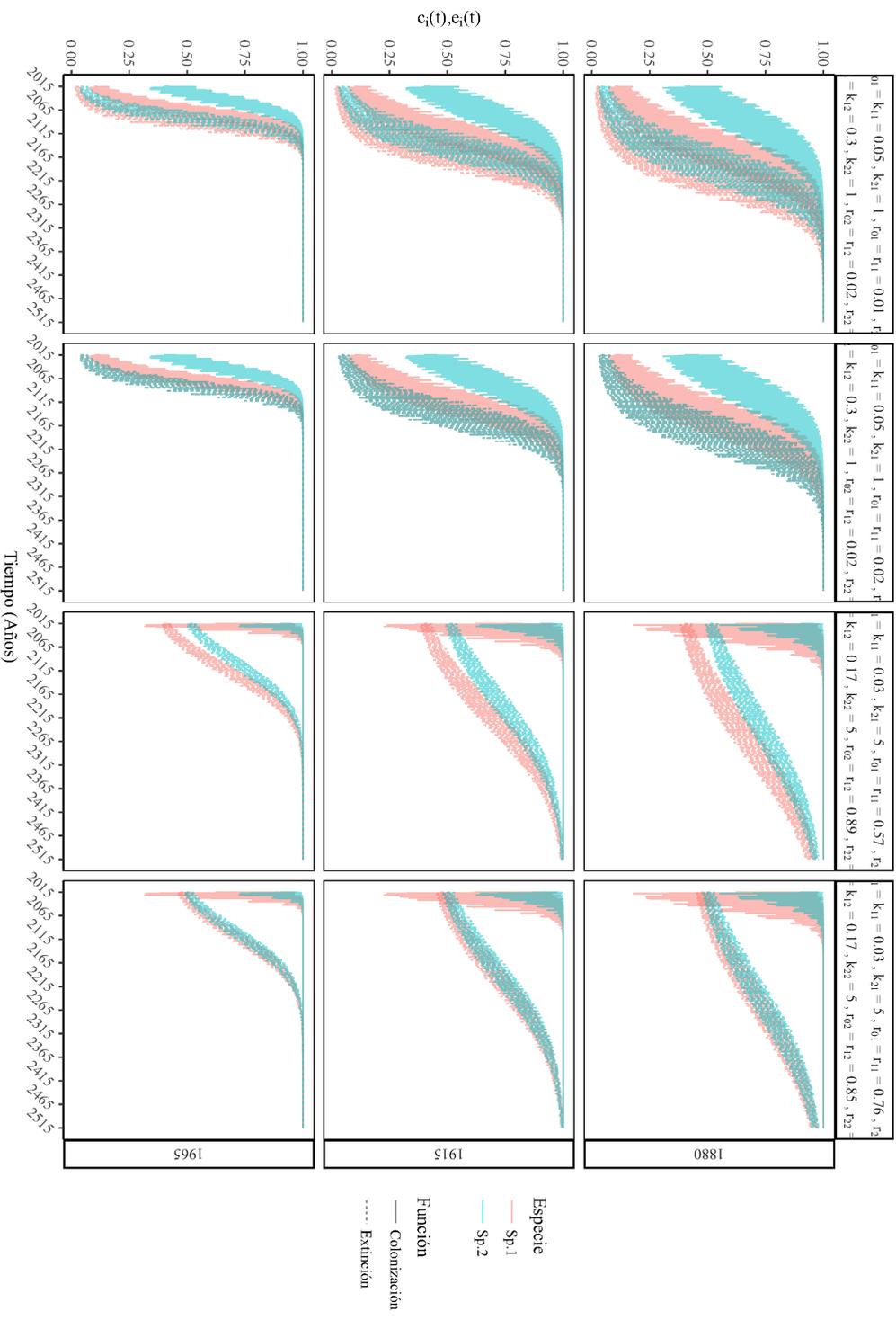


Figura 3.9: Comportamiento de las funciones de colonización y extinción según diferentes valores para las variables del modelo de la Propuesta 2 y para tres escenarios de temperatura (Escenario 1 basado en 135 años de anomalías en temperatura, escenario 2 basado en los últimos 100 años y escenario 3 basado en los últimos 50 años de anomalías en temperatura). Con  $P = 0,80$  y  $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$  y donde (a) y (b) corresponden a dos especies tipo  $K$  y (c) y (d) a dos especies de tipo  $r$ .

$$c_i(0) = \frac{k_{0i}}{k_{0i} + e^{-k_{2i} \cdot (s_4^2)}}$$

$$k_{0i} = \frac{c_i(0) \cdot e^{-k_{2i} \cdot (s_4^2)}}{(1 - c_i(0))}$$

y

$$e_i(0) = \frac{r_{0i}}{r_{0i} + e^{-r_{2i} \cdot (s_4^2)}}$$

$$r_{0i} = \frac{e_i(0) \cdot e^{-r_{2i} \cdot (s_4^2)}}{(1 - e_i(0))}$$

En la figura 3.9, se observa que la tasa de colonización de las especies tipo  $r$  llega más rápidamente a 1 en el segundo escenario y en los cuatro casos converge a valores próximos a 1, mientras que las tasas de extinción no se alejan mucho de su valor inicial. Por otro lado, para las especies tipo  $K$  la tasa de extinción toma valores mayores a la tasa de colonización a medida que aumentan los valores de anomalías en la temperatura. Al resolver el sistema de ecuaciones (Figura 3.10), considerando  $P = 0,80$  y unas condiciones iniciales para  $p_1(t)$  y  $p_2(t)$  de 0,35 y 0,35 respectivamente, se observa el efecto oscilatorio de la función de anomalía en la temperatura en las variables del modelo. Además, para el escenario basado en los últimos 50 años de temperaturas (1965), la fracción de parches ocupados por las especies desciende más rápidamente, especialmente para la especie 1 en (a) y en (b). Por otro lado, para (c) y (d) se da un cambio importante en las tendencias, inicialmente las dos especies tienen una caída en los valores de la fracción de parches ocupados, pero la especie 1 presenta un leve incremento y luego sigue disminuyendo.

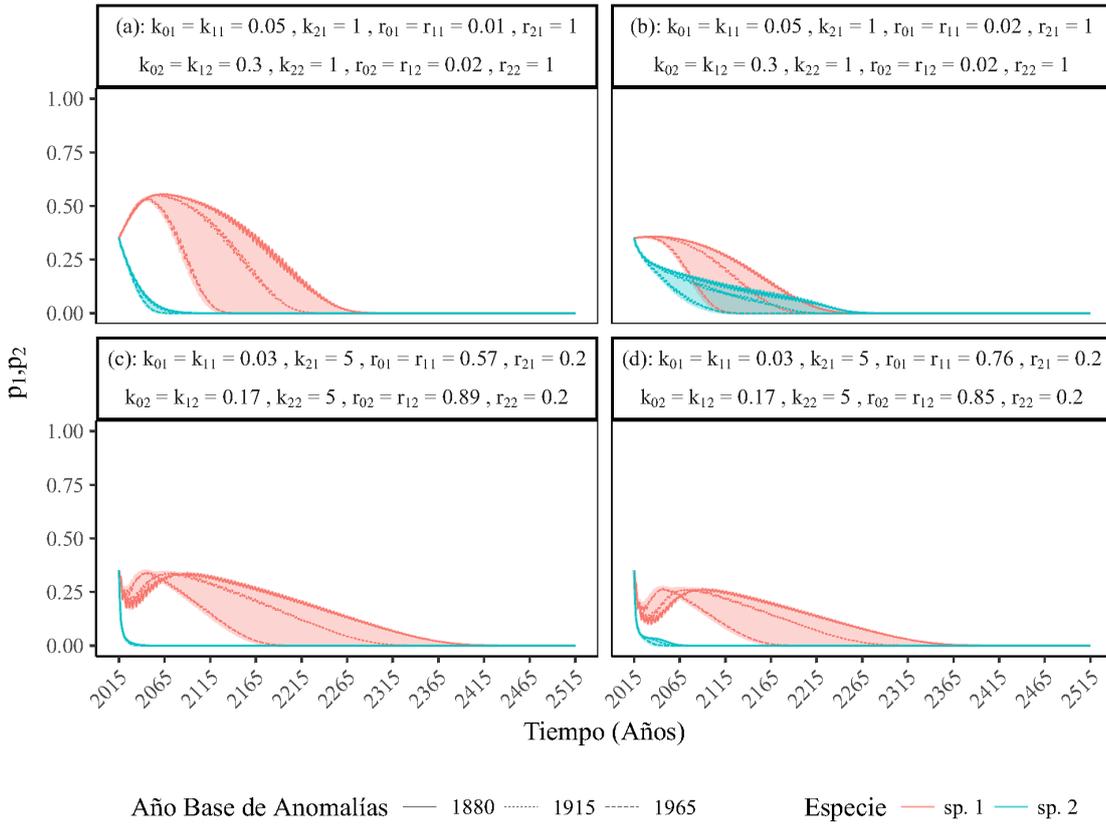


Figura 3.10: Solución del sistema de ecuaciones para la propuesta 2 con  $P = 0,80$  y  $p_1(0) = p_2(0) = 0,35$  de acuerdo a los escenarios basados en los últimos 135 años, 100 años y los últimos 50 de anomalías en la temperatura para diferentes valores de los parámetros que definen  $c_1(t)$ ,  $e_1(t)$ ,  $c_2(t)$ ,  $e_2(t)$  donde (a) y (b) corresponden a dos especies tipo  $K$  y (c) y (d) a dos especies de tipo  $r$ .

Finalmente, en la figura 3.11 se observa el incremento de  $p_1$  para (a) en relación a uno muy leve para (b), mientras que en (c) y (d), al igual que en la propuesta 1 la fracción de hábitats ocupados por la especie se mantiene por debajo del valor inicial, sin embargo al final se observa una tendencia a tomar valores de 0 para las dos especies luego de alrededor de 100 años.

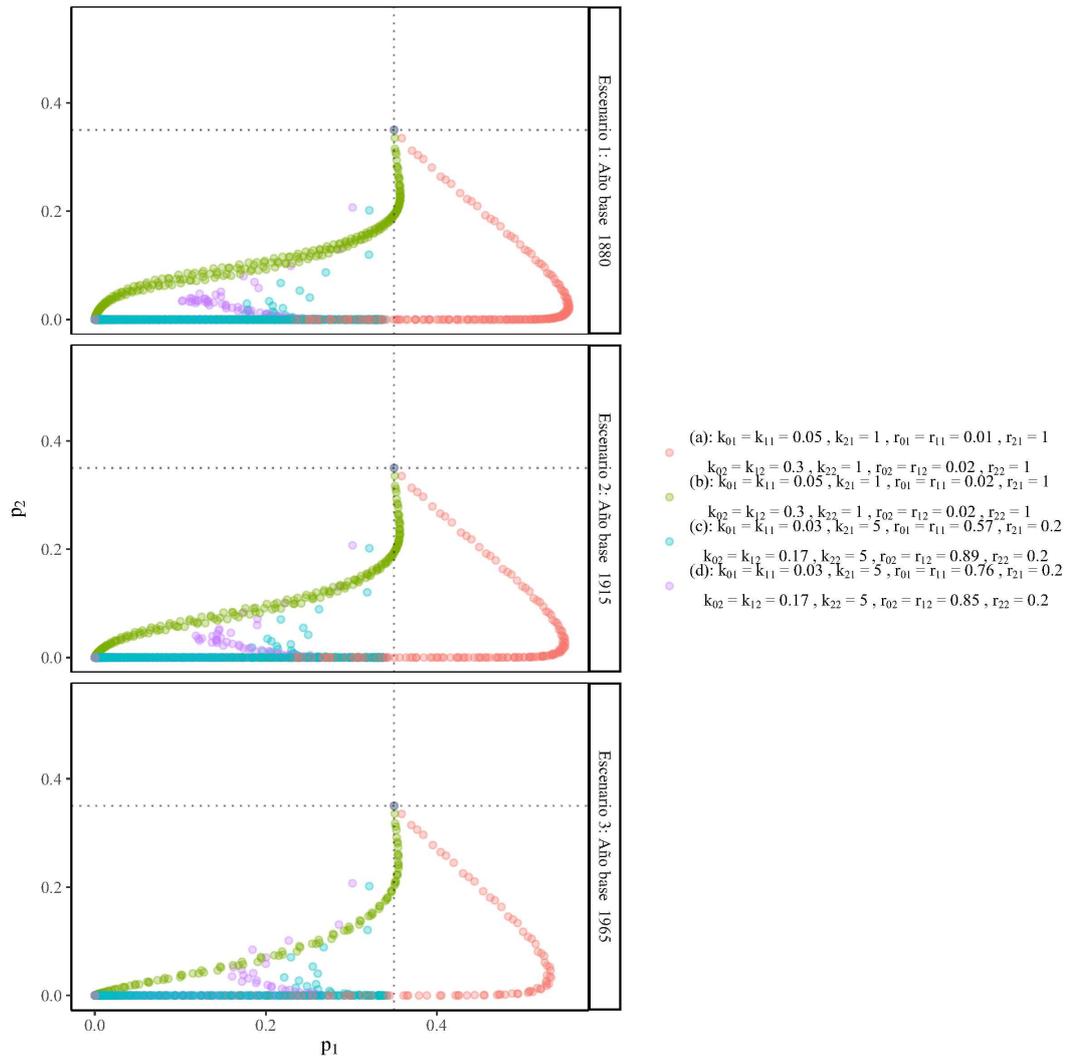


Figura 3.11: Fracción de parches ocupados por las especies 1 y 2, según color para los diferentes parámetros evaluados, en tres escenarios de anomalías en las temperaturas en el modelo de la Propuesta 2, con  $P = 0,80$ ,  $p_1(0) = 0,35$  y  $p_2(0) = 0,35$ , donde (a) y (b) corresponden a dos especies tipo  $K$  y (c) y (d) a dos especies de tipo  $r$ . En «<https://plot.ly/~MaIsAp/16/#/>» se presenta el gráfico considerando el eje del tiempo ( $t$ ).



## Capítulo 4

# DISCUSIÓN

El modelo de metapoblaciones de ? ha servido como base para toda una serie de investigaciones cuando se habla de fragmentación del hábitat, cada una enfocada en una temática diferente. Se han evaluado modelos que consideran un «efecto de rescate»; que conectan el modelo de Levins a procesos estocásticos entre cada población local; que consideran distancia entre parches; variaciones en las tasas de extinción y colonización; estocasticidad ambiental y demográfica; y modelos de metacomunidades evaluando competencia entre poblaciones e interacciones depredador-presa (?). Estos modelos se han evaluado para diferentes organismos, entre ellos invertebrados acuáticos como dafnias (??), en artrópodos como ácaros y principalmente mariposas (?????), en ranas (?), aves (??), mamíferos (?) y en plantas (???). En este trabajo se construyeron dos propuestas basadas en el modelo de ?, por medio de un sistema no autónomo de ecuaciones diferenciales ordinarias, agregando un efecto dependiente del tiempo para los valores de la fracción de parches disponibles (ecuación 2.7) y de las tasas de colonización y extinción (ecuación 2.16).

La Propuesta 1 que considera el efecto dinámico de destrucción de hábitats disponibles es de interés debido a que uno de los factores que más contribuyen a la pérdida de la diversidad es la destrucción de hábitats, la cual genera paisajes cada vez más fragmentados. Se utilizó una función que altera la fracción de hábitats disponibles en el tiempo ( $P(t)$ ), la cual depende de dos parámetros: un parámetro que parte de la fracción de parches disponibles al principio ( $\alpha$ ) y un parámetro ( $\beta$ ) que define la velocidad del cambio de  $P(t)$ . Bajo esta función se considera que con el tiempo se pierden los fragmentos que han quedado disponibles, de manera que se asume que  $P(t)$  disminuye de manera exponencial. Se ensayaron tres grados de destrucción, una conservadora y otras dos en las que luego de 500 años en las que la fracción de hábitats disponibles alcanza valores menores a 0,065, siendo en una de ellas más extrema que la otra.

Para el escenario más extremo luego de 100 años hay disponible alrededor del 30 % de los fragmentos

de hábitat. Esta cifra se eligió considerando que de acuerdo a ? se esperaba que para el 2020 el área de los bosques se viera reducida en un 50 %, en relación con el área que para 1960 cubría la superficie de la tierra. De forma similar según ? (MEA) y ? para 2050 se espera un promedio de destrucción del hábitat del 70 %. De la figura 3.6 se observa que el efecto de destrucción afecta más de forma negativa a la fracción de parches ocupados por la especie que se encuentra dominando, mientras que para la otra especie la fracción de parches ocupados se mantiene casi igual e incluso llega a un punto en el que incrementa la fracción de parches ocupada por ésta, para finalmente disminuir, incluso por debajo de la fracción de parches disponibles y sin la presencia de la especie dominante.

A diferencia de ?, ? y ? donde el modelo es espacialmente explícito, ellos utilizan un parámetro de distancia entre parches e igualmente pueden categorizar los parches según su calidad, sin tener que asignar un valor general para todo el hábitat. Este modelo aborda desde una perspectiva determinística un escenario en el cual la variabilidad ambiental no entra a afectar los parámetros de colonización y extinción de la especie, sin embargo las especies disminuyen antes de que la fracción de parches disminuya a valores cercanos a 0. Por tanto, es fundamental considerar que bajo este escenario la sola disponibilidad del hábitat y unas tasas de colonización y extinción constantes no contribuirán a la permanencia de las especies en los parches y la fracción de parches ocupados por las especies se va a ver afectada.

A pesar de todas las variantes que pueden tener las diferentes modificaciones al modelo de ?, los procesos clave en dinámicas de metapoblaciones son la tasa de extinción y colonización (?). Por tanto, en la Propuesta 2 se incluyó un efecto ocasionado por anomalías en la temperatura en las tasas de extinción y colonización. Se consideró necesario partir de una función que simulara el comportamiento del cambio de las temperaturas en el tiempo, la cual fue creada con base en datos disponibles de los cambios en las anomalías a nivel global. De manera que se incluyó un efecto oscilatorio, con un incremento en el tiempo al sistema de ecuaciones y se evaluó el comportamiento del sistema.

De manera análoga a la creación de especies virtuales que hacen para generar simulaciones del efecto de diferentes aspectos en los modelos de distribución de especies, se utilizaron las características de dos grupos de especies definidos (tipo  $K$  y tipo  $r$ ) como base, con diferente sensibilidad a los cambios de temperatura y una aproximación a los valores de colonización y extinción iniciales usados anteriormente para el modelo base y la Propuesta 1. Estas características se encuentran definidas en los parámetros  $k_{0i}; k_{1i}$  y  $r_{0i}; r_{1i}$ , los cuales determinan hasta qué valores incrementan las tasas de colonización y extinción y sus valores iniciales (Tabla 2.1). Adicionalmente, están los parámetros  $k_{2i}$  y  $r_{2i}$ , los cuales junto con la función de anomalías en la temperatura definen la amplitud del cambio en las tasas y qué tan rápido incrementan a su máximo valor. Se trabajó  $r_{2i}$

como el inverso de  $k_{2i}$ , considerando que especies que migran más fácilmente no tendrán un cambio tan drástico en sus tasas de colonización, mientras que especies con valores bajos de  $k_{2i}$ , podrían verse muy afectadas por tener que migrar de parches.

De la figura 3.9 se observa que las especies en (a) y (b) tardan más en llegar a su máximo en las tasas de colonización, mientras que las tasas de extinción aumentan más que en (c) y (d) como efecto de definir  $r_{2i} = 1/k_{2i}$ . Las especies en (c) y (d) comienzan con tasas de extinción altas aunque estas no tienen una amplitud de oscilación tan grande y no incrementan tanto en el tiempo. Sin embargo, a pesar de estos cambios drásticos en las tasas de extinción y colonización, el comportamiento general de la solución del modelo en (a) y (b) no es tan diferente como en (c) y (d).

En la figura 3.10 se observa que en relación a la figura 3.3, todas las especies en los dos escenarios tendieron rápidamente a 0 en la fracción de parches ocupados por ellas y no sólo las especies dominantes como en la Propuesta 1. Adicionalmente, a mayores los valores en las tasas de colonización y extinción, fue mayor la influencia del efecto oscilatorio de las anomalías en las temperaturas. Particularmente para (c) y (d) se observaron los mayores cambios en la fracción de parches ocupados, ya que la especie 1 que en los dos casos para el modelo base presentó un decremento en su fracción de parches ocupados, para esta propuesta, tuvo un leve incremento, sin superar su valor inicial de parches ocupados y luego disminuyó. En (d) el cambio con relación al modelo base es más evidente aún, pues para este caso la especie 2 siempre mantiene unos valores de fracción de parches ocupados menor que para la especie 1, lo cual no ocurre en el modelo base.

Queda pendiente revisar el comportamiento de este modelo si se incluye un efecto rescate como hace ? en la función de incidencia. Para esta función de Incidencia la probabilidad de extinción depende del área del parche y contiene un parámetro que relaciona el grado de dependencia del riesgo de extinción en el tamaño del parche y por tanto en el tamaño de la población. Por su parte, la colonización depende del número de inmigrantes y la distancia entre parches. Esta variable también incluye un parámetro que describe la habilidad de colonización de la especie ( $y$ ), que funciona de manera opuesta al  $k_{2i}$  con el que se trabaja en la Propuesta 2, para el cual buenos colonizadores, que se ven poco afectados por el aislamiento, tienen un  $y$  pequeño. De manera similar, esta variable tiene un comportamiento en forma de «S», como se estableció en el presente trabajo, donde el parámetro  $y$  determina qué tan rápido la probabilidad de colonización se acerca a 1 con el incremento de inmigrantes ( $M_i$ ).

Ya que en estos modelos no se plantea que las poblaciones tienen un Continente o una Fuente, los cuales son resistentes a extinción y proveen organismos colonizadores, la metapoblación eventualmente llega a la extinción, pues estas locaciones garantizan la persistencia de las especies. Sin

embargo, si el número de parches y la fracción esperada de parches ocupados no es muy pequeña, se espera que la metapoblación converja a un estado de cuasi-equilibrio antes de una extinción (?). Adicionalmente, en SPOMSIM se considera la variación ambiental como una variable estocástica con un efecto directo en las áreas de los parches, afectando directamente las tasas de extinción y colonización.

Este modelo trabajado por ?, ? y ? son espacialmente explícitos y en los que se considera el cambio en cada parche, mientras que en el modelo de Levins se consideran las dinámicas de las poblaciones locales. Sin embargo, los modelos de ? y ? arrojan como en este trabajo un resultado de fracción de parches ocupados en el tiempo  $t$ . Estos modelos tratan de mantener un nivel de simplicidad, aunque en el planteamiento de modelos siempre es importante mantener un balance entre la simplicidad y la complejidad, dado que modelos muy complejos pueden llegar a ser muy difíciles de interpretar y puede ser muy difícil estimar los valores de los parámetros para validarlos. Por eso modelos simples son de importancia, ya que si se logran validar y tienen una buena respuesta a los valores reales, facilitan el trabajo de coleccionar la información necesaria para realizar predicciones.

Las dos propuestas de este trabajo dejan de lado un factor muy importante al no considerar de qué manera se afecta el cambio en el tamaño y la calidad de los parches. Sin embargo, se tiene en cuenta la variación ambiental desde la perspectiva de anomalías de temperatura y su efecto en las variables de colonización y extinción. Adicionalmente, también es de importancia contemplar los diferentes grupos etarios, ya que una población con dinámicas asincrónicas puede facilitar que ésta se mantenga a largo plazo, dado que hay especies que toleran diferentes condiciones según su etapa de vida. Por ejemplo en ? las poblaciones de *Daphnia* sobrevivieron los cambios en temperatura y precipitación gracias a la presencia de huevos latentes.

A pesar de que en el mundo real, son muchos los factores que contribuyen a los cambios en las comunidades es difícil generar un modelo que pueda contemplar el efecto de todos estos factores simultáneamente. Por ejemplo, si se contempla cada parche por separado, eso significaría que para estimar los parámetros asociados con la especie, también se podría llegar a necesitar sus características, como distribución de grupos etarios, para cada parche lo cual complicaría mucho el proceso. Este trabajo evaluó dos tipos de efectos en tres parámetros del modelo base propuesto por Levins, uno enfocado en la destrucción del hábitat y otro en el posible efecto de las oscilaciones en las anomalías de temperatura en las tasas de colonización y extinción de las especies según sus características para estos parámetros y su sensibilidad a los cambios en el hábitat.

De estas propuestas no es posible determinar un punto de equilibrio ya que la fracción de parches disponibles siempre va a estar en función de los cambios en el tiempo para estas variables. Sin embargo, si se cuenta con valores iniciales en los parámetros y una idea de cómo se comportan en

el tiempo se pueden realizar proyecciones en su comportamiento basadas en lo propuesto inicialmente por Levins. En este trabajo se utilizaron valores iniciales iguales para la fracción de parches ocupados por cada especie, para partir de condiciones similares en ambas especies. Usualmente, estos modelos son usados para mirar comportamientos a unas cuantas décadas, no a 500 años como se hizo en este caso, ya que el nivel de incertidumbre en la estimación de cada parámetro puede afectar fuertemente predicciones a largo plazo. Sin embargo, como no era posible despejar el punto de equilibrio de los modelos, se evaluaron hasta este número de años para ver cuándo se acercaban a 0 y comparar con el punto en el cual el modelo base llega a su punto de equilibrio, el cual fue alrededor de los 100 años. Adicionalmente, considerando lo acertada que fue la función de anomalías a cortos periodos de tiempo se recomienda más aún utilizarla en pequeñas escalas de tiempo, para una o pocas décadas.

Es necesario realizar una validación del modelo con datos de hábitats que estén presentando una degradación constante que elimine parches habitables y de especies de las cuales se conozca su sensibilidad a los cambios de temperatura y el rango de variación de sus tasas de colonización y extinción. Aunque se encontraron algunos valores de colonización y extinción para algunas de las especies más estudiadas en este tipo de modelos de metapoblaciones, no se contaba con el resto de la información necesaria para hacer esta validación. Por esto se propusieron diferentes escenarios y conjuntos de parámetros que abarcaran un espectro de características de las especies según sus historias de vida. Igualmente, pueden aplicarse estas funciones de destrucción del hábitat y anomalías en la temperatura a modelos espacialmente explícitos como modelos de agentes que permitan dilucidar patrones de movimientos en un espacio definido. Cabe resaltar que este aporte hecho a la ecuación base de metapoblaciones mantiene la flexibilidad de ésta para ser utilizada en diferentes organismos según su grado de sensibilidad las variaciones en temperatura y su respuesta a estas.



## Capítulo 5

# Conclusiones generales

Se plantearon dos Propuestas a partir del modelo base de ecuaciones diferenciales planteado por ?, las cuales contemplaron un efecto dinámico de la destrucción de parches y cambios en las anomalías de temperatura debidas a cambio climático. No se han considerado de manera simultánea estos dos efectos porque esto complicaría demasiado el sistema y su interpretación. Esta posibilidad queda pendiente para futuros trabajos de investigación. Se propusieron dos funciones que simularon el comportamiento de los cambios en la destrucción de parches y cambios en las anomalías de temperatura debidas al cambio climático. Estas funciones utilizan parámetros con interpretación biológica y que pueden ser estimados a partir de las dinámicas de las poblaciones. La función de cambios de las anomalías en el tiempo planteada, puede ser utilizada en otro modelo donde se necesite incluir una función que represente un comportamiento similar al de las anomalías de temperatura. En relación al modelo base, la Propuesta 2 fue la que presentó una respuesta más diferente en la fracción de parches ocupados, sin embargo para las dos propuestas se observó que la especie dominante fue la más afectada por los cambios inducidos. Aunque el comportamiento del modelo se evaluó a 500 años, se recomienda utilizarlo para ver comportamiento a unas cuantas décadas, ya que lo más seguro es que a mayor cantidad de años, la incertidumbre de estimación en los diferentes parámetros amplíe las diferencias entre la respuesta real y la predicha por el modelo. Existen factores que no se consideraron como la distancia y calidad de los parches o la estructura de los grupos etarios de la población; no obstante, si se tienen en cuenta todas las variables que entran en juego en la dinámica de las poblaciones, se pierde la característica de simplicidad del modelo, interpretación y estimación de sus parámetros. Sería interesante evaluar el comportamiento del modelo utilizando la precipitación como variable determinante en lugar de las anomalías en la temperatura, al igual que incluir un efecto de rescate para evitar que la fracción de parches se vaya a 0.