

Metapoblación, conservación de recursos y sustentabilidad

(Metapopulation, resource conservation and sustainability)

Badii, M. H. y J. L. Abreu *

Resumen. Se presentan las nociones de la dinámica metapoblacional y los procesos de migración, colonización y extinción. Se describen el concepto de la estructura poblacional, la teoría de islas biogeográficas, y el concepto de la fuente y el resumidero. Se nota el tamaño poblacional mínima viable. Se describen y explican varios modelos metapoblacional como: modelo espacialmente realista, modelo de área del hábitat circundante, y el modelo de la función de incidencia. La relevancia del concepto de metapoblación en la comprensión de la noción de la sustentabilidad y especialmente, sobre la conservación de los recursos esta enfatizada.

Palabras claves: Conservación de recursos, metapoblación, modelos, sustentabilidad

Abstract. Notions of metapopulation dynamics and processes of migration, colonization and extinction are given. Population structure, the phenomenon of island biogeography as well as the concept of source and sink are described. Minimum viable population size is presented. Several metapopulation models including spatially realistic model, area of adjacent habitat model, as well as the incidence function model are described and explained. The relevant bearing of metapopulation concept on comprehending the notion of sustainability and particularly, on resource conservation is highlighted

Key words: Metapopulation, models, resource conservation, sustainability

Introducción

Hanski (1999) y Badii et al. (1999) consideran que Sewall Whright, Richard Levins y la publicación “La Distribución y Abundancia de los Animales” de Andrewartha y Birtch (1954) se erigen como puntos clave en el desarrollo de la biología metapoblacional. Wright (1940) y Andrewartha y Birch (1954) enfatizaron que la “estructura reproductiva” de las poblaciones, a menudo involucra grupos de “poblaciones locales” conectadas por migración: la “metapoblación” en la terminología de Levins (1970).

El trabajo de Andrewartha y Birtch enfatizó el riesgo de extinción de las poblaciones locales, y reconoció implícitamente la posibilidad de la persistencia de la metapoblación en un balance estocástico entre extinciones y recolonizaciones. Esta idea fue formalmente desarrollada por Levins (1969, 1970) posteriormente. Otra línea del pensamiento temprana se enfocó en la migración. Gadgil (1997) definió muchas preguntas importantes acerca de las consecuencias a nivel metapoblacional de la migración y acerca de la evolución de la tasa de migración. Por su parte, el trabajo de den Boer (1968) acerca de “propagación de riesgo”, lideró las ideas acerca de la regulación metapoblacional de las especies con poblaciones locales no estables y alta tasa de migración. El concepto actual de metapoblación ha surgido como una síntesis de la línea de pensamiento ejemplificada por Andrewartha y Birtch y las ideas de Gadgil y den Boer.

Aunque la mayoría de los primeros estudios acerca de la ecología de metapoblaciones fueron basados en una sola especie, existen dos excepciones importantes. Las contribuciones más importantes de Nicholson (1933; Nicholson y Bailey 1935) incluyen estudios teóricos de la dinámica hospedero-parásito. En el primero (Nicholson 1933), señala “la población está separada ampliamente en pequeños grupos de individuos”. Dichos “grupos de hospederos se incrementan geoméricamente durante unas pocas generaciones, pero son encontradas tarde o temprano por los parásitos y finalmente exterminadas”; “en el intermedio ha habido una migración de hospederos, algunos de los cuales han establecido nuevos grupos”. Esto representa una clara visión de la dinámica poblacional hospedero-parásito. Posteriormente, Huffaker (1958) realiza unos experimentos de laboratorio sugestivos, si no es que concluyentes, con ácaros herbívoros y depredadores fluctuando de la manera predicha por Nicholson (1933).

La contribución de Levins (1969, 1970) fue la construcción de un modelo simple que sintetiza la esencia de la persistencia a nivel metapoblación de un ensamblaje de poblaciones locales tendientes a la extinción.

Sin embargo, Levins no era el único en contemplar la extinciones y colonizaciones en las poblaciones. Durante la misma época, MacArthur y Wilson (1963, 1967) publicaron su teoría de biogeografía de islas, la cual es muy similar a la teoría de Levins, a excepción de lo siguiente. Levins se enfocaba en la dinámica de una sola especie viviendo en una red de fragmentos de hábitat, mientras que MacArthur y Wilson modelaron la dinámica de la riqueza de especies en islas reales y de hábitat que reciben inmigrantes de una población como fuente constante (continente).

Dinámica metapoblacional

Tanto la dinámica metapoblacional como los procesos dependientes de densidad locales son importantes para la persistencia de las especies a largo plazo (Hanski 1999). Tres procesos son vitales para la ecología metapoblacional: la migración y cómo ésta afecta la dinámica local, la extinción de la población y el establecimiento de nuevas poblaciones locales o colonización (Hanski 1999). Ahora bien, el tamaño de la población es afectado por cuatro procesos: natalidad e inmigración que incrementan el tamaño poblacional; y mortalidad y emigración, que lo reducen.

Extinción

En metapoblaciones, la extinción de una población es un evento recurrente, más que singular. A continuación se presentan los procesos que contribuyen a la extinción en metapoblaciones (Hanski 1998), algunos de ellos ampliamente documentados en una especie de mariposa *Melitaea cinxia* (Hanski 1999, marcados en negritas, Tabla 1): Una de las grandes virtudes de la aproximación metapoblacional a la extinción poblacional es la oportunidad de contribuir a entender la consecuencias biológicas de la pérdida del hábitat y la fragmentación, la más grande amenaza a la biodiversidad en el mundo (Hanski 1998).

Tabla 1. Procesos de extinción por diferentes causas.

Escala de extinción	Escala del proceso	Extinción debido a estocasticidad	Extinción debido a causas intrínsecas
Extinción local	Procesos locales	Demográfica Ambiental Genética	Pérdida de hábitat Enemigos generalistas y competidores Persecución po humanos, etc.
Extinción metapoblacional	Procesos metapoblacionales	Migración en pequeñas poblaciones Extinción-colonización regional	Enemigos especialistas y competidores Pérdida de hábitat y fragmentación, extinción típicamente retardada.

Migración y colonización (Hanski 1999)

Para la persistencia de metapoblaciones a largo plazo es necesaria una tasa de migración suficientemente alta como resultado de colonizaciones recurrentes. La siguiente es una lista de los factores a nivel local y metapoblacional que más probablemente afecten la migración:

Factores locales

1. Evitar endogamia.
2. Competencia de parientes.
3. Alta densidad: competencia por recursos.
4. Baja densidad: atracción de con-específicos.
5. Escapar de una extinción inminente.

Factores metapoblacionales

Varianza temporal de adaptación, cuando no está completamente correlacionado a lo largo del ambiente, tiende a promover migración, esencialmente por el principio de “esparcimiento del riesgo” (den Boer 1968), donde un individuo distribuyendo su progenie entre varias poblaciones mas o menos independientemente fluctuantes, reducirá el impacto adverso de un año pobre en la población natal (Gadgil 1971, Roff 1975, Levin et al. 1984, McPeck y Holt 1992). Frecuentemente se supones que la varianza temporal en la adaptación es causada por variadas condiciones ambientales, pero dichas variaciones podrían también ser debido a complejas dinámicas poblacionales endógenas (Holt y McPeck 1996).

Variación espacial de adaptación, como una regla, no es suficiente por sí misma para seleccionar para la migración, debido a que movimientos al azar tomarían más individuos desde fragmentos de alta calidad hacia fragmentos de baja calidad que viceversa (Hastings 1983, Holt 1985).

Costo de la migración. La mortalidad durante la migración es el costo más directo de la migración. Estudios teóricos han mostrado claramente que los costos de la migración afectan enormemente el nivel de migración adaptativa (Levin et al. 1984, Olivieri y Gouyon 1997).

Condiciones favorables para la migración. Movimientos de invertebrados especialmente son afectados por las condiciones ambientales prevalentes (Johnson 1969). Por ejemplo, muchas mariposas son activas sólo en clima soleado y cálido, y por lo tanto en veranos nublados y lluviosos el nivel de migración permanece en un nivel bajo.

Tipos de estructura poblacional

Metapoblación clásica (Levins 1969, 1970, en Hanski 1999)

La idea fundamental de la persistencia metapoblacional en un balance estocástico entre extinciones locales y recolonizaciones de fragmentos de hábitat vacíos, es capturada en el modelo metapoblacional de Levins (1969, 1970). Levins considera a la metapoblación como una población de poblaciones locales habitando una red de fragmentos infinitamente grande y supone que todas las entidades básicas existentes (poblaciones locales) son idénticas y por lo tanto presentan el mismo comportamiento. También supone que las dinámicas locales son completamente asincrónicas. Los migrantes se esparcen a través de toda la red de fragmentos, y por lo tanto “encuentra” y colonizan fragmentos vacíos del total de fragmentos en proporción con cuántos fragmentos vacíos existen.

$$\frac{dP}{dt} = cP(1 - P) - eP$$

donde p es la proporción de los fragmentos, c es la tasa de colonización, y e es la tasa a la cual las poblaciones locales se extinguen.

Fragmentos desocupados o subpoblaciones en desaparición pueden ser rescatadas por la inmigración (efecto rescate, Brown y Kodric-Brown 1977). Asimismo, los fragmentos desocupados son necesarios para la persistencia metapoblacional.

Metapoblación isla-continente (Harrison 1991)

Tipo extremo de estructura metapoblacional, con una o más poblaciones muy grandes (continente) con un riesgo insignificante de extinción- Las poblaciones restantes (islas) corren un alto riesgo de extinción en sus pequeños fragmentos de hábitat. La colonización de fragmentos vacíos es ahora promovida por migración desde el continente:

$$\frac{dP}{dt} = (c_m + cP)(1 - P) - eP$$

donde c_m es la tasa de colonización desde el continente por fragmento vacío. En el caso extremo, cuando todas las colonizaciones se deben a la migración desde el continente, $c=0$ y el valor de equilibrio de P está dado por $\hat{P} = c_m / (c_m + e)$. Las especies no se extinguirán permanentemente de la red de fragmentos pequeños mientras haya algo de migración desde el continente, lo que garantiza el establecimiento de nuevas poblaciones no importando que tan pequeña sea P . Suponiendo que hay R especies en el continente, cada isla tiene $R \hat{P}$ especies en promedio, en equilibrio. Dicha versión multiespecies, suponiendo dinámicas independientes en las especies, es la base de la teoría de las islas biogeográficas de MacArthur y Wilson (1967).

La teoría de MacArthur y Wilson (1967) establece que las islas (como tal o hábitats insulares) de mayor tamaño y más cercanas a la fuente de especies (el "continente") tendrán un mayor número de especies que aquellas más pequeñas y más alejadas. La teoría asume también que las poblaciones serán de mayor tamaño en las islas de mayor área, y que por tanto su riesgo de extinción será más reducido. Por otro lado, las islas más cercanas al "continente" tendrán una mayor probabilidad de recibir emigrantes de aquellas especies que se hayan extinguido y por tanto de ser recolonizadas (Sharev 1996):

La proporción de islas colonizadas por una especie p , cambia de acuerdo a la ecuación:

$$\frac{dP}{dt} = c(1 - P) - eP$$

La proporción de islas colonizadas puede encontrarse resolviendo la ecuación $dp/dt = 0$:

$$p^* = \frac{c}{c + e}$$

Suponiendo que la tasa de extinción disminuye con el incremento del diámetro de la isla S :

$$e = e_0 \exp(-\alpha S)$$

y la tasa de colonización disminuye con el incremento de la distancia desde el continente:

$$c = c_0 \exp(-\beta D)$$

Ahora, la proporción de islas colonizadas se vuelve una función del tamaño de la isla y su distancia desde el continente:

$$p^* = \frac{c_0 \exp(-\beta D)}{c_0 \exp(-\beta D) + e_0 \exp(-\alpha S)}$$

Si hay un grupo de especies con biología y capacidades de migración similares, entonces, la proporción de islas colonizadas es proporcional a el número de especies que viven en la isla. El modelo puede ser comprobado utilizando la regresión:

$$\ln\left(\frac{p^*}{1-p^*}\right) = \gamma + \alpha S - \beta D$$

donde,

$$\gamma = \ln(c_0/e_0)$$

Por ejemplo, existen 100 especies de aves en el continente y el número de especie en las islas se describe en la Tabla 2.

Tabla 2. Relación de distancias entre las islas y conceptos involucrados.

Isla	Diámetro, Km (S)	Distancia desde el continente, Km (D)	Número de especies de aves	Proporción de especies (p*)	ln(p*/(1-p*))
1	10	30	40	0.40	-0.405
2	3	50	5	0.05	-2.944
3	20	100	20	0.20	-1.386

Utilizando una regresión lineal de ln(p*/(1-p*)) contra dos factores: S y D se obtienen los siguientes parámetros del modelo: $\alpha = 0.229$; $\beta = 0.0467$; y $\gamma = -1.29$. Dichos valores pueden utilizarse para predecir el número de especies en otra isla en base a su tamaño y distancia desde el continente.

Metapoblación fuente-sumidero (Pulliam 1988)

Metapoblación constituida por algunos fragmentos con crecimiento poblacional negativo (sumideros), con baja densidad y en ausencia de inmigración, y fragmentos en que el crecimiento poblacional a bajas densidades es positivo (fuentes). Si se dejaran por sí mismos, las poblaciones fuente crecerían infinitamente, y las sumidero disminuirían hasta extinguirse. Sin embargo, en la práctica esto no sucede, sino que existe una regulación. Esta regulación puede involucrar una exportación neta de animales por medio de dispersiones,

de manera que en el población fuente la emigración excede la inmigración. Las poblaciones sumidero puede de hecho extinguirse, de manera que no necesariamente nos enteraríamos de su existencia, pero de manera típica, se encuentran en un balance negativo donde la inmigración excede la emigración. Las poblaciones sumidero continúan existiendo sólo si atraen inmigrantes desde las poblaciones fuente (Krebs 2001).

Las poblaciones fuente y sumidero se han vuelto más importantes en paisajes impactados por el humano. Por lo tanto la dinámica fuente-sumidero es a menudo parte y parcela de la fragmentación del hábitat. Para identificar las poblaciones fuente y sumidero se necesita medir reproducción, mortalidad y movimientos entre todo un grupo de poblaciones locales. Mucha de la preocupación acerca de las poblaciones fuente y sumidero ha sido de importancia para las aves migratorias de Norteamérica (Robbins et al. 1989). Para el modelo más simple de cambio en la población para las aves, podemos estimar la tasa finita de incremento en tres parámetros (Krebs 2001):

$$\lambda = P_A + P_J \beta$$

donde λ = tasa finita del crecimiento de población ($\lambda = 1$ para poblaciones estables)

P_A = tasa de supervivencia de adultos durante el año

P_J = tasa de supervivencia juvenil durante el año

β = número de juveniles producidos por adulto al final de la temporada reproductiva.

y suponiendo una proporción sexual igual de machos y hembras.

Si podemos estimar estos tres parámetros para cualquier población, podemos determinar si dicha población es una fuente ($\lambda > 1$) o una sumidero ($\lambda < 1$). Por ejemplo, una población de gorriones *Passer domesticus* de una isla fuera de la costa de Noruega produjo 6.33 volantones por hembra en 1993 (o 3.165 volantones por ave adulta), y la tasa de supervivencia finita de la temporada no-reproductiva fue 0.579 para los juveniles y 0.758 para los adultos. Suponiendo una proporción sexual 1:1, se obtiene:

$$\lambda = P_A + P_J \beta$$

$$\lambda = 0.758 + (0.579) \left(\frac{6.333}{2} \right)$$

$$= 2.59$$

Esta población crecerá más del doble cada año y debe ser una población fuente.

Metapoblación de no-equilibrio

Metapoblación en la que la tasa de extinción (a largo plazo) excede la tasa de colonización o viceversa; en un caso extremo las poblaciones locales se sitúan tan alejadas que no hay migración entre ellas y por tanto no hay posibilidad de recolonización.

Metapoblación irregular

Agregados de individuos en respuesta a la irregularidad de sus recursos es una causa común de una estructura poblacional en escala pequeña. En algunos casos los agregados espaciales son muy efímeros (abejas distribuidas entre cúmulos de flores). En otros casos, las distribuciones irregulares de individuos son menos efímeras, aunque las agrupaciones aún reflejan el comportamiento de movimiento de los individuos. Por ejemplo, un amplio número de insectos se reproducen en microhábitats como hongos, excremento, carroña y materia vegetal en descomposición (Hanski 1987, Hanski y Cambefort 1991), sin embargo, típicamente sólo una generación se desarrolla en un fragmento de recurso individual, y los adultos emergentes se mezclarán libremente en un área mayor, pero perteneciendo a la misma población local reproductiva. No existe una diferencia profunda entre dichas poblaciones irregulares y el escenario metapoblacional clásico, simplemente, por ejemplo, se consideran a todos los individuos que se desarrollen en un tronco en descomposición en particular como una población local (Hanski 1999).

Destrucción del hábitat y extinción metapoblacional (Hanski 1999)

Con el incremento de la fragmentación, la densidad de fragmentos de hábitat disminuye. Eventualmente, y antes de que todo el hábitat adecuado haya sido destruido, la tasa de colonización cae por debajo del nivel crítico necesario para compensar por las extinciones y la metapoblación se extingue.

May (1991), Nee y May (1992), Lawton et al. (1994) y Nee (1994) han modificado el modelo de Levins para parametrizar el proceso de destrucción de hábitat (siguiendo a Lande 1987). Se supone que la fracción $1-h$ de los fragmentos es destruida permanentemente. La tasa de colonización es reducida debido a que la densidad de fragmentos vacíos con hábitat adecuado disponibles para colonización es reducido de $1-P$ a $h-P$, obteniéndose el modelo

$$\frac{dP_{tot}}{dt} = cP_{tot}(h - P_{tot}) - eP_{tot}$$

En esta variante del modelo de Levins, la fracción de fragmentos ocupados, P_{tot} es calculada como la fracción de todos los fragmentos, incluyendo aquellos que han sido destruidos. Esto está relacionado con la P en el modelo original como $P = P_{tot}/h$.

Otra modificación al modelo de Levins y que surge a partir de la ecuación anterior, incluye el efecto rescate de una manera no-mecanística (Hanski 1983):

$$\frac{dP_{tot}}{dt} = cP_{tot}(h - P_{tot}) - e(1 - \omega P_{tot})P_{tot}$$

donde, ω es un parámetro extra que determina la tasa de disminución de la tasa de extinción con un incremento de P_{tot} . Si no hay rescate ($\omega = 0$), el modelo se reduce a la primer ecuación.

Tamaño poblacional mínimo viable (Hanski 1999)

La manera como una especie persiste en paisajes fragmentados dentro del modelo metapoblacional clásico es la pregunta fundamental de la dinámica de las metapoblaciones. Algunas de las respuestas necesarias son: la mínima cantidad de hábitats aptos necesarios para la supervivencia, el mínimo tamaño viable de la población (MVP) y que tan comunes son las metapoblaciones en no-equilibrio en donde las tasas de extinción y recolonización no se encuentran en balance.

El MVP, es un concepto ampliamente aceptado en la biología de poblaciones y de la conservación (Hanski y Simberloff 1997). La noción de MVP está ligada estrechamente con el concepto de la degradación del hábitat y el tamaño de los parches o fragmentos que pueden apoyar al crecimiento de la población, es decir, la presencia de mayor número de fuentes versus resumideros con la consecuente tasa de crecimiento positivo para la población y viceversa (Badii et al. 1999; Badii y Ruvalcaba 2006). El MVP es un estimador del número mínimo de individuos de la población que tienen posibilidades de supervivencia durante un período relativamente largo de tiempo, por ejemplo, 95% de probabilidad de supervivencia por al menos 100 años (Soulé 1987; Lande 1988). En el caso de metapoblaciones que consisten de pequeñas poblaciones locales tendientes a la extinción (modelo clásico de Levins), un concepto análogo de tamaño de metapoblación mínima viable (MVM) puede ser definido como el número mínimo de poblaciones locales interactuantes necesarias para una persistencia a largo plazo. Además, se tiene que considerar la cantidad mínima de hábitat adecuado (MASH) necesaria para la persistencia de la metapoblación.

Gurney y Nisbet (1978) y Nisbet y Gurney (1982) analizaron una versión estocástica del modelo de Levins con un número finito de fragmentos de hábitat y de poblaciones locales. Bajo el supuesto de que hay H fragmentos de hábitat idénticos, de los cuales Q están ocupados y E están vacíos. La probabilidad de una colonización exitosa en un intervalo de tiempo infinitesimalmente pequeño es proporcional al producto de QE , como en el modelo de Levins, y la correspondiente probabilidad de extinción es proporcional a Q . Este modelo llega a la siguiente aproximación para el tiempo esperado de extinción de la metapoblación, T_M (Gurney y Nisbet 1978):

$$T_M = T_L \exp \left[\frac{H \hat{P}^2}{2(1 - \hat{P})} \right]$$

donde, T_L es el tiempo esperado de extinción local y \hat{P} es la fracción de fragmentos ocupados en un estado estocástico estable ($=Q/H$). Si uno define persistencia de metapoblaciones a largo plazo como T_M excediendo 100 veces T_L , a partir de la ecuación anterior se obtiene la siguiente condición para una H razonablemente grande (Gurney y Nisbet 1978):

$$\hat{P} \sqrt{H} \geq 3$$

Por ejemplo, si existen 50 fragmentos de hábitat, esta ecuación nos dice que las tasas de colonización y extinción deben ser tales que $\hat{P} > 0.42$ para que la metapoblación persista por más de 100 veces T_L .

Modelos espacialmente realistas (Hanski 1999)

Los modelos previamente descritos están basados en el supuesto que todas las poblaciones están igualmente conectadas. Sin embargo para modelar metapoblaciones reales, es necesario considerar la localización espacial real de las poblaciones y la geometría real de los paisajes fragmentados, lo cual nos lleva a los modelos espacialmente realistas.

Modelo espacialmente realista simple

Los modelos de cuadrículado son apropiados para el estudio de cuestiones generales acerca de la dinámica metapoblacional, y para estudios más generales de ecología espacial (Tilman y Kareiva 1997), pero no lo son necesariamente para el modelo de metapoblaciones en paisajes fragmentados reales, especialmente si éste está altamente fragmentado. Para mejorarlo se deben realizar los siguientes cambios al modelo de cuadrículado. Primero, en lugar de suponer una cuadrícula de celdas contiguas idénticas, se permite a las celdas estar inmersas en hábitat no apropiado, como sucedería si una gran fracción de celdas fuera permanentemente erradicada. Segundo, se permite que las celdas, ahora denominadas fragmentos de hábitat, sean de diferente tamaño, y que sean representadas como círculos y no como cuadrados. Tercero, la regla de colonización es cambiada: un fragmento ocupado ahora inflige una “presión de colonización” sobre todos los fragmentos vacíos, de manera que la presión disminuye exponencialmente o de otra forma con la distancia. Finalmente, supóngase que la probabilidad de extinción de una población local existente es una función del área del respectivo fragmento. Por lo tanto, el área del fragmento y el aislamiento juegan un papel fundamental en la determinación de las tasas de extinción y colonización.

A partir de los supuestos anteriores, se puede construir una variante simple del modelo de Levins para un número finito de fragmentos R con áreas y localizaciones espaciales conocidas. Siguiendo a Hanski y Gyllenberg (1997), se denota por p_i , la probabilidad que el fragmento i esté ocupado. La tasa de cambio en p_i está dada por:

$$\frac{dp_i}{dt} = C_i(t)[1 - p_i] - e_i p_i$$

donde $C_i(t)$ establece la tasa de colonización y e_i la de extinción en el fragmento i . Posteriormente, se supone que $e_i = I/A_i$, donde A_i es el área del fragmento i , bajo el supuesto de que fragmentos grandes tienden a tener poblaciones grandes con un pequeño riesgo de extinción. El valor de equilibrio de p_i está dado por (Hanski 1999):

$$\hat{p}_i = \frac{\hat{C}_i A_i}{\hat{C}_i A_i + 1}$$

donde \hat{C}_i es el valor de equilibrio para $C_i(t)$. Estableciendo el supuesto de que las contribuciones de las poblaciones existentes a la colonización del fragmento i , depende de sus tamaños y distancias desde el fragmento i , se obtiene (Hanski 1999):

$$C_i(t) = c \sum_{j \neq i}^R \exp[-\alpha d_{ij}] p_j(t) A_j$$

donde c es un parámetro de colonización, α determina el rango de migración de la especie, y d_{ij} es la distancia entre los fragmentos i y j . Las diferencias con respecto al modelo de Levins son: un número finito de fragmentos; tasas de colonización y extinción específicas al fragmento; y probabilidad de ocupación a largo plazo específica al fragmento.

Área del hábitat circundante (Hanski 1999)

Existe una manera práctica y simple de caracterizar el grado de fragmentación del hábitat en el contexto del modelo espacialmente realista base. Primeramente, se define la conectividad del fragmento i como:

$$\Gamma_i = \sum_{j \neq i}^R \exp(-\alpha d_{ij}) A_j$$

Note que el valor medido no depende de la ocurrencia de la especie en el paisaje, refleja las propiedades del paisaje, con la necesaria precaución que la escala espacial, como se refleja en el valor de α , debe ser seleccionado para ser apropiado a una especie en particular. El área de hábitat regional para el total de la red de fragmentos es definida como:

$$H_n = \frac{\sum \sum \exp(-\alpha d_{ij}) A_i A_j}{\sum A_i} = \frac{\sum (A_i^2 + A_i \Gamma_i)}{\sum A_i}$$

El fundamento para esta medida es que la “disponibilidad” de hábitat acumulado en pares de fragmentos se incrementa al incrementarse el área de los fragmentos y el decremento de la distancia de los pares. La doble suma para los diferentes pares de fragmentos es dividido por el área del hábitat acumulado para expresar H_n en unidades de área. Se obtiene:

$$H_n = \bar{A} + \bar{\Gamma} + \frac{Var(A)}{\bar{A}} + \frac{Cov(A, \Gamma)}{\bar{A}}$$

El área del hábitat circundante de una red de fragmentos por lo tanto se incrementa con el incremento en el área promedio del fragmento, con el incremento de la conectividad promedio, con el incremento de la varianza de las áreas de los fragmentos y con el incremento de la covarianza entre las áreas de los fragmentos y conectividades, que de manera práctica se incrementa con la agregación de fragmentos (Badii y Ruvalcaba 2006).

Modelo de la función de incidencia (Hanski 1999 y Biederman 2000)

Es otro modelo espacialmente realista (IFM) construido a partir de razonamientos similares al modelo espacialmente realista simple, pero con las siguientes diferencias. Primero, IFM es un modelo de fragmentos estocástico y discreto en tiempo, una extensión del modelo de cadena lineal Markov de primer orden, al nivel metapoblacional. Segundo, la escalada del riesgo de extinción con el área del fragmento, y la relación entre probabilidad de colonización y tasa de inmigración se describen con expresiones más flexibles. Y tercero, el IFM está construido para permitir la estimación de parámetros con datos de campo y por lo tanto facilitar la aplicación del modelo a metapoblaciones reales específicas (Hanski 1999).

El modelo es espacialmente explícito y requiere un mínimo de datos empíricos. Éstos son el arreglo espacial de los fragmentos, sus áreas, y datos de ausencia-presencia de las especies estudiadas. El modelo obtiene la probabilidad a largo plazo de que un fragmento esté ocupado (incidencia J_i) como resultado de la colonización (C_i) y extinción (E_i):

$$J_i = \frac{C_i}{C_i + E_i}$$

Finalmente, la importancia del concepto metapoblacional en conservación radica en que puede ser posible la persistencia a largo plazo de una especie en una determinada región a pesar de que cada población individual tenga un cierto riesgo de extinción a corto plazo (Gutierrez 2002). Asimismo, entender la calidad del hábitat y sus ramificaciones para la dinámica metapoblacional puede también clarificar si la restauración de hábitat sería una herramienta efectiva de manejo (Fleishman et al. 2002).

Conclusión

Existen cuatro jinetes de Apocalipsis ambiental: la degradación del hábitat y la contaminación, la extinción y sus efectos consecuentes, la invasión del hábitat por especies, y el sobre-cosecha. Sin duda alguna de todos estos fenómenos el que presenta mayor destrucción ambiental es la degradación del hábitat y la contaminación. La degradación ocurre tanto de manera natural (cambios estacionales, diarios, anuales, cíclicos, espacio-temporales, etc.), como por la actividad del hombre. Esto ocasiona fragmentos de diferentes tamaños que por las características de relación diferencial entre el tamaño y la calidad de los resumideros y las fuentes pueden favorecer o desfavorecer el crecimiento, la sobrevivencia y el mantenimiento de las poblaciones en un determinado fragmento, y por tanto ser o no ser ambientalmente desastrosos. El concepto de metapoblación captura la esencia de la fragmentación y por ende forma la espina dorsal de la conservación ambiental. Por tanto, el comprender la noción de la fragmentación de manera objetiva y científica requiere la definición y la medición de diferentes aspectos de la metapoblación. Ya que sin definición no se puede medir y sin medición no se puede ni administrar ni mejorar.

Conclusion

There are four horsemen of Environmental Apocalypses, namely habitat degradation and pollution, extinction along with the secondary effects, invasion of habitats by the species, and the over production. Habitat fragmentation and pollution constitute the factor with the highest potential for environmental destruction. Fragmentation occurs both naturally (daily, monthly, annual and cyclic fluctuations both temporally and spatially), as well as through the influence of humans. This causes fragments of different sizes which by virtue of the differential relationship between the number and the quality of sources and sinks, produce situation that could favor or harm the capacity of the growth, survival and the maintenance of the population in a given fragment, and thus generate environmental disaster. The concept of the metapopulation captures the essence of the habitat fragmentation and as such constitutes the basis of the environmental conservation. Therefore, understanding the notion of the habitat fragmentation scientifically and objectively requires the ability to define and measure different aspects of the concept of the metapopulation. As anything undefined is not measurable and as such is neither manageable nor improvable.

Referencias

- Andrewartha, H. G., and L. C. Birch. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Badii, M. H. y I. Ruvalcaba. 2006. Fragmentación del hábitat: el primer jinete de Apocalipsis. *Calidad Ambiental*, XII(3): 8-13.
- Badii, M. H., A. E. Flores, H. Quiróz y R. Foroughbakhch. 1999. Metapoblación; teoría y aplicación. *Ciencia UANL*, II(2): 133-140.

- Biederman, R. 2000. Metapopulation dynamics of the froghopper *Neophilaenus albipennis* (F., 1798) (Homoptera, Cercopidae) – what is the minimum viable metapopulation size?. *Journal of Insect Conservation* 4:99-107.
- Brown, J. H. y A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58:445-449.
- den Boer, P. J. 1968. Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretical* 18:165-194.
- Fleishman, E., C. Ray, P. Sjögren-Gulve, C. L. Boggs y D. D. Murphy. 2002. Assessing the roles of patch quality, area and isolation in predicting metapopulation dynamics. *Conservation Biology* 16(3):1-11.
- Gadgil, M. 1971. Dispersal: population consequences and evolution. *Ecology* 52:253-261.
- Gurney, W. S. C. y R. M. Nisbet. 1978. Single species population fluctuations in patchy environments. *American Naturalist* 112:1075-1090.
- Gutiérrez, D. 2002. Metapoblaciones: un pilar básico en biología de conservación. *Ecosistemas* 2002/3 (URL: www.aeet.org/ecosistemas/investigación3.htm).
- Hanski, I. 1983. Coexistence of competitors in patchy environment. *Ecology* 64:493-500.
- Hanski, I. 1987. Carrion fly community dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. *Ecological Entomology* 12:257-266.
- Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models, and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:17-38.
- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *J. Animal Ecology* 63:151-162.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396:41-49.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford Series in ecology and Evolution. Oxford University Press. Gran Bretaña. 313 pp.
- Hanski, I. y D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. pp. 5-26. In I. A. Hanski and M. E. Gilpin (eds.), *Metapopulation Biology*. Academic Press, San Diego, California.
- Hanski, I. y M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:3-16.
- Hanski, I. y M. Gyllenberg. 1997. Uniting two general patterns in the distribution of species. *Science* 275:397-400.
- Hanski, I. y Y. Cambefort. 1991. *Ecology of dung beetles*. Princeton University Press.
- Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society*. 42:73-88.
- Hastings, A. 1983. Can spatial variation alone lead to selection dispersal? *Theoretical Population Biology* 24:244-251.
- Holt, R. D. 1985. Population dynamics in two-patch environments: some anomalous consequences of optimal habitat distribution. *Theoretical Population Ecology* 28:181-208.
- Holt, R. D. y M. A. McPeck. 1996. Chaotic population dynamics favors the evolution of dispersal. *American Naturalist* 148:709-718.
- Huffaker, C. B. 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27:343-383.
- Johnson, C. G. 1969. *Insect migration and dispersal by flight*. Methuen, London.
- Krebs, C. J. 2001. *Ecology*. 5a ed. Addison Wesley Longman, Inc. EUA. 695 pp.
- Lande, R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist* 130:624-635.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241:1455-1460.
- Lawton, J. H., S. Nee, A. J. Letcher y P.H. Harvey. 1994. Animal distributions: pattern and process. *En* Edwards, P. J., R. M. May y N. R. Webb. *Large-scale ecology and conservation biology*. pp. 41-58. Blackwell Scientific Press, Oxford.
- Levin, S. A., D. Cohen y A. Hastings. 1984. Dispersal strategies in patchy environments. *Theoretical Population Biology* 26:165-191.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15:237-240.
- Levins, R. 1970. Extinction. pp. 77-107. *En* Gesternhaber, M. (ed.). *Some Mathematical Problems in Biology*. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17:373-387.

- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press.
- May, R. M. 1991. The role of ecological theory in planning reintroduction of endangered species. Symposium of the Zoological Society of London 62:145-163.
- McPeck, M. A. y R. D. Holt. 1992. The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. American Naturalist 140:1010-1027.
- Nee, S. 1994. How populations persist. Nature 367:123-124.
- Nee, S. y R. M. May. 1992. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. Journal of Animal Ecology 61:37-40.
- Nicholson, A. J. 1933. The balance of animal populations. Journal of Animal Ecology 2 :132-178
- Nicholson, A. J. y V. A. Bailey. 1935. The balance of animal populations. Proceedings of the Zoological Society of London 3:551-598
- Nisbet, R. M. y W. S. C. Gurney. 1982. Modelling fluctuating populations. John Wiley and Sons, New York.
- Olivieri, I. y P. H. Gouyon. 1997. Evolution of migration rate and other traits: the metapopulation effect. *En* Hanski, I. y M. E. Gilpin (eds) Metapopulation Biology. pp. 293-324. Academic Press, San Diego.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. American Naturalist 132:652- 661.
- Robbins, C. S., J. R. Saber, R. S. Greenberg y S. Droege. 1989. Population declines in North American birds that migrate to the Neotropics. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA) 86:7658-7662.
- Roff, D. A. 1975. Population stability and the evolution of dispersal in a heterogeneous environment. Oecologia 19:217-237.
- Soulé, M. E. 1987. Viable populations for conservation. Cambridge University Press, New York.
- Sharev, A. 1996. Quantitative Population Ecology. On-line Lectures. Disponible en : <http://www.gypsymoth.ento.vt.edu/~sharov/PopEcol/lec12/metpop.html> (10/03/2006).
- Tilman, D. y P. Kareiva. 1997. Spatial ecology. Princeton University Press.
- Wright, S. 1940. Breeding structure of population in relation to speciation. American Naturalist 74:232-248.

***Acerca de los autores**

El Dr. Mohammad Badii es Profesor e Investigador de la Universidad Autónoma de Nuevo León.
San Nicolás, N. L., México, 66450.
mhbadii@yahoo.com.mx

El Dr. José Luis Abreu Quintero es Profesor e Investigador de la Universidad Autónoma de Nuevo León.
San Nicolás, N. L., México, 66450.
spentamex@yahoo.com