

## La estructura espacial del paisaje como agente estructurador de comunidades animales

*Lic. Juan Manuel Barreneche*

30 de marzo de 2012



UNIVERSIDAD  
DE LA REPUBLICA  
URUGUAY



FACULTAD DE  
**CIENCIAS**  
UDELAR | [fcien.edu.uy](http://fcien.edu.uy)

**Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, subárea Ecología:**

**La estructura espacial del paisaje como agente estructurador de  
comunidades animales**

Lic. Juan Manuel Barreneche Sarasola

([jumanbar@gmail.com](mailto:jumanbar@gmail.com))

Director de tesis: Ruben Walter Budelli Jorge

([ruben@biomat.fcien.edu.uy](mailto:ruben@biomat.fcien.edu.uy) )

Codirector de tesis: Matías Arim Ihlenfeld

([arim@fcien.edu.uy](mailto:arim@fcien.edu.uy) )

## Resumen

Las comunidades animales son estructuradas mediante complejas interacciones entre distintos niveles de organización y escalas espaciotemporales. Esto es reflejado por las distribuciones de tamaños corporales observadas en la naturaleza. Estas son patrones emergentes centrales para comprender procesos ecológicos y evolutivos de los ecosistemas. La Hipótesis de Discontinuidad de Texturas (HDT) busca explicar la existencia de discontinuidades (“gaps” y “clumps”) observadas en estas distribuciones. Actualmente la ausencia de formulaciones matemáticas de esta hipótesis limita la capacidad de establecer predicciones cuantitativas útiles. Esta tesis se basa en relaciones alométricas y la estructura espacial del paisaje, para expresar matemáticamente y cuantitativamente un mecanismo inserto en la HDT. Se diseñó un modelo estático de campo medio y un Modelo Basado en Individuos (IBM) dinámico, basados en paisajes fragmentados, y se realizaron análisis paramétricos y numéricos de sus predicciones. El modelo estático identificó tres escenarios posibles, altamente dependientes de los parámetros estructurales del paisaje. A través de la generación y análisis de paisajes artificiales aleatorios, se mostró que la percepción discontinua del paisaje es robusta bajo el mecanismo general considerado. Finalmente, las correspondencias entre los modelos estático y dinámico son ampliamente congruentes y dependen de las condiciones de inicio y del ritmo de colonización de nuevos parches. El rol de la variabilidad ambiental, no evaluado aquí, y las múltiples interacciones entre los atributos del IBM, podrían dar cuenta también de las principales diferencias entre los distintos enfoques. Los resultados muestran que los preceptos y consecuencias de la HDT pueden ocurrir en paisajes naturales y presentan una posible vía para determinar predicciones cuantitativas evaluables. Este trabajo representa un aporte necesario y complementario a los estudios existentes en esta área de la teoría ecológica.

## **Abstract**

Animal communities are structured through complex interactions between different levels of organization and spatio-temporal scales. This is mirrored by body size distributions observed in nature. Such emergent patterns are crucial to understand ecosystem ecological and evolutionary processes. The Textural Discontinuity Hypothesis (TDH) attempts to explain the existence of discontinuities ("gaps" and "clumps") observed in such distributions. Currently the lack of mathematical formulations of this hypothesis limits the ability to establish useful quantitative predictions. This thesis uses allometric relationships and landscape spatial structure to mathematically and quantitatively express a mechanism inscribed in the TDH. A static mean-field model and a Individual Based Model (IBM) were designed, based in fragmented landscapes, and numerical and parametrical analyses of their predictions were made. The static model identified three possible scenarios, highly dependent of landscape structural parameters. Through the generation and analysis of random artificial landscapes, it was shown that the discontinuous perception of landscape is robust under the general considered mechanism. Finally, the correspondence between static and dynamic models are largely congruent and are dependent on initial conditions and colonization rhythm of new patches. The role of environmental variability, not evaluated here, and the multiple interactions between IBM attributes, could account also for the main differences between the two approximations. The results show that the precepts and consequences of the TDH can occur in natural landscapes and are a possible way to determine testable quantitative predictions. This works represents a necessary and complementary contribution to current studies in this field of ecological theory.

## **Agradecimientos**

Agradezco profundamente a mis padres, Omar y Manuela por su apoyo interminable a lo largo de mi carrera, así como las influencias, enseñanzas directas e indirectas, complicidades y consejos que han devenido en un montón de características personales que serían difíciles de explicar de otra manera y que como tales han dado forma a mi carrera. Mi agradecimiento también es para mis compañeros, mis pares, los que se encuentran tanto dentro como fuera del ámbito académico (y en algunos casos en ambos). Me refiero a los “amigos del barrio” pero también a la muy particular combinación que conforma el “jolgory-lab” (denominación sólo para entendidos). Las oportunidades de aprendizaje más allá de lo académico que he tenido gracias a estas personas, la contención, amistad y apoyo que he encontrado, son impagables. Tanto Luis, Martín, Álvaro, Lu, Mauro, Matías Z., Gabriel, Vero K., Flo, Caro o Gabo deberían darse por especialmente aludidos aquí. Una especial mención debe hacerse también para Mato Arim, quién ha sido como una combinación de hermano mayor, padre, tutor y amigo, dotado de infinita paciencia, talento, integridad, motivación e inspiración a lo largo de buena parte de mi vida académica. De verdad, mi agradecimiento es eterno con él. También debo agradecer a Ruben y al tribunal de tesis, Marcelo Loureiro, Álvaro Soutullo y Ana Borthagaray, por su generosa disposición a lo largo de toda la tesis (en el primer caso) y en los últimos y críticos momentos en los demás.

Es de rigor por supuesto agradecer a las instituciones responsables por que esta tesis haya podido realizarse en primer lugar, a saber, el Programa para el Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) y la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII).

Por último, quiero agradecer profundamente a mi novia, amiga, compañera y colega, quién tiene mucha responsabilidad en el hecho de que esta tesis haya sido escrita y quien día a día me da fuerzas y motivación para avanzar un poco más y un poco mejor en los caminos por los que la vida me lleva. No hay forma que pueda darte todo lo que me das todo el tiempo, así que sólo ofrezco mi humilde agradecimiento, Carlita.

# Índice

<b>Resumen</b>	<b>iii</b>
<b>Abstract</b>	<b>iv</b>
<b>Agradecimientos</b>	<b>v</b>
<b>Introducción</b>	<b>1</b>
Hipótesis de Discontinuidad de Texturas	4
Hipótesis	8
Predicciones	9
Objetivo general	9
<b>Métodos I: modelos estáticos</b>	<b>10</b>
Diseño del modelo de campo medio	10
Análisis paramétrico del modelo	16
Distribución de parches en el espacio: análisis de paisajes aleatorios	17
<b>Métodos II: Modelo Basado en Individuos (IBM)</b>	<b>25</b>
Propósito	26
Entidades, variables de estado y escalas	27
Visión general del proceso y secuencia de ejecución	31
Conceptos de diseño	32
Iniciación	38
Datos de entrada	38
Submodelos	38
<b>Resultados I: modelos estáticos</b>	<b>41</b>
Análisis paramétrico del modelo	41
Evaluación de paisajes artificiales	45
Bondad de ajuste a la función escalón	49
Tamaño corporal y acceso a recursos	49
<b>Resultados II: Modelo Basado en Individuos</b>	<b>50</b>
<b>Discusión</b>	<b>55</b>
Predicciones generales	57
Modelo estático de campo medio	58
Modelo Basado en Individuos	62
Paisajes aleatorios	65
Espectro de procesos biológicos representados	65
Conclusiones	67
<b>Referencias Bibliográficas</b>	<b>68</b>

## **Introducción**

Dentro de ecología de comunidades conviven diversos intereses, preguntas y objetivos, abocados al entendimiento del conjunto de procesos ecológicos que ocurren en el nivel de organización comunitario (Verhoef y Morin, 2010). Esta descripción evita explícitamente imponer límites espaciales o temporales al objeto de estudio de la disciplina, recurriendo en cambio al “nivel de organización comunitario” (Begon et al., 2006). Este recurso responde a un hecho claro, que es que no existe una única escala espacial o temporal en donde se puedan enmarcar aquellos procesos considerados “comunitarios”. En sus primeros desarrollos teóricos, la ecología de comunidades se ha basado principalmente en procesos sin componentes espaciales y se ha concentrado en las interacciones bióticas, particularmente competencia y depredación (Ricklefs y Schluter, 1993). Es posible que esto se deba a una combinación de las limitantes metodológicas y tecnológicas, así como a la elección lógica de atacar los problemas más sencillos en primera instancia. Estos enfoques eventualmente se fueron complementando con la inclusión de mecanismos a escalas espaciales mayores. Particularmente destacados en este proceso son los aportes de los modelos metapoblacionales y la biogeografía de islas (en especial los artículos de Levins, 1969 y MacArthur y Wilson, 1967). Este impulso se vio ampliamente fortalecido con un creciente aumento en la disponibilidad de ciertas herramientas, particularmente el sensoramiento remoto satelital y el poder computacional. Entre fines de los ochenta y principios de los noventa, de la mano de la ecología de paisajes y la macroecología, creció considerablemente la exploración de mecanismos regionales e históricos para entender los procesos comunitarios (Brown y Maurer, 1987, 1989; Ricklefs y Schluter, 1993; Hubbell, 2001; Turner et al., 2001). El problema de la escala en ecología es hoy en día un área sumamente desafiante y hasta cierto punto inexplorado. Es cada vez más evidente que existe una influencia pervasiva y significativa de la dimensión espacial y temporal de los sistemas, y que debe considerarse para dar cuenta de las preguntas centrales en ecología (Levin, 1992; Maurer, 1999; Verhoef y Morin, 2010; McGill, 2010).

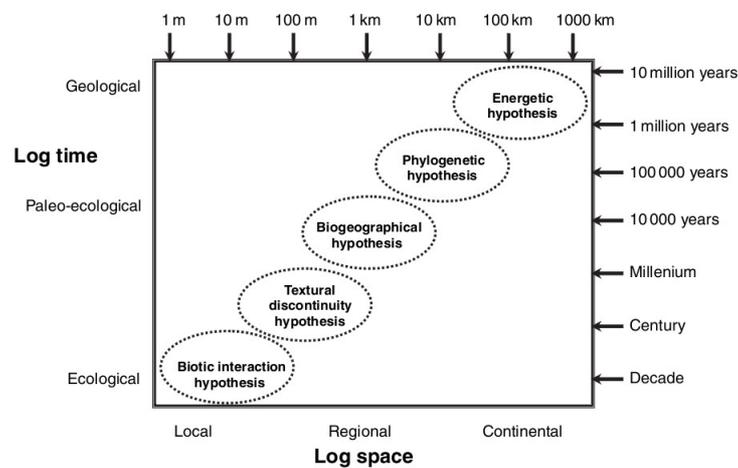
La estructura de los paisajes afecta los procesos ecológicos a través de su interacción con los atributos de las especies involucradas (Keitt et al., 1997, Urban y Keitt, 200, McCann et al., 2005; Borthagaray et al., 2012). El atributo más informativo de los organismos para comprender estos procesos, especialmente en animales, es el tamaño corporal, ya que se está

asociado con la mayoría de las características ecológicamente relevantes para comprender su interacción con el ambiente (Peters, 1986, Brown et al., 2004). En particular, condiciona la escala a la que los animales usan y viven en el paisaje a través de atributos como el área de acción, la distancia y velocidad de movimiento o la demanda de recursos (Peters, 1986). Esta correspondencia puede entonces dar lugar a que ciertos paisajes seleccionen tamaños corporales o, inversamente, las especies seleccionen paisajes en función de su tamaño (Keitt et al., 1997, Urban y Keitt, 2001). En este sentido la influencia del paisaje sobre la viabilidad de distintas especies condiciona la forma en que se distribuyen los tamaños corporales tanto a niveles regionales (Holling, 1992; Allen y Holling, 2008) como en comunidades locales (Borthagaray et al., 2012). A nivel comunitario, pero también a escalas mayores, las distribuciones de tamaños corporales son reconocidas como atributos centrales de los sistemas ecológicos y como tales tienen una larga historia en ecología (Elton, 1927; Hutchinson y MacArthur, 1959; Gaston y Blackburn, 2000).

Como patrón emergente a gran escala, las distribuciones de tamaños corporales animales están fuertemente moldeadas por múltiples procesos ecológicos y, por lo tanto, tienen un gran potencial informativo (Brown, 1995; Gaston y Blackburn, 2000). A grandes escalas (al menos en especies terrestres), son predominantes distribuciones unimodales, con mayoría de tamaños pequeños, y una importante asimetría positiva (Maurer, 1999; Blackburn y Gaston, 1994). Los mecanismos propuestos para explicar estas tendencias son diversos y tienen una considerable historia en ecología, aunque posiblemente los más explorados sean los que se basan en tasas de especiación y extinción tamaño corporal dependientes (Hutchinson y MacArthur, 1959; Gaston y Blackburn, 2000; Kozłowski y Gawelczyk, 2002). Por otro lado, el trabajo de Brown et al., (1993) agrega mecanismos de base energética y la optimización de la adecuación biológica como posibles respuestas a las tendencias observadas a gran escala. Dicha propuesta ha tenido gran impacto a la comunidad científica, generando una importante discusión teórica, incluyendo alternativas basadas en las ideas principales (Kozłowski y Gawelczyk, 2002; Marquet et al., 2008), más allá de cuestionamientos de la validez del modelo (Kozłowski, 1996).

Respecto a la relación entre la forma de las distribuciones de tamaños corporales y la escala espacial, existe una mayor variación hacia escalas menores, incluyendo simetrías, asimetrías negativas y multimodalidad (Marquet y Cofré, 1999; Gaston y Blackburn, 2000). Se ha

demostrado que los patrones locales no son necesariamente el simple producto del muestreo aleatorio de las distribuciones regionales (Marquet y Cofré, 1999; Gaston y Blackburn, 2000). Esta evidencia sugiere que el tipo de hábitat o las interacciones interespecíficas tienen un rol preponderante a pequeñas escalas espaciales, de forma que pueden estructurar las distribuciones de tamaños corporales de forma (relativamente) independiente respecto a la agrupación regional de especies (Gaston y Blackburn, 2000). Esto contrasta con la robustez de los patrones globales, planteando al menos dos posibilidades no excluyentes: la existencia de procesos universales evidentes sólo a grandes escalas, los cuales serían producto de complejas interacciones multiescala, o que existan frecuencias diferenciales, repetidas a través de los continentes, para distintos tipos de distribuciones locales.



**Figura 1:** Categorías de hipótesis que buscan explicar las distribuciones de tamaños corporales, según Allen et al., (2006). Se muestran las regiones en el espacio de escala geográfica y temporal en el que se espera que actúen las distintas clases de hipótesis. Adaptado de Allen et al., 2006.

La necesidad de caracterizar y sintetizar las interacciones entre procesos a distintas escalas es una característica distintiva de los sistemas ecológicos y de sistemas complejos en general (Chase y Leibold, 2002; McGill, 2010; Levin, 1992). Para el caso de las distribuciones de tamaños corporales, Allen y colaboradores han propuesto una clasificación de las hipótesis existentes, junto con la escala a la que estarían actuando y una serie de predicciones respecto a los cambios que ocurrirían frente a diversos eventos ecológicos (Allen et al., 2006). Los autores definen cinco categorías asociadas a distintas escalas, acordes a los procesos dominantes en cada una de estas. En las escalas menores, las interacciones bióticas y la

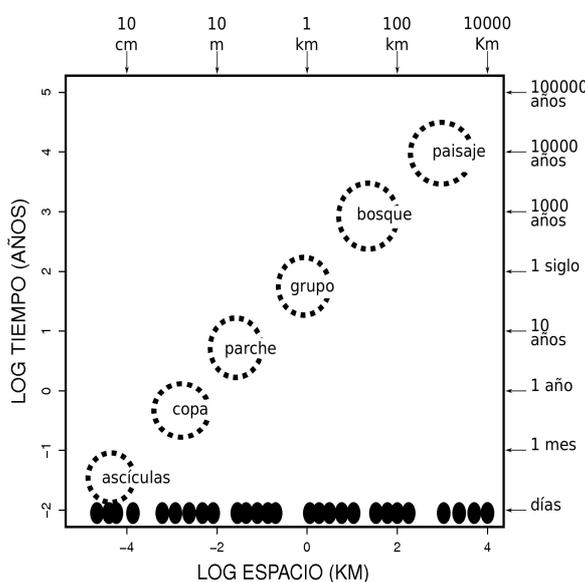
disponibilidad de recursos son determinantes para la supervivencia de los organismos individuales y por lo tanto de las especies (hipótesis de interacciones bióticas y de discontinuidad de texturas; **Fig. 1**). A escalas mayores dominarían mecanismos lentos: la historia geográfica y evolutiva de los taxones (hipótesis biogeográficas, filogenéticas y energéticas; **Fig. 1**). Más allá de la utilidad de caracterizar las hipótesis y las escalas asociadas, el verdadero desafío es comprender la forma en que interactúan estos mecanismos y desarrollar predicciones útiles para establecer una agenda de estudios empíricos acordes.

Comprender como interactúan múltiples procesos a escalas espacio temporales dispares es una tarea clave, pero también ambiciosa (Marquet et al., 2005; Allen y Holling, 2008). Uno de los grandes obstáculos es la poca especificidad en las hipótesis en contraste con la idiosincrasia de los sistemas ecológicos (Simberloff, 2004). Por ejemplo, los procesos biogeográficos muchas veces dependen de accidentes geológicos, los cuales varían ampliamente de un lugar a otro (Lessa et al., 2003). En esta tesis se buscó establecer un modelo teórico capaz de hacer predicciones concretas respecto a ciertas características observadas en distribuciones de tamaños corporales. En particular, se caracterizó un mecanismo que puede ser inscripto en la Hipótesis de Discontinuidad de Texturas (Holling, 1992), la cual es revisada a continuación.

### **Hipótesis de Discontinuidad de Texturas**

El trabajo de C. S. Holling (1992) mostró que las distribuciones de tamaños corporales no necesariamente son continuas presentando frecuentemente interrupciones. En este sentido, Holling demuestra la existencia de un patrón de agrupaciones (“clumps”) para ciertos tamaños corporales delimitadas por huecos (“gaps”) o rangos de tamaños corporales con baja ocurrencia de especies. El autor argumenta sólidamente que dicho patrón no es producto del azar y muestra que los mismos gaps y clumps están presentes en distintos taxones (aves y mamíferos), existiendo una correspondencia casi biyectiva entre los huecos de distintos biomas (praderas y bosques de Norteamérica). Este trabajo abrió un intenso debate, siendo criticado desde el punto de vista metodológico (Manly, 1996; Siemann y Brown, 1999). Sin embargo a través de los años se ha acumulado evidencia que respalda la existencia y regularidad de las discontinuidades en los tamaños corporales (Allen y Holling, 2002, 2008b). Por otro lado, las críticas metodológicas han demostrado ser débiles en varios aspectos (Stow et al., 2008).

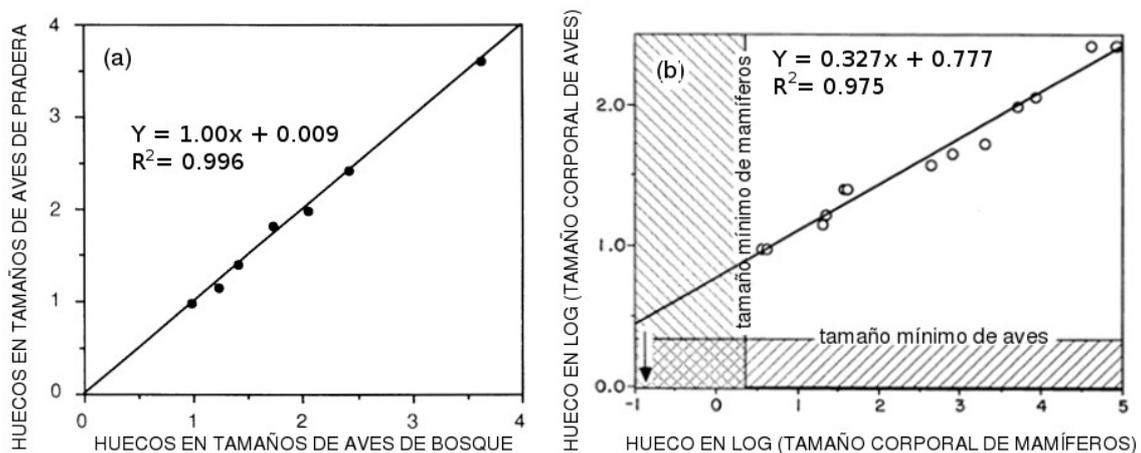
De todas formas, el eje de la discusión sobre las discontinuidades de tamaños corporales gira en torno al origen de las mismas y la capacidad de los datos existentes para dar una respuesta inequívoca. La proposición original de Holling se vincula estrechamente con cierta concepción teórica del funcionamiento de los ecosistemas naturales (Carpenter y Leavitt, 1991; Holling, 1992; Levin, 1992). Según la misma, denominada Hipótesis de Especies Clave Extendida (“Extended Keystone Species Hypothesis”), el funcionamiento de los ecosistemas está determinado por la influencia de algunos procesos clave (“keystone processes”). Estos procesos podrían ser la frecuencia de incendios en un bosque o la tasa de descomposición de materia orgánica del suelo. En un ecosistema dado, son pocos los procesos que alcanzan tal predominancia y cada uno actúa en una ventana espaciotemporal diferente (**Fig. 2**). Debido a esta influencia, otros procesos subordinados son arrastrados por estas dinámicas (“Entrainment Hypothesis”; Holling, 1992), de forma que las periodicidades observadas en el sistema ocurren en la vecindad de un número limitado de valores, en sintonía con los ritmos, estructuras y extensiones de los procesos clave. De esta forma, los períodos de las variables ecosistémicas más relevantes presentan una distribución multimodal, cuyos picos coinciden con las frecuencias de los procesos estructuradores del sistema.



**Figura 2:** Representación de las escalas de los procesos dominantes, tomando como ejemplo un bosque boreal (adaptado de Holling, 1992 y Allen y Holling, 2002). Los círculos llenos muestran tamaños corporales hipotéticos (no se muestra el eje) de especies animales, en un patrón discontinuo. La asociación entre la ubicación de los clumps con las escalas de los procesos clave refleja gráficamente los mecanismos propuestos por la Hipótesis de Discontinuidad de Texturas.

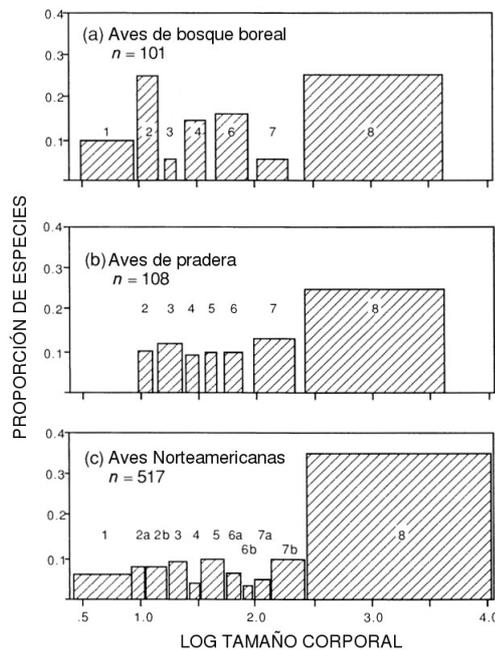
Esta división condiciona las escalas a las que las especies animales pueden utilizar de manera más eficiente los ecosistemas. Por ejemplo, la estructura del dosel de un bosque es un medio sumamente diferente a una pradera desde el punto de vista del movimiento de las aves. Esta diferencia sugiere que un bosque denso es un ambiente propicio para especies pequeñas y más

bien desfavorable para especies grandes. Es esperable entonces que la distribución de tamaños corporales refleje este carácter discreto y discontinuo de los procesos ecosistémicos. Esta es la predicción principal de la Hipótesis de Discontinuidad de Texturas (HDT; "Textural Discontinuity Hypothesis")(Holling, 1992). La posición de los clumps de tamaños corporales, se corresponde entonces con las escalas espaciales y temporales que resultan más adecuadas para explotar los recursos existentes en el ecosistema. Como contraparte, los gaps en las distribuciones denotan los tamaños corporales en los que existen menos oportunidades de utilización de dichos recursos (**Fig. 2**). Adicionalmente, los gaps y clumps, dentro de un grupo de especies con un mismo plan corporal, deberían ocurrir en los mismos valores en biomas con estructuras y procesos clave similares. Es decir, siempre que las escalas óptimas para explotar un ambiente sean las mismas, clumps ocurrirán en los mismos valores. Dichos valores deberían cambiar de forma predecible al analizar grupos con planes corporales diferentes. Estas predicciones fueron observadas por Holling en su base de datos de mamíferos y aves de bosques y praderas norteamericanas (**Figs. 2 y 3**). Mediante varios análisis estadísticos, Holling descarta una serie de hipótesis alternativas, considerando que la HDT es la más adecuada para explicar los patrones reportados. Tanto este trabajo como otras publicaciones (Allen et al., 1999; Raffaelli et al., 2000; Allen y Holling, 2002; Fischer et al.,



**Figura 3:** Relaciones entre las ubicaciones de los gaps o huecos en en las distribuciones de aves y mamíferos (escala log-log). **a:** Relación entre las ubicaciones de los gaps en las distribuciones de tamaños corporales de aves norteamericanas, para dos biomas diferentes. **b:** Relación entre la ubicación de los huecos en las distribuciones de tamaños corporales de aves y mamíferos de Norteamérica. Adaptado de Holling (1992).

2007; Ludwig, 2008; Sendzimir, 2008) corroboran la existencia de discontinuidades en varios sistemas naturales y en la mayoría de grupos taxonómicos más abundantes. Para el caso particular de aves, es especialmente contundente el trabajo de Skillen y Maurer (2008).



**Figura 4:** Proporción de cantidad de especies en las agrupaciones de tamaños corporales de aves norteamericanas según distintos biomas (**a:** bosque boreal, **b:** pradera y **c:** ambos). Cada agrupación tiene un número asignado y está ubicada en el intervalo de pesos corporales en que fue observada. Adaptado de Holling (1992).

Pero la evidencia favorable no desacredita las críticas a esta visión de los ecosistemas y en particular a las discontinuidades de tamaños corporales como una manifestación de la misma. Uno de los puntos débiles de la HDT es que los mecanismos detrás son notoriamente genéricos y vagos. Estos pueden abarcar casi cualquier tipo de percepción y/o uso del paisaje tamaño dependiente. Es llamativo el hecho de que a la fecha prácticamente no existen planteos en lenguaje matemático que puedan dar predicciones cuantitativas contrastables. Esta limitación conspira contra la utilidad y atractivo de la hipótesis, así como el desarrollo de los conceptos y teorías asociados (Allen y Holling, 2002, 2008a; Ludwig, 2008). En este sentido los trabajos de Szabó y Meszéna (2006) y Scheffer y van Nes (2006) son las excepciones más importantes a la regla general. El primero busca explícitamente traducir los supuestos de la HDT a un lenguaje matemático y evalúa numéricamente las predicciones del mismo. Este modelo demuestra que puede generar un patrón discontinuo en tamaños corporales. Respecto a las predicciones de este modelo, el punto más débil es el uso abstracto que tiene del concepto de escala de percepción. Esta abstracción es adecuada y útil para el modelo presentado, pero posiblemente esté un escalón de abstracción mayor del preciso para extrapolar con datos reales. El segundo está basado de forma completamente independiente de

los supuestos de la HDT. Los autores sugieren que el patrón de clumps y gaps puede ser generado por un proceso de similaridad autoorganizada (“self-organized similarity”). Por otro lado el trabajo no especifica exactamente qué es lo que representa el eje del nicho “tamaño corporal”, si no que prefiere mantener la generalidad. Esto lo hace perfectamente compatible con la HDT. Esta noción es respaldada fuertemente por la robustez que el modelo presenta frente a (1) la imposición de un paisaje adaptativo generado externamente (es decir, que no es producto de la autoorganización del conjunto de especies) y (2) la persistencia del patrón frente a procesos evolutivos simples. Por otro lado, el modelo planteado por los autores no incluye relación alguna entre el tamaño de las especies y sus atributos asociados a capacidades competitivas (como capacidad de carga).

A pesar del caso particular del artículo de Szabó y Meszéna (2006), no existen modelos que puedan ser contrastados con observaciones reales. Teniendo en cuenta esta situación, es de interés para la ecología actual la formulación de modelos que expresen mecanismos generales inscriptos dentro de la HDT, capaces de hacer predicciones útiles a la teoría ecológica y a los desafíos que esta enfrenta como el cambio global y la conservación de la biodiversidad. Esta tesis apunta a avanzar en la formalización matemática de la HDT. Para alcanzar esta meta se exploró la interacción entre la estructura espacial del paisaje y la forma en que los organismos perciben los recursos del mismo. El eje conceptual son los mecanismos que vinculan una estructura espacial de parches de hábitat con una percepción discontinua en la cantidad de recursos disponibles. Implícitamente y explícitamente se analizarán las consecuencias a nivel poblacional y comunitario, para finalmente determinar las consecuencias esperadas en las distribuciones de tamaños corporales.

### **Hipótesis**

La estructura espacial de los paisajes afecta el balance existente entre la obtención y el consumo de energía de los animales que viven en el mismo. A través de la tasa metabólica y la movilidad individual, este balance es producto de la interacción entre el tamaño corporal y la distribución espacial de los recursos. En ambientes con parches de recursos aislados, existe el potencial para producirse un balance energético discontinuo lo que afectará las distribuciones de tamaños corporales esperadas.

## **Predicciones**

1. Las abundancias poblacionales variarán en el eje de tamaños corporales de forma no monótona, presentando máximos y mínimos locales determinados por el balance energético.
2. La cantidad de máximos locales en las abundancias poblacionales serán equivalentes al número de escalas espaciales en las que ocurre un cambio en el acceso a recursos.
3. La relación entre oferta de recursos estará sujeta no solamente a los atributos de las especies y la productividad ambiental, si no que también será afectada críticamente por la estructura espacial del paisaje.

## **Objetivo general**

Mostrar a través de métodos analíticos y numéricos, que los mecanismos especificados, inscriptos en la hipótesis de discontinuidad de texturas efectivamente pueden llevar a la formación de patrones discontinuos en la distribución de tamaños corporales.

## ***Objetivos específicos:***

1. Generar un modelo estático de campo medio que de cuenta del balance entre la obtención y consumo de energía en función del tamaño corporal y del paisaje explotado.
2. Generar un modelo dinámico basado en agentes que de cuenta de los mismos procesos que el punto anterior, pero incorporando los atributos básicos de los individuos y un paisaje espacialmente explícito.
3. Analizar los resultados de ambos modelos en el contexto de la hipótesis de trabajo y sus predicciones.

## **Métodos I: modelos estáticos**

Se diseñó un modelo (estático) de campo medio, el cual fue sujeto a un análisis paramétrico a fin de determinar la relación entre paisaje y distribuciones de tamaños corporales predicha por el mismo. Se consideró también la influencia de utilizar configuraciones de paisajes basadas en varios procesos aleatorios diferentes, particularmente el grado de discontinuidad esperado en la percepción de recursos a través de un gradiente de movilidad. A continuación se muestran en cada caso los métodos utilizados en cada caso.

### **Diseño del modelo de campo medio**

Se construyó un modelo estático para analizar el efecto de la estructura de paisajes sobre la distribución de tamaños corporales, basado en el balance entre las funciones de obtención y demanda de energía. La primera es determinada por la conjunción de atributos individuales y las características del paisaje en el que viven los organismos. La segunda es simplemente el gasto energético producido por la actividad metabólica. En ambos casos el tamaño corporal es la variable independiente. La función de balance  $B(M)$  es entonces la resta entre ambos valores:

$$B(M) = O(M) - W(M) \text{ Ec. 1}$$

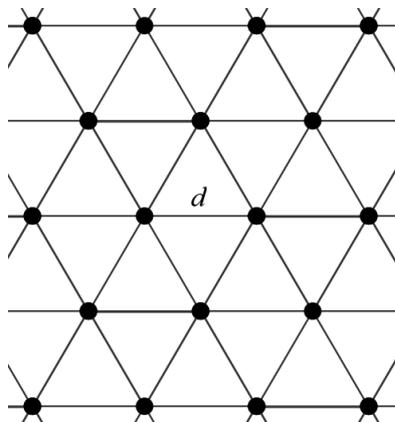
Aquí  $O(M)$  es la función de obtención o disponibilidad de recursos, mientras que  $W(M)$  es el consumo de energía y  $M$  el tamaño corporal. La construcción de estas funciones tiene dos facetas, el modelo de paisaje y las relaciones alométricas que determinan la capacidad de movimiento y consumo de recursos por individuo.

### ***Paisaje modelo***

El modelo de paisaje ideado supone una estructura regular en donde los parámetros de construcción tienen implicancias biológicas directas. Se consideró un conjunto de parches distribuidos homogéneamente en el paisaje en los que se concentran todos los recursos. Específicamente, parches distribuidos en una grilla hexagonal, también llamada grilla tirangular regular o grilla isométrica (siguiendo Birch et al. 2007). Estas grillas tienen varias ventajas, destacándose que la distancia  $d$  entre parches vecinos es constante (**Fig. 5**). En este paisaje los individuos con poca movilidad (menor a  $d$ ) están confinados a un sólo parche. Se asume que la capacidad de movimiento aumenta con el tamaño corporal, por lo que existirá

un tamaño umbral a partir del cual cualquier organismo puede moverse entre parches. El acceso a mayor cantidad de parches implica una mayor cantidad de recursos disponibles para los organismos individuales, así como para la población en su conjunto. Por lo tanto, al pasar de pequeños a grandes tamaños corporales se alcanzará este valor umbral y ocurrirá un cambio súbito en la disponibilidad de recursos. La función escalonada  $O(M)$  refleja este salto y se define con la ecuación:

$$O(M) = \begin{cases} \omega & \text{si } M < M_d \\ \omega \cdot P & \text{si } M \geq M_d \end{cases} \quad \text{Ec. 2}$$



**Figura 5:** Grilla isométrica o triangular, construida con triángulos equiláteros de lado  $d$ , la distancia entre vecinos. Cada parche es un punto y está rodeado por seis vecinos.

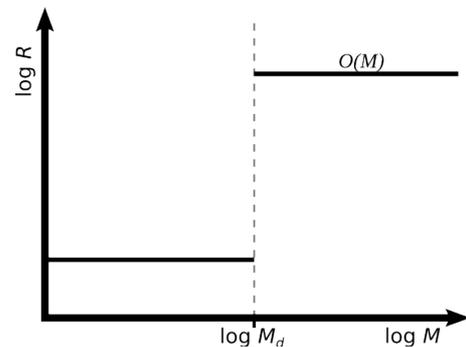
Aquí  $M$  representa el tamaño corporal y  $M_d$  es el tamaño umbral a partir cual los individuos pueden moverse entre parches. El valor  $\omega$  representa la cantidad de recursos contenida en un parche aislado y  $P$  es el número total de parches del ambiente. La **Figura 11** muestra una expresión gráfica de la función  $O(M)$ .

### Atributos individuales

Los atributos relevantes para determinar el signo de  $B(M)$  son la movilidad y el gasto energético, estimados con las ecuaciones:

$$D(M) = D_0 \cdot M^{D_e} \quad \text{Ec. 3}$$

$$W(M) = W_0 \cdot M^{W_e} \quad \text{Ec. 4}$$

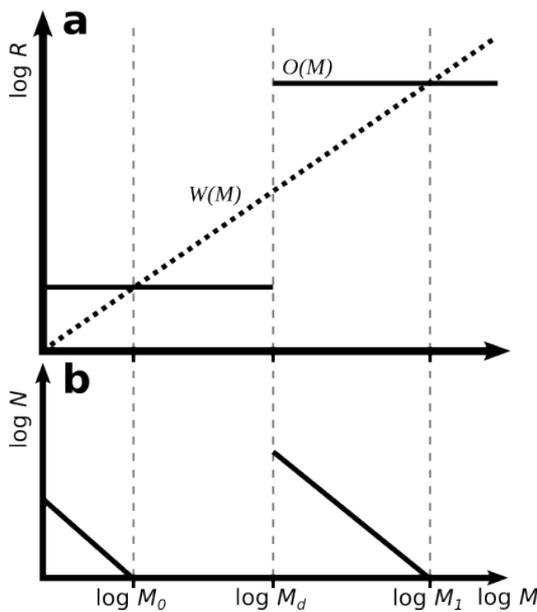


**Figura 6:** Representación gráfica de la función escalonada  $O(M)$ , mostrando el cambio súbito en la oferta de recursos ( $R$ ) cuando el tamaño corporal alcanza el valor  $M_d$ .

En donde  $D(M)$  es la función que describe la distancia máxima que puede cubrir un individuo en el ambiente y  $W(M)$  indica la cantidad de recursos que consume ese organismo. Ambas se definen en función del tamaño corporal  $M$ . Los parámetros  $D_0$  y  $W_0$  son las pendientes y  $D_e$  y  $W_e$  son los coeficientes alométricos. A partir de la **Ecuación 3** se puede deducir el valor de  $M_d$ , el tamaño corporal umbral, necesario para definir  $O(M)$ :

$$D(M_d) = d \Leftrightarrow D_0 \cdot M_d^{D_e} = d \Leftrightarrow M_d = (d/D_0)^{1/D_e} \quad \text{Ec. 5}$$

Se asumió un ritmo de consumo proporcional a la tasa metabólica, por lo que  $W_e$  será 0.75 (West et al. 2002). Como fue descrito en la introducción, la tasa metabólica es influenciada por la temperatura, a través del factor de Boltzman  $e^{-E/kT}$  (Gillooly et al. 2001). Esto implica que el consumo de recursos aumenta con la temperatura. Entonces las consecuencias de los cambios de temperatura se pueden simular modificando el valor de  $W_0$ . Estas manipulaciones pueden esbozar escenarios esperados por eventos de cambio climático, los que fueron explorados brevemente.



**Figura 7: a:** Representación gráfica de las funciones  $O(M)$  (línea continua) y  $W(M)$  (línea punteada). Se indican los puntos críticos en los que la función  $B(M)$  cambia de signo.  $R$  representa cantidad de recursos, en una unidad arbitraria. **b:** Predicciones correspondientes a las curvas en **a**, a nivel poblacional, donde  $N$  es la abundancia de individuos. Los tamaños corporales indicados siguen la nomenclatura de las ecuaciones 5 y 6. Nótese que los tamaños poblacionales solamente son positivos para valores de  $M$  tales que  $B(M) > 0$  y la pendiente de las rectas en **b** equivale a  $-W_e$ .

### Identificación de discontinuidades

La fórmula de  $B(M)$  (**Ec. 10**) permite ver que los puntos críticos para la supervivencia de los organismos son aquellos tales que  $O(M) = W(M)$ , los cambios de signo de  $B(M)$ . Dado que la función  $O(M)$  (**Ec. 11**, **Fig. 7**) es escalonada, esta igualdad puede ocurrir en dos valores posibles, según la situación de  $M$  respecto al valor umbral  $M_d$ :

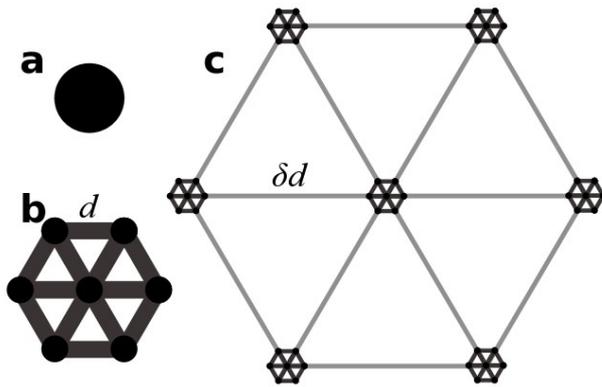
i. Si  $M < M_d$ :

$$O(M_0) = W(M_0) \Leftrightarrow \omega = W_0 \cdot M_0^{W_e} \Leftrightarrow M_0 = (\omega/W_0)^{1/W_e} \quad \text{Ec. 6}$$

ii. Si  $M \geq M_d$ , siguiendo el mismo razonamiento:

$$M_1 = (P \cdot \omega / W_0)^{1/W_e}$$

Adicionalmente, el valor  $M_d$  también es un límite de signo para la función  $B(M)$  bajo ciertas condiciones, lo cual puede visualizarse gráficamente (**Fig. 7**). En el contexto de la hipótesis de trabajo, estos puntos indican los límites de al menos algunas de las discontinuidades en la distribución de tamaños corporales. Como ejemplo en el caso de la **Figura 7**, en sistemas reales, se esperaría una muy baja o nula frecuencia de especies cuyo tamaño sea mayor a  $M_0$  y menor a  $M_d$ .



**Figura 8:** Paisaje ejemplo, con estructura fractal y tres escalas de percepción. **a:** Parche aislado, el nivel cero de percepción. **b:** Estructura o unidad básica de parches. **c:** Estructura básica replicada a una escala de percepción mayor, en la que cada parche equivale a la estructura completa en el nivel anterior. Este paisaje se puede describir con cuatro parámetros:  $P = 7$ , la cantidad de parches que componen la estructura básica,  $d$  la distancia mínima entre parches,  $\delta$  la tasa de aumento de las distancias de vecinos entre niveles de percepción consecutivos y  $n = 2$  el número de escalas o niveles de percepción.

Si se considera una unidad básica de  $P$  parches, es posible generar un patrón fractal o autosemejante, en el cual dicha unidad se repite en diferentes escalas de percepción (**Fig. 8**). Desde el punto de vista de las especies, el conjunto básico presentado puede verse como siete parches separados o, en el caso de especies suficientemente grandes ( $M > M_d$ ), como un único parche. La existencia de auto-semejanzas a distintas escalas espaciales tiene importantes implicancias en la percepción que los individuos tienen de los recursos

disponibles (Urban y Keitt, 2001; Borthagaray et al., 2012). Considerando el paisaje de tres niveles presentado en la **Figura 8**, los organismos con gran capacidad de movimiento (mayor o igual a  $\delta \cdot d$ ) perciben un único “parche” (heterogéneo, compuesto por 49 parches; **Fig. 8c**). Los organismos que no alcanzan esta distancia, pero que sí recorren la distancia mínima ( $d$ ), habitarán un paisaje con siete “parches” aislados (cada uno siendo una unidad básica, **Fig. 8b**). Por último, los individuos de menor capacidad de movimiento, habitarán sistema fragmentado compuesto por 49 parches aislados (**Fig. 8a**). Este esquema se puede continuar en una cantidad arbitraria de parches y niveles, utilizando la ecuación:

$$d_i = \delta^i \cdot d \quad \text{Ec. 7}$$

para establecer la distancia entre “parches vecinos” del nivel de percepción  $i \geq 0$ . Por ejemplo, en la **Figura 8b** la distancia entre parches de nivel cero es  $d = \delta^0 \cdot d$ . Nótese que *dentro de* un nivel de percepción  $i$  la distancia entre parches es  $d_{i-1}$ , mientras *entre parches* de un nivel de percepción  $i$ , la distancia es  $d_i$ . De manera similar podemos establecer la cantidad de recursos contenidos en cada nivel, a través de la ecuación:

$$R_i = P^i \cdot \omega \quad \text{Ec. 8}$$

en donde  $i \geq 0$  es el nivel de percepción del paisaje determinado por la capacidad de movimiento de un individuo,  $R_i$  es la cantidad de recursos correspondiente a este nivel,  $P$  es el número de parches que componen la unidad básica y  $\omega$  es la cantidad de recursos contenidos en un parche de nivel cero. Por ejemplo, para el paisaje representado en la **Figura 8c**,  $R_2 = 7^2 \cdot \omega = 49 \cdot \omega$ .

Frente a este esquema es necesario modificar la función de obtención de recursos, a fin de lograr una versión generalizada para  $n$  los niveles de percepción. Dejando fijos los parámetros  $P$ ,  $d$ ,  $\delta$  y  $n$  la nueva función  $O(M)$  es:

$$O(M) = \begin{cases} P^0 \cdot \omega & \text{si } M < (d^0/D_0)^{1/D_e} \\ P^1 \cdot \omega & \text{si } (d^0/D_0)^{1/D_e} \leq M < (d^1/D_0)^{1/D_e} \\ P^2 \cdot \omega & \text{si } (d^1/D_0)^{1/D_e} \leq M < (d^2/D_0)^{1/D_e} \\ \vdots & \vdots \\ P^i \cdot \omega & \text{si } (d^{i-1}/D_0)^{1/D_e} \leq M < (d^i/D_0)^{1/D_e} \\ \vdots & \vdots \\ P^n \cdot \omega & \text{si } M \geq (d^{n-1}/D_0)^{1/D_e} \end{cases} \quad \text{Ec. 9}$$

La letra  $i$  denota un nivel de percepción genérico, por lo que  $0 \leq i \leq n$ . La oferta entonces se describe como una función escalonada, en la que las alturas de los escalones está dada por la cantidad de recursos contenidos en nivel de percepción correspondiente (**Fig. 9**). Esta función de oferta implica un supuesto importante:  $\omega$ , la cantidad de recursos contenida en un parche de nivel 0, es independiente del tamaño corporal de la especie. Además de los tamaños corporales críticos descritos en la ecuación 9, la función  $B(M)$  tiene varios cambios de signo a lo largo del eje  $M$ . Estos se pueden deducir siguiendo un razonamiento idéntico al de las ecuaciones 6 y 9. Los puntos de corte entre  $O(M)$  y  $W(M)$ , para los distintos niveles de percepción  $i$  tienen la solución cerrada:

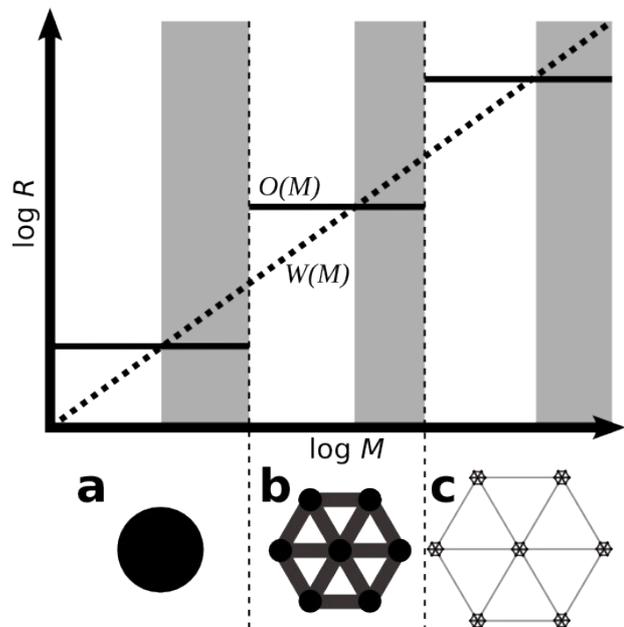
$$M_i = (P^i \cdot \omega / W_0)^{1/W_e} \quad \text{Ec. 10}$$

Por otro lado, el valor de  $M$  para el que ocurre una transición entre las escalas de percepción  $i$  e  $i + 1$ , denominado  $M_{d_i}$  y se puede obtener con la ecuación:

$$M_{d_i} = (\delta^i \cdot d / D_0)^{1/D_c} \quad \text{Ec. 11}$$

Utilizando estas ecuaciones básicas se realizaron los análisis paramétricos del modelo que se detallan a continuación.

**Figura 9:** Se muestran las funciones  $O(M)$  y  $W(M)$  en líneas continua y cortada respectivamente, destacando las zonas de balance positivo (fondo blanco) y negativo (fondo gris) en la relación oferta y demanda (ver Ecs. 9 y 10). Siguiendo la ecuación 9, los escalones de  $O(M)$  equivalen a  $\omega$ ,  $P\omega$  y  $P^2\omega$  en unidades de  $R$  (una unidad de recursos arbitraria). Las líneas verticales punteadas indican los tamaños críticos en que se alcanza un nuevo nivel de percepción. Estos niveles están representados abajo, siguiendo la **Figura 8**.



### Análisis paramétrico del modelo

La existencia de discontinuidades a través del eje de los tamaños corporales, según el modelo planteado, depende de puntos críticos en los que cambia el balance de recursos, dados por las **Ecuaciones 10 y 11**. Por lo tanto, para determinar la existencia de cambios de signo en este balance, se analizó el comportamiento de estos puntos a medida que aumentan los niveles de percepción.

Este análisis fue realizado tomando el modelo completo, el cual considera reglas claras según las que se estructura el paisaje a diferentes niveles de percepción (**Fig. 8**). Específicamente, se estudiaron las condiciones necesarias para que las desigualdades  $M_{d_{i-1}} < M_i < M_{d_i}$  sean verdaderas a medida que aumenta el valor del parámetro  $i$ .

### ***Influencia del tamaño en el acceso a recursos***

El modelo presentado hasta aquí presenta dos supuestos importantes que pueden limitar seriamente la aplicación del mismo en sistemas reales. El primero consiste en la percepción constante de la cantidad de recursos por parche de nivel cero. Esto implica, en primer lugar, que todas las especies pertenecen al mismo grupo funcional, o al menos al mismo grupo trófico, del ecosistema. Por otro lado ignora las limitaciones por morfología (“gape limitation”) al acceso a recursos, que en general se consideran decrecientes con el tamaño corporal (es decir, se incrementa el acceso a recursos con el tamaño; Pimm, 1982; Arim et al., 2007). Se optó por no relajar este supuesto en los modelos principales (estático e IBM) y en el análisis de paisajes aleatorios, para no incrementar la complejidad de los análisis. De todas maneras se consideró una ecuación alométrica sencilla para modelar la cantidad de recursos por parche, lo cual se desarrolla brevemente en el final de *resultados* (parte I) y en la *discusión*. La ecuación en cuestión es una modificación de **Ec. 8** (cantidad de recursos por nivel de percepción del paisaje), y se puede expresar como:

$$R_i(M) = \omega_0 \cdot M^{\omega_c} \cdot P^i \quad \text{Ec. 12}$$

Aquí simplemente se sustituye el valor  $\omega$  original por  $\omega_0 \cdot M^{\omega_c}$ , término que representa la cantidad de recursos que percibe un individuo de tamaño  $M$  en un parche de nivel cero. El término  $P^i$  multiplica este valor por la cantidad de parches de dicho nivel.

De todas formas, cuando se consideran sólo dos niveles de percepción consecutivos, y por lo tanto un rango de tamaños corporales menor, este cambio en la cantidad de recursos accesibles es menos significativo. Esto es más cierto si se consideran valores bajos de  $\omega_e$ . En el análisis de paisajes artificiales y en las simulaciones del IBM se analizaron sólo niveles consecutivos de percepción y se asumió un uso idéntico de los parches para todo tamaño corporal. Este es el escenario mínimo para el cual el modelo predice un gap o hueco en la distribución de tamaños corporales, lo que se corresponde con un único “escalón” en la gráfica de recursos percibidos vs. tamaño corporal (**Figs. 6, 7**).

### **Distribución de parches en el espacio: análisis de paisajes aleatorios**

El segundo supuesto fuertemente restrictivo del modelo es la consideración de una estructura espacial rígida en la que se distribuyen los parches de recurso. Hasta ahora sólo se ha considerado una estructura regular en la que la distancia entre parches vecinos es única (**Figs. 5, 8**). Dado que los sistemas reales pueden presentar mucha variación, es importante considerar diferentes formas de alejamiento respecto a esta grilla, incluyendo estructuras completamente independientes al modelo básico. En particular, se hizo foco en tener en cuenta los procesos estocásticos que afectan la estructura de paisajes naturales. Por esta razón se crearon paisajes artificiales con varias características, utilizando componentes aleatorios en la ubicación de los parches (**Fig. 10**). Los distintos tratamientos son:

1. Parches ubicados en una grilla isométrica (**Fig. 5**), con ruido blanco. Para crear esta distribución se generó una grilla isométrica bidimensional (distancia única 1) y se sumaron componentes aleatorios a las coordenadas de todos los puntos de distribución normal con media cero. Es decir, las coordenadas  $x$  e  $y$  de cada punto siguen las fórmulas:

$$\begin{aligned} x &= x_0 + \varepsilon, & \varepsilon &\sim N(0, \sigma^2) \\ y &= y_0 + \varepsilon, & \varepsilon &\sim N(0, \sigma^2) \end{aligned} \quad \text{Ec. 13}$$

en donde  $x_0$  e  $y_0$  son las coordenadas en una grilla isométrica perfecta y el  $\varepsilon$  es único para cada coordenada de cada punto. Este procedimiento se repitió para un gradiente de valores de desvío estándar:  $\sigma^2 = 0.1, 0.25, 0.5, 1, 2, 4, 6, 8$ . Nótese que esto representa un gradiente entre un escenario casi idéntico a la grilla isométrica original ( $\sigma^2 = 0.1 \ll 1$ , distancia entre parches vecinos) y uno en que

los parches se distribuyen prácticamente como una distribución normal de dos dimensiones ( $\sigma^2=8 \gg 1$ , distancia entre parches vecinos).

2. Parches distribuidos de forma aleatoria uniforme en un área. Las coordenadas se crearon con números aleatorios tomados de una de distribución uniforme con mínimo cero y máximo uno,  $\sim U(0,1)$ .
3. El procedimiento es idéntico al punto anterior, pero utilizando un generador de números de distribución normal estándar,  $\sim N(0,1)$ .
4. Parches distribuidos de forma aleatoria con distribución lognormal. Se tomaron números aleatorios de distribución lognormal con ubicación cero y escala uno,  $\sim \ln N(0,1)$ . Para determinar la ubicación de cada punto, primero se generan coordenadas polares y luego se transforman a coordenadas cartesianas. Esta estrategia se eligió por tratarse de una distribución asimétrica. En coordenadas polares se definen  $r$  y  $\theta$  como el módulo y el ángulo de rotación de cada punto. De esta forma, las coordenadas cartesianas  $x$  e  $y$  se obtienen con las fórmulas:

$$\begin{aligned} x &= r \cdot \cos \theta \\ y &= r \cdot \text{sen} \theta \end{aligned} \quad \text{Ec. 14}$$

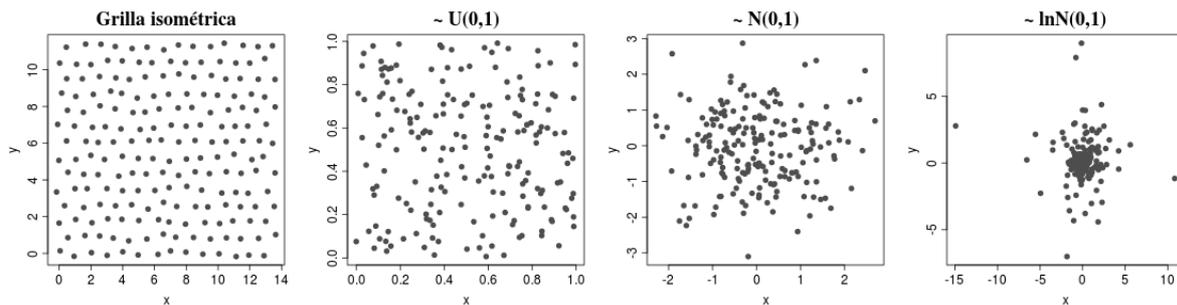
El parámetro  $r$  se obtuvo con un generador de números aleatorios lognormales, mientras que el ángulo  $\theta$  tomó de una distribución uniforme con mínimo cero y máximo  $2 \cdot \pi$ .

En todos los casos los paisajes se construyeron en base a parches idénticos (i.e.: con la misma cantidad de recursos) y sin dimensión espacial (i.e. cada parche es un único punto en el espacio). En todos los casos se crearon paisajes con 200 parches ( $196=14^2$  para los casos de grillas regulares modificadas). Los números aleatorios fueron generados con los paquetes base de R (R Development Core Team 2011).

### ***Evaluación de los paisajes artificiales***

Se realizó un análisis de la cantidad esperada de parches accesibles en los paisajes artificiales, en base la capacidad de movimiento de los organismos que los utilizan. En último término esta medida se vincula con el tamaño corporal, siguiendo la ecuación alométrica correspondiente (Ec. 3). El objetivo de este análisis es obtener una medida del grado de

“discontinuidad” en la percepción del paisaje al aumentar la movilidad (y por lo tanto, el tamaño corporal). Para lograr esto se consideró el ajuste de dos funciones a la curva de percepción observada o esperada, estimada según los métodos que se describen más abajo. Dichas funciones se consideraron apropiadas por ser capaces de representar un cambio brusco o discontinuo. A continuación se describen los métodos para obtener la curva de percepción observada,  $o(D)$ , y posteriormente las funciones y medidas escogidas para evaluar dicha curva (la **Figura 13** muestra un resumen de los procedimientos involucrados).



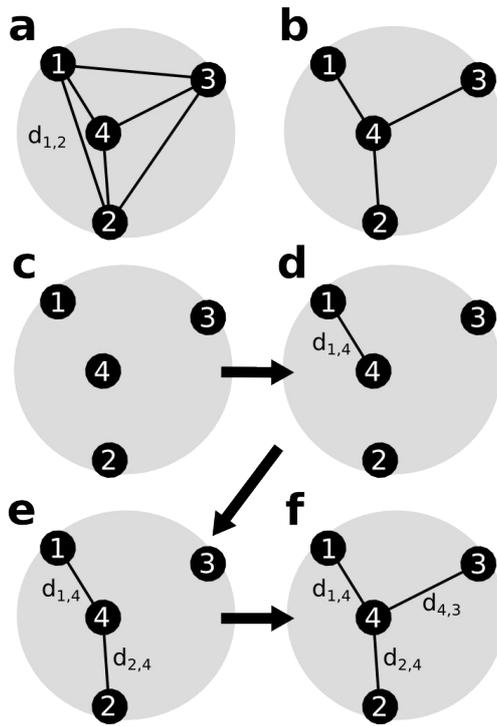
**Figura 10:** Ejemplos de los cuatro métodos de generación de paisajes aleatorios. Las etiquetas  $x$  e  $y$  indican los ejes cartesianos de un espacio bidimensional. Los títulos indican el método de creación de cada caso. La cantidad de parches es  $P=196$  para todos. Para el caso de la grilla isométrica, se modificaron las coordenadas sumando un componente aleatorio  $\varepsilon \sim N(0,0.1)$  (Ec. 13).

### *Curva de percepción observada*

Para obtener el número estimado de parches a los que accede un individuo promedio, se analizaron los paisajes artificiales utilizando metodologías descritas y aplicadas anteriormente por Bunn et al. (2000) y Urban y Keitt (2001). Éste método se puede separar en tres etapas.

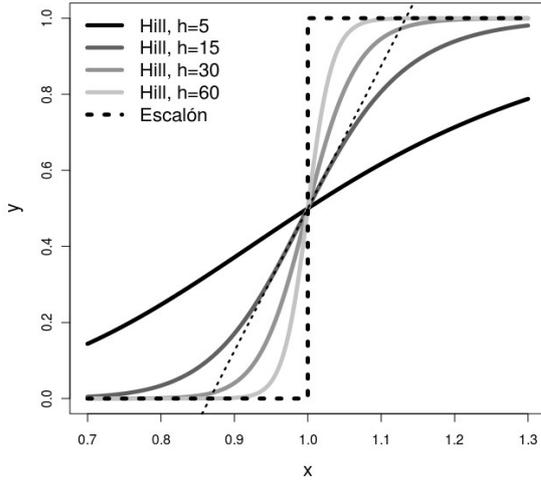
**I. Creación de un grafo representativo del paisaje:** dado el conjunto de  $P$  parches ubicados en un espacio bidimensional, se consideró el grafo completo  $G$  de  $P$  nodos. Cada par de vértices se considera conectado por una arista, a la cual se le asignó un peso equivalente a la distancia euclidiana entre los parches en el paisaje artificial. De esta forma, las aristas representan la distancia existente entre parches (**Figura 11a**)(de aquí en más los términos parche y vértice se utilizarán de forma intercambiable). Entonces para un par de parches cualesquiera  $i$  y  $j$ , cuyas coordenadas son  $(x_i, y_j)$  y  $(x_j, y_j)$  respectivamente, los vértices correspondientes del grafo  $G$  tienen una arista con peso  $d(i, j)$ , siguiendo la fórmula de distancia euclidiana entre dos puntos:

$$d(i, j) = \sqrt{(x_i - x_j)^2 + (y_i - y_j)^2} \quad \text{Ec. 15}$$



**Figura 11:** Árbol recubridor mínimo (ARM) y árbol recubridor mínimo recortado. **a:** Grafo completo (todas las aristas posibles existen). **b:** Árbol recubridor mínimo para el mismo grafo. **c-f:** Árboles recubridores recortados, obtenidos eliminando todas las conexiones  $i, j$  del árbol recubridor mínimo original tales que  $d(i, j) > D$ . Los valores de  $D$  son  $0, d_{1,4}, d_{1,4}$  y  $d_{4,3}$  respectivamente. Nótese que esta secuencia es en orden creciente de los valores de distancia. La cantidad de componentes de cada grafo es 1, 1, 4, 3, 2 y 1 respectivamente.

**II. Obtención del Árbol Recubridor Mínimo (ARM):** la cantidad de parches accesibles es dependiente de la capacidad de movimiento  $D$  de los organismos. Siguiendo las premisas del modelo original, cualquier parche es accesible si existe una trayectoria entre el vértice actual y el objetivo, tal que ninguna de las aristas recorridas representa una distancia mayor a  $D$ . Por lo tanto es de utilidad considerar el árbol recubridor mínimo de  $G$ . El ARM es un subgrafo de  $G$ , el cual minimiza el peso total de las conexiones sin aumentar o disminuir el número de componentes (vértices o grupos de vértices) respecto al grafo original  $G$  (ver el *anexo*). De esta forma el ARM es el subgrafo de  $G$  que, dada la restricción de mantener la conectividad global, contiene las trayectorias de menor peso posible (**Figura 11**). Por lo tanto, este árbol es una representación de las rutas que deben tomar los individuos para recorrer el paisaje, si su objetivo es evitar grandes distancias sin parches de hábitat. Como ejemplo, dado árbol recubridor mínimo de la **Figura 11b**, si  $D < d_{2,4}$ , entonces es imposible que pueda llegar al parche 2 desde cualquiera de los otros parches y viceversa. De forma inversa, si  $D < d_{1,2}$  pero  $D > d_{2,4} > d_{1,4}$ , entonces no hay impedimentos para que se mueva de 1 a 2 o viceversa. Para obtener los árboles recubridores mínimos se utilizó la implementación del algoritmo de Prim (1957) contenida en el paquete “igraph” de R (Csardi y Nepusz, 2006).



**Figura 12:** Se muestran las formas de las dos funciones ajustadas a la curva  $o(D)$ . La curva de Hill se reprodujo para varios valores de  $h$ , mostrando cómo esta se aproxima a la función escalón a medida que  $h$  aumenta. En todos los casos  $K = 1$ , coincidiendo con el valor umbral para la función escalón. Sobre la curva correspondiente a  $h = 15$  se muestra una línea recta tangente al punto de mayor pendiente, equivalente a  $h/4 \cdot K = 15/4$ . Este punto ocurre para  $x = K$

**III. Estimación de la curva de percepción observada:** la curva de percepción observada, a la que se denominará  $o(D)$  (en referencia a la función  $O(M)$ ) se calcula a partir de este árbol recubridor mínimo. Cada punto de la curva corresponde a un valor de movilidad  $D$ , con el cual se eliminan las conexiones del ARM entre aquellos nodos  $i, j$  tales que  $d(i, j) > D$ . Este recorte produce un grafo que no es conexo, ya que habrán grupos o vértices individuales aislados del resto (**Fig. 11c-f**). Es decir, tendrá un número de componentes mayor a uno. Para un individuo cualquiera, la cantidad de parches accesibles está determinada por el tamaño del componente en el cual está inmerso. Los componentes pueden tener distintos tamaños (i.e. distintas cantidades de parches) y a su vez los individuos no están colocados a priori en ninguno de ellos. Por esto se consideró el valor esperado estimado de la cantidad de parches a los que puede acceder un individuo,  $E[p]$ . Este se calculó asumiendo que los individuos pueden estar, con idéntica probabilidad, en cualquier parche del paisaje. Por lo tanto,  $E[p]$  es una función en  $D$ , la distancia de movimiento de los individuos, la cual se calcula con la fórmula:

$$E[p] = o(D) = \sum_{k=1}^{k=k_{MAX}} k \cdot \frac{P_k}{P} \quad \text{Ec. 16}$$

Aquí  $P_k$  es el número de parches pertenecientes al conjunto de los componentes con  $k$  parches;  $P$  es el número total de parches y  $k_{MAX}$  es la cantidad de parches contenidos en el componente mayor del árbol recubridor recortado. Nótese que en esta fórmula no figura  $D$ , explícitamente, pero sí implícitamente a través de la construcción del ARM recortado y por lo tanto, de los valores  $k_{MAX}$  y  $P_k$ . Nótese también que el término  $P_k/P$  es la probabilidad de que cada

individuo seleccione al azar un componente de clase  $P_k$ , bajo la condición de parches equiprobables. Es posible transformar  $o(D)$  en una función en el tamaño corporal  $M$  si se contempla que  $D$  es obtenido por la ecuación alométrica correspondiente (**Ec. 3**).

### *Ajustes a la curva de percepción*

Los valores de  $o(D)$  se calcularon para la secuencia ordenada creciente de valores de distancias  $D$ , contenidas en las conexiones del árbol recubridor mínimo. Es posible hacer lo mismo sin considerar el ARM, si no todo el gradiente entre los extremos de valores de distancia existente entre parches. Sin embargo el uso del ARM permite disminuir considerablemente el esfuerzo computacional, especialmente al eliminar todos los  $D$  mayores al peso máximo contenido en el ARM. Esto da como resultado una curva  $o(D)$  discontinua y escalonada. Dicha curva es estrictamente creciente, ya que a medida que aumenta el  $D$  sólo es posible mantener o aumentar el tamaño de los componentes de árbol recubridor recortado, alcanzando a percibir eventualmente un único componente que incluye todos los parches del sistema (**Figs. 11 y 13**). Entonces  $o(D)$  es una curva de saturación o percolación, la cual se puede aproximar a varias funciones. En el presente trabajo se ajustaron a los valores de  $o(D)$  normalizados a una función escalón y una función de Hill (**Fig. 12**), dadas por las ecuaciones:

$$y = \begin{cases} 1/P & \text{si } D < D_{crit} \\ 1 & \text{si } D \geq D_{crit} \end{cases} \quad \text{Ec. 17}$$

$$y = \frac{x^h}{K^h + x^h} \quad \text{Ec. 18}$$

En donde  $P$  es el número de parches,  $D_{crit}$  es el punto de salto en la función escalón,  $h$  es el denominado coeficiente de Hill y  $K$  es la constante de saturación media (**Fig. 12**). Para realizar un ajuste más adecuado a  $o(D)$ , se hizo una modificación a la curva de Hill, a fin de ajustarla a los valores extremos observados:

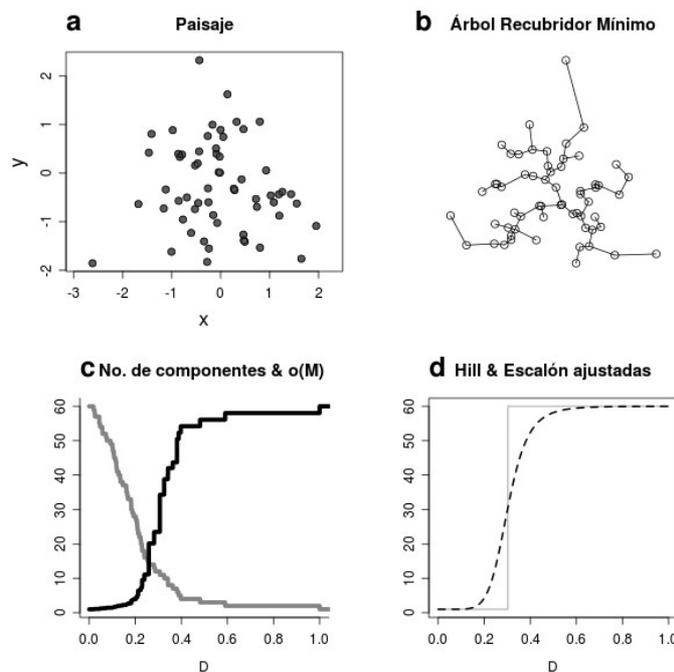
$$y' = (y_{máx} - y_{mín}) \cdot y + y_{mín} \\ y_{máx} = 1 \\ y_{mín} = 1/P \quad \text{Ec. 19}$$

En esta expresión  $y_{mín}$  e  $y_{máx}$  indican, de manera similar a la **Ec. 17**, los extremos inferior y superior de la curva de  $o(D)$  normalizada. De esta forma la función queda acotada entre los extremos de la curva de percepción observada. Debido a que la variable de interés es la

velocidad o brusquedad con que crece la curva de percepción  $o(D)$ , se consideraron las siguientes medidas:

1. Bondad de ajuste ( $R^2$ ) a la curva de la función escalón.
2. El valor máximo de la pendiente de la ecuación de Hill ajustada a la curva  $o(D)$ , el cual ocurre para  $x = K$  y toma el valor  $h/4 \cdot K$ .
3. El valor del coeficiente de Hill,  $h$ .

La primer medida indica qué tanta varianza de  $o(D)$  se puede explicar con el modelo de escalón. A medida que este valor se aproxima a uno, más adecuada es la función escalón para representar la curva  $o(D)$  y por lo tanto, más cercana a una verdadera discontinuidad. La segunda variable es medida directa de la velocidad de crecimiento de  $o(D)$ .

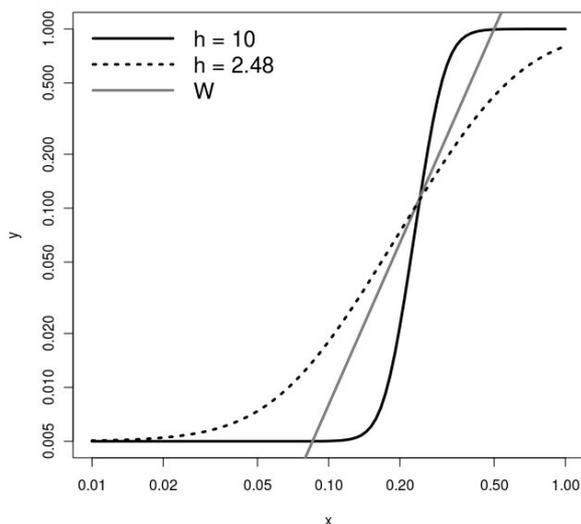


**Figura 13:** Visualización de varias etapas de la estimación de la curva de percepción observada y los ajustes a las funciones Hill y escalón. **a:** Paisaje generado con el método 3 descrito en el texto. **b:** Árbol recubridor mínimo obtenido a partir del paisaje aleatorio generado. **c:** Curva de percepción observada  $o(M)$  (línea negra), obtenida con la **Ecuación 16**. La curva gris indica la cantidad de componentes del grafo resultante de la eliminación de conexiones tales que  $d_{i,j} > D$  en el ARM. **d:** Curvas ajustadas de las funciones de Hill y escalón (**Ecs. 17 y 18**) a la curva de percepción observada.

La tercer variable, el coeficiente de Hill  $h$ , es el valor más adecuado para comparar la tasa de crecimiento de la cantidad de recursos percibidos con la tasa de crecimiento de los requerimientos individuales,  $W(M)$  (**Fig. 14**). La tasa en que aumentan los requerimientos energéticos con el tamaño corporal ( $W_e$ , **Ec. 4**), debe ser menor a la tasa de aumento de la cantidad de recursos accesibles, a fin de que sean posibles las discontinuidades, al menos en el punto de cambio de percepción (**Figs. 7, 14**). Dado que la función de Hill está modificada de

la forma expuesta anteriormente, esta comparación se puede hacer tomando únicamente el valor  $h$ . Para un valor de 0.75 de  $W_e$  y un  $P=200$ , se puede concluir que  $h=3.46$  es la magnitud necesaria para igualar la pendiente del  $W(M)$ . Nótese que dadas las **Ecuaciones 3 y 4**  $W \propto D^3$  y por lo tanto en escala log-log la pendiente de  $W$  en función de  $D$  es de 3 (desarrollo completo en el *anexo*).

Los ajustes a estas curvas se realizaron utilizando las rutinas `optim` y `optimize` del paquete básico R. Todas las rutinas y resultados obtenidos en este análisis están disponibles de forma libre a través del repositorio de GitHub “*patch-graph*” (<https://github.com/jumanbar/patch-graph>). Los resultados de los distintos tratamientos se compararon gráficamente a través de *ploteos de caja*. Para cada tratamiento se realizaron 2000 replicas de este análisis, cada una con un nuevo paisaje creado con los criterios anteriormente descritos.



**Figura 14:** Curvas de la función de Hill modificada en escala log-log con dos valores de  $h$  diferentes, comparada con una función de consumo de recursos  $W(M)$  arbitraria (línea recta). Nótese que en el eje  $x$  figura el logaritmo de la movilidad  $D$ , en lugar del tamaño corporal y por lo tanto la función  $W$  ha sido transformada de manera acorde. La comparación de las pendientes de estas funciones permite identificar aquellos casos en los que existe el potencial para que existan tamaños corporales intermedios inviables. En esta escala las pendientes máximas son 8.68, 2.15 y 3 respectivamente.

## **Métodos II: Modelo Basado en Individuos (IBM)**

El IBM creado simula una población de animales que se mueven, alimentan y reproducen en un paisaje estructurado. Los atributos y algoritmos de desición utilizados siguieron criterios biológicos que se describen en esta sección de la metodología. Para lograr transmitir de forma eficiente los distintos aspectos del diseño, se basó la estructura del texto en el protocolo llamado ODD de comunicación de modelos basados en individuos propuesto por Grimm et al. (2006 y 2010).

La implementación del modelo se realizó con el software R (R Development Core Team 2011). Los códigos necesarios para recrear las simulaciones se encuentran disponible gratis en línea en el repositorio de GitHub <https://github.com/jumanbar/ibm>.

El protocolo de comunicación ODD consta de una serie de subsecciones con un orden preciso, el cual se lista a continuación a fin de facilitar la lectura:

1. Propósito.
2. Entidades, variables de estado y escalas.
3. Visión general del proceso y secuencia de ejecución.
4. Conceptos de diseño:
  - i. Principios básicos.
  - ii. Emergencia.
  - iii. Adaptación.
  - iv. Objetivos.
  - v. Aprendizaje.
  - vi. Predicción.
  - vii. Interacción.
  - viii. Estocasticidad
  - ix. Colectivos

- x. Observaciones
- 5. Inicialización.
- 6. Datos de entrada.
- 7. Summodelos
  - i. Toma de decisión.
  - ii. Crecimiento de Biomasa.

### **Propósito**

El propósito del modelo es validar los resultados obtenidos por el modelo de campo medio a través de una aproximación complementaria. En particular se busca observar las abundancias poblacionales alcanzadas por especies de distintos tamaños corporales habitando un paisaje con las características específicas de interés para esta tesis. Adicionalmente se busca explorar las relaciones entre abundancia y tamaño corporal para distintas escalas de percepción dentro del paisaje. Estos objetivos se lograron realizando una serie de simulaciones o experimentos para obtener los patrones emergentes necesarios. En esta descripción se exponen los mecanismos involucrados en una simulación cualquiera.

**Tabla 1:** Parámetros utilizados en la **Ec. 20** para determinar las variables correspondientes a los atributos de los individuos. Las siglas corresponden al nombre del atributo en inglés. Las variables sin referencias fueron asignadas según criterios propios.

<b>Atributo</b>	<b>Siglas</b>	<b>C<sub>0</sub></b>	<b>C<sub>e</sub></b>	<b>Unidades</b>	<b>Referencia</b>
Tiempo de vida promedio	ALS	1000	0.25	Días	Peters, 1986
Distancia Máxima de Movimiento	MMD	3.12	0.25	Km	Garland, 1983
Costo Incremental de Locomoción	ICL	10.68	0.75	KJ/Km	Garland, 1983
Tasa Metabólica Basal	BMR	293	0.75	KJ/Día	Garland, 1983; West et al., 2001
Máxima Energía Ingerible	MEI	2344	0.75	KJ/Día	...
Tamaño Total de las Reservas	TRS	0.1	1	Kg	...
Máxima Distancia Percibida	MPD	6	0.5	Km	Garland, 1983
Costo Total de Mantenimiento*	TMC	293	0.75	KJ/Día	...

\* Estos parámetros valen sólo para el caso de que el individuo haya alcanzado el tamaño corporal máximo. Para otros casos aplica la **Ecuación 2**.

### Entidades, variables de estado y escalas

Los individuos del modelo tienen dos categorías: animales y vegetación. Los animales representan una especie genérica, capaz de reproducirse asexualmente. El atributo central de los animales es el tamaño corporal, ya que gobierna valores de varios atributos a través de relaciones alométricas. Estos atributos “alométricos” tienen influencia sobre las variables de estado y otros procesos. Todos ellos se describen con la fórmula genérica:

$$X = C_0 \cdot M^{C_e} \text{ Ec. 20}$$

Los valores de  $C_0$  y  $C_e$  para cada atributo están listados en la **Tabla 1**, mientras que  $M$  representa el tamaño corporal. En este caso no es el *tamaño corporal máximo*, si no el tamaño de un individuo cualquiera, el cual puede encontrarse en medio del proceso de crecimiento. Se definen como variables de estado aquellos parámetros que son modificados a través de las simulaciones y que contienen la información necesaria para conocer exactamente el estado del sistema en cualquier momento dado. Estas variables están listadas en la **Tabla 2**. Se expone a continuación el rol de los atributos mencionados en ambas tablas.

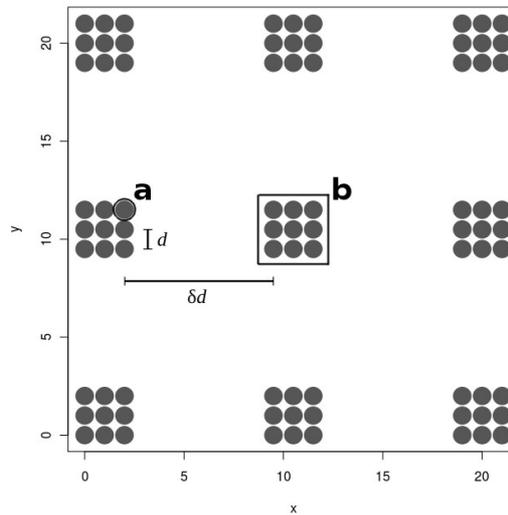
1. *Identidad*: esta variable simplemente es una referencia para identificar a cada organismo.
2. *Tamaño corporal*: esta variable se actualiza con cada evento de crecimiento y determina
3. *Posición*: determina conjuntamente con la *MPD* la percepción del entorno de los individuos.
4. *Maxima Distancia Percibida (MPD)*: es el radio del área que puede percibir cada individuo.
5. *Reservas*: es biomasa de tejido especial capaz de almacenar energía para uso posterior. Las reservas son utilizadas por los individuos si en un turno el balance energético es negativo. Si estas no son suficientes, el individuo perece.
6. *Comida ingerida*: cada individuo tiene un límite de energía que puede ingerir por día (*MEI*), por lo tanto en cada turno la comida ingerida no puede sobrepasar este límite. En caso de que el *MEI* sea alcanzado, el individuo termina su turno (**Fig. 16**).

7. *Distancia recorrida*: si el animal alcanza el *MMD* se termina su turno. Esta variable cumple el mismo rol que el de la comida ingerida (**Fig. 16**).
8. *Edad*: esta variable empieza en cero y se incrementa en una unidad por iteración. El valor máximo para cada individuo se obtiene tomando un valor aleatorio de una distribución de Poisson con lambda igual a ALS (  $\sim Pois(ALS)$  ). Al alcanzar el valor máximo el individuo muere.
9. *Parche elegido*: durante su turno cada individuo decide si moverse hacia un parche o hacer otras acciones. En este caso se trata de un parche de nivel cero, es decir, un individuo de vegetación. Esta elección está sujeta al submodelo de toma de decisiones parches, el cual se detalla más adelante (ver “submodelos”). Cuando se elige un parche, este es registrado con esta variable de estado y esta elección se mantiene aún si el turno termina debido a que se la *distancia recorrida* alcanza la *MMD* (**Fig. 16**).
10. *Parche de origen y parche de destino*: ambas variables inician con el mismo valor, el cual es la identidad del parche de nivel 1 (**Fig. 15b**) en el que se encuentran. Cada vez que un individuo se traslada a un nuevo parche, el valor de parche de destino es actualizado con la identidad del mismo. La función de estas variables es lograr un registro de las migraciones entre parches, sumando en cada turno el número de diferencias entre los valores de todos los individuos.
11. *Reproducción reciente*: esta variable binaria indica simplemente si un individuo se a reproducido (valor 1) o no (valor 0) en la iteración anterior. Esta información es utilizada en el proceso de elección de parches.
12. *Biomasa para reproducción*: a veces el exceso de energía obtenida en una iteración no es suficiente para procrear un nuevo individuo. Este exceso no se pierde, si no que es almacenado en esta variable para luego ser utilizado en caso de alcanzar un evento reproductivo.
13. Costo Incremental de Locomoción (*ICL*): es la cantidad de energía invertida en desplazamiento por kilómetro recorrido.
14. Costo Total de Mantenimiento (*TMC*): es la cantidad de energía necesaria para abastecer las funciones de mantenimiento internas de cada individuo. Obsérvese que

lo expuesto en la **Tabla 1** sólo refleja el caso límite en el que el tamaño corporal iguala al tamaño máximo de la especie  $M$ . Para el resto de los casos, aplica la ecuación:

$$TMC = \frac{TMC_0 \cdot \text{tamaño}}{M^{0.25}} \quad \text{Ec. 21}$$

Los individuos de vegetación representan recursos vivos sésiles, cuya dinámica poblacional es producto de procesos intraespecíficos sumados al efecto de la depredación de los animales. Debido a que la organización espacial de estos parches responde a la estructura autosimilar del paisaje, se denominan como “parches de nivel cero” a estos individuos (**Fig. 15**). Esto responde al concepto de diseño denominado “escalas de percepción”.



**Figura 15:** Ejemplo de paisaje utilizado en el IBM. Los círculos representan los individuos de la clase “vegetación”, denominados parches de nivel cero (**a**) de percepción. Los parches de nivel uno de percepción están compuesto por grupos de  $P$  (9 en este caso) parches de nivel cero (**b**). El conjunto de todos los parches del paisaje conforma un parche de nivel dos. Los valores  $d$  y  $\delta d$  (1 y 7 en este caso) son las distancias entre parches vecinos para los niveles cero y uno respectivamente. Aquí el nivel de percepción máximo es  $n=2$  (nótese que son tres niveles y se empieza a contabilizar desde el cero).

En cada iteración los individuos móviles consumen biomasa de los parches de vegetación, disminuyendo el valor de la variable de estado *cantidad de alimento*. Antes de empezar una nueva iteración, se actualiza esta cantidad para cada parche, siguiendo el submodelo de crecimiento de biomasa de vegetación (detallado en la subsección “submodelos”).

**Tabla 2:** Variables de estado para las dos clases de individuos. *Cambia*: indica los eventos que generan cambios en el valor de la variable. *Reinicia*: indica si la variable se vuelve al valor inicial al comienzo de cada turno. El caso de los parches se explica en el texto. *Valor por defecto*: indica el valor que se asigna al ser engendrado el individuo o al iniciar el turno. *Valor máximo*: si se indica que es alométrico implica que es gobernado por una **Ecuación 20**. *Obs.*: observaciones adicionales.

Entidad	Variable de estado	Unidades	Cambia	Reinicia	Valor por defecto	Valor máximo	Obs.
Animales (individuos móviles)	Identidad	--	--		--	--	Número entero.
	Tamaño corporal	Kg	Crecimiento		5% del valor máximo‡	Ingresado por el usuario (M)	--
	Posición	Km	Movimiento		Posición del progenitor‡	--	Coordenadas cartesianas.
	Reservas	Kg	Alimentación	Sí	Máximo posible‡	Alométrico (TRS)	--
	Comida ingerida	KJ	Alimentación	Sí	0	Alométrico (MEI)	--
	Distancia recorrida	Km	Movimiento	Sí	0	Alométrico (MMD)	--
	Edad	Días	Tiempo		0	Alométrico (ALS) & estocástico	--
	Parche elegido	--	Decisiones individuales			--	Número entero.
	Parche de origen	--	Movimiento & decisiones individuales			Parche actual	Número entero.
	Parche de llegada	--	Migración a nuevo parche			Parche actual	Número entero.
	Reproducción reciente	--	Eventos de reproducción		Si*	0	--
Biomasa para reproducción	Kg	Alimentación & Eventos de reproducción			0	Alométrico†	--
Vegetación (parches de alimento, parches de nivel cero)	Identidad	--	--		--	--	Número entero.
	Posición	Km	--		--	--	Coordenadas cartesianas.
	Cantidad de alimento	KJ	Depredación	Especial	Valor máximo ( $\omega$ )	Ingresado por el usuario	--

\* Indica si el individuo se reprodujo en la iteración anterior, por lo tanto vuelve al valor original (0), al inicio del turno, en caso de que no se halla reproducido.

† El valor máximo de la biomasa reservada para crear nuevos individuos equivale al tamaño corporal mínimo de la especie, el cual es una fracción del tamaño corporal máximo.

‡ Esto aplica para los individuos recién engendrados, pero no para los individuos iniciales de la simulación.

## Escalas

En las simulaciones cada iteración equivale a un día. La escala espacial del modelo está determinada por la estructura del paisaje (**Fig. 15**). En la subsección “iniciación” se describe la construcción del paisaje.

## **Visión general del proceso y secuencia de ejecución**

A continuación se muestra la secuencia de eventos, descrita de forma esquemática, que son ejecutados durante las simulaciones. Los eventos centrales en cada iteración son el forrajeo y la actualización de los individuos animales (**Figs. 16 y 17**).

1 Inicio: fijación de variables necesarias a partir del input del usuario (ver subsección “iniciación”).

1.1 Iteraciones: el número de iteraciones (días) total es determinado por el usuario o por la extinción de la población de animales.

1.1.1 Forrajeo de animales, **Figura 16**. Nótese que este es un bucle o loop, asignando turnos a todos los animales en orden aleatorio. El turno de cada individuo puede terminar de varias maneras (**Fig. 16**). Las acciones “alimentación” y “movimiento” indicadas en las figuras implican la actualización de las variables *comida ingerida* y *distancia recorrida*. En esta etapa cada individuo puede consumir alimento de cualquier parche, afectando las condiciones que encontrará el individuo siguiente. (actualización asincrónica, Grimm et al., 2010). También debe notarse que esta etapa involucra el uso del submodelo de toma de decisiones (ver subsección “submodelos”). Esta toma de decisión puede ser ignorada en el caso de que el individuo se encuentre a medio camino hacia un parche elegido en el turno anterior. A los efectos del esquema de la **Figura 16**, esto es considerado como una decisión tipo 1.

1.1.2 Actualización de vegetación: se aplica el submodelo de crecimiento de biomasa de vegetación para cada parche individual. Esta es una actualización sincrónica.

1.1.3 Actualización de animales (supervivencia, crecimiento y reproducción), **Figura 17**. Los gastos energéticos están dictados por la suma de la variable de estado *TMC* y la multiplicación  $x \cdot ICL$ , en donde  $x$  es la distancia total recorrida por cada animal en la presente iteración. En caso de existir un balance positivo entre obtención y gasto de energía, se incrementan las variables de estado *reservas*, *tamaño corporal* y *biomasa para reproducción* en

este orden y en la medida de que el balance energético lo permita. Estos pasos requieren de constantes de conversión de energía en biomasa. Las equivalencias usadas fueron (siguiendo el ejemplo de West et al., 2001):

$$1 \text{ Kg de biomasa} = 7000 \text{ KJ}$$

El tejido de reserva se consideró capaz de almacenar más energía, por lo que sigue la conversión:

$$1 \text{ Kg de tejido de reserva} = 70000 \text{ KJ}$$

Nótese que para la reproducción es necesaria la cantidad energía equivalente a la biomasa del tamaño mínimo posible (valor por defecto del *tamaño corporal*, **Tabla 2**) y a la totalidad de tejido de reservas correspondiente a dicho tamaño (cada nuevo individuo nace con el máximo posible de reservas). La relación entre la energía contenida por biomasa de tejido de reservas y tejido normal es de 10, siendo este un valor asignado *ad hoc*.

Los individuos animales son considerados asexuados y capaces de reproducirse de forma autosuficiente.

- 1.1.4 Registro de medidas de interés: número de individuos ( $N$ ), cantidad total de alimento contenida en los parches de vegetación y cantidad de eventos de migración registrados (mediante la comparación entre las variables de estado *parche de origen* y *parche de llegada*).

## 2 Finalización.

### **Conceptos de diseño**

El concepto de nivel o escala de percepción extendido en esta tesis se explica en las **Figuras [fractal]** y **15**. Son equivalentes las expresiones “parche de nivel X”, “nivel/escala de percepción X”.

El paisaje en el que se desarrollan las simulaciones es considerado una estructura fractal (**Fig. 15**), en la que la estructura básica de 9 parches es replicada a distintos niveles. Los niveles de percepción, indicados a lo largo de la tesis por la letra  $i$ , empiezan en el cero y están acotados

por el valor máximo  $n$ . Este indicador sirve para calcular la cantidad de parches ( $P_i$ ) y las distancias entre parches vecinos ( $d_i$ ) de cada nivel:

$$\begin{aligned} P_i &= P^i \\ d_i &= \delta^i \cdot d \end{aligned} \quad \text{Ec. 22}$$

### ***Principios básicos***

El modelo se basa extensivamente en relaciones alométricas para determinar los atributos individuales de los animales. Las fuentes se exponen en la **Tabla 1**.

El gasto energético y los procesos de alimentación están diseñados a fin de lograr una curva de crecimiento tal como la propuesta por West et al. (2001). De este trabajo se tomó la constante de conversión de energía en biomasa de tejido normal.

Los parches de vegetación representan poblaciones gobernadas por reglas sencillas, tomadas de la teoría básica de ecología de poblaciones (ver “submodelos”).

### ***Emergencia***

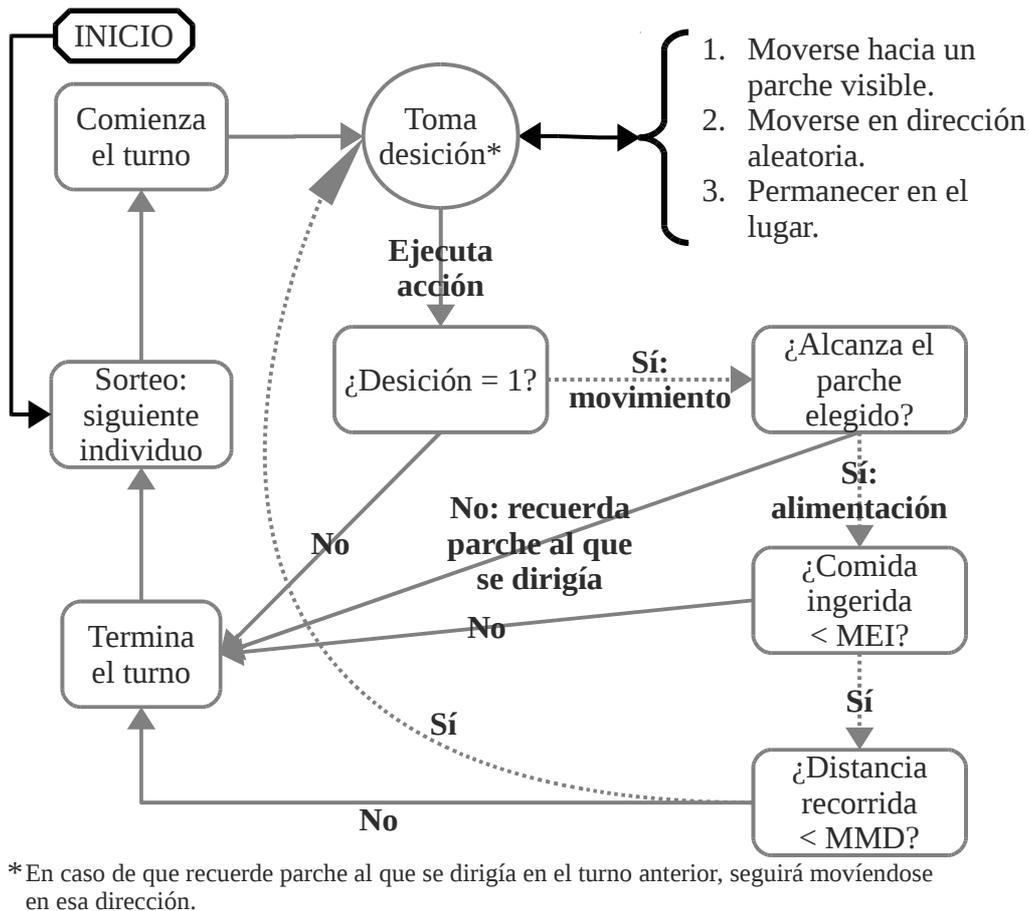
El modelo genera principalmente dos patrones emergentes de interés: abundancia poblacional ( $N$ ) y tasas de migración entre parches, en función de distintos valores de  $M$ , el tamaño corporal máximo o de adulto.

El valor de la abundancia poblacional es producto de la suma del éxito reproductivo individual de cada animal dentro del paisaje. Dado que las reglas de comportamiento son las mismas para cualquier individuo, este éxito es determinado por otros factores, la mayoría de los cuales tienen una dependencia directa con el  $M$ . Aquellos factores independientes del tamaño corporal, como la cantidad de alimento por parche, se mantuvieron constantes para todas las simulaciones.

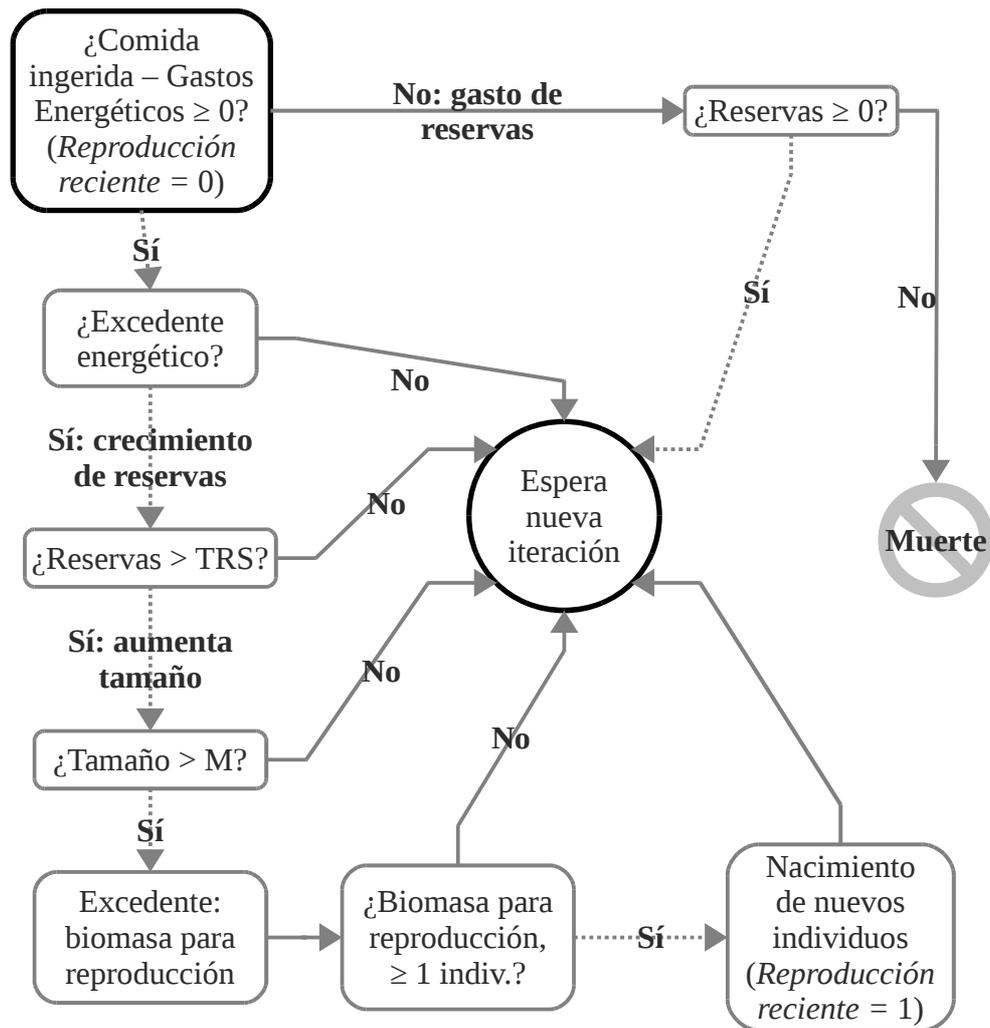
La tasa de migración entre parches es producto de la interacción entre varios factores cambiantes a lo largo de la simulación. En último término, cada evento de migración depende de la decisión de un individuo de ir hacia un nuevo parche. Esta decisión está influenciada principalmente por la cantidad de recursos en los demás parches que el organismo puede percibir y la distancia a la que se encuentra dicho parche. Las reglas que gobiernan esta decisión se describen en “submodelos”.

## Adaptación

Las reglas de decisión se diseñaron buscando maximizar la cantidad de energía obtenida en el futuro inmediato de cada individuo (en el mismo turno en que toma la decisión). De todas formas existe un componente estocástico en estos procesos de decisión, a fin de simular errores en los procesos cognitivos de los individuos (ver “submodelos”).



**Figura 16:** Diagrama de flujo representando el algoritmo general de la etapa de forrajeo de las simulaciones. Las flechas continuas se usan para respuestas negativas y las cortadas para respuestas positivas. Los individuos son sorteados a fin de que el orden de forrajeo sea aleatorio. La cantidad de recursos de los parches decrece con cada evento de alimentación, de forma que los individuos de los primeros turnos efectivamente le quitan recursos a los subsiguientes (actualización asincrónica). El paso denominado “toma decisión” involucra la ejecución de un pequeño submodelo, el cual asigna probabilidades de elección entre una gama de opciones diferentes. En caso de que el individuo recuerde el parche al que se dirigía en el turno anterior, se considera como una decisión tipo 1. Las variables de estado *parche elegido*, *comida ingerida*, *distancia recorrida*, *MEI* y *MMD* son descriptas en la **Tabla 1** y el texto.



**Figura 17:** Diagrama de flujo mostrando la etapa de actualización de animales. Las flechas cortadas indican respuestas positivas, mientras que las continuas indican respuestas negativas o vías únicas. La comida ingerida y los gastos energéticos son valores calculados a partir de las acciones tomadas en la etapa anterior (forrajeo). Las variables fijas y de estado *reproducción reciente*, *TRS*, *M*, *reservas*, *tamaño (corporal)* y *biomasa para reproducción* son descritas en la **Tabla 2** y en el texto. No incluido: los individuos que alcanzan su edad máxima asignada mueren automáticamente (y por lo tanto no les aplica este esquema). Siempre que ocurre un proceso de reproducción (nacimiento de nuevos individuos) se produce el máximo de progenie posible. Luego de este paso puede existir aún *biomasa para reproducción*, siendo un valor menor al necesario para hacer un individuo completo. Esta biomasa es almacenada hasta que se alcance la cantidad suficiente para crear nueva progenie.

Se agregó además una excepción a esta regla general, la cual ocurre posteriormente a un evento de reproducción. Esta excepción da cuenta de la necesidad de evitar la competencia entre individuos y su progenie. Dado que los adultos tienen mayor movilidad, se optó por obligar a los adultos a elegir parches distintos al más cercano (que muchas veces será el parche en que se encuentra) para forrajear en caso de que haya tenido un evento de reproducción en la iteración anterior.

### ***Objetivos***

El objetivo de los individuos es maximizar el balance energético en cada turno (ver “adaptación”).

### ***Aprendizaje***

No se incorpora ningún tipo de aprendizaje en el comportamiento de los individuos.

### ***Predicción***

Dado que el IBM creado es contraparte del modelo estático de campo medio, las predicciones válidas son las generadas por aquel.

### ***Percepción***

El *MPD* determina el radio de visión de cada individuo animal (ver “submodelos”). De todas formas, esta visión sólo permite ver los parches, la cantidad de alimento que contienen y la distancia a la que se encuentran, siendo incapaces de percibir los demás individuos que se encuentran en su vecindad.

Se considera que la percepción de los individuos tiene un porcentaje de error, el cual es introducido en el momento de elegir la próxima acción (ver “submodelos”).

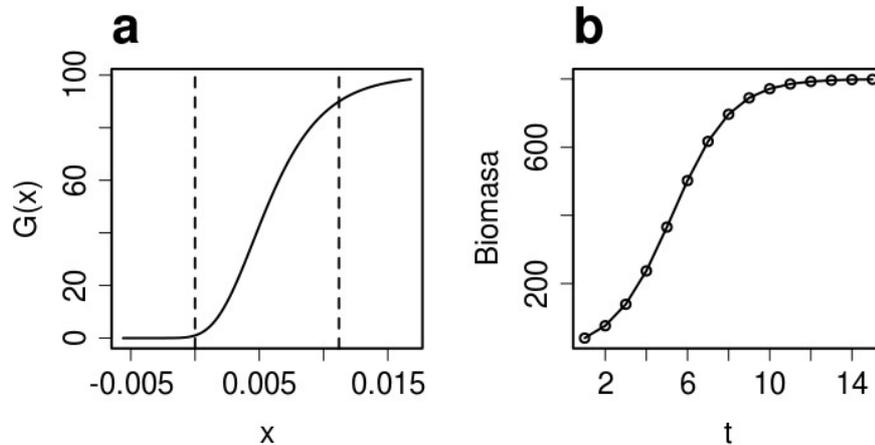
Los parches de vegetación no tienen ningún tipo de capacidad sensorial.

### ***Interacción***

No se modela ningún tipo de interacción explícitamente. Sí existen procesos de competencia implícita entre los individuos animales, a través del consumo de los recursos.

Los parches de vegetación representan poblaciones locales de recursos, las cuales están gobernadas por una dinámica poblacional clásica denso-dependiente (una curva sigmoide

Beverly-Holt). Esto incluye implícitamente una interacción de competencia entre los organismos que componen estas poblaciones, pero no es una verdadera interacción entre individuos del modelo.



**Figura 18:** Representación gráfica de los submodelos utilizados. **a:** Curva de la función  $G$ , la cual asigna puntajes a las posibles acciones de los individuos animales. Las líneas verticales indican  $x = 0$  y  $x = \psi$ . **b:** Dinámica poblacional de un parche en ausencia de depredación, comenzando por la población mínima impuesta en las simulaciones,  $B_0 = 40$ . Los parámetros utilizados son los mismos especificados en el texto.

### ***Estocasticidad***

Las fuentes de estocasticidad en el modelo ocurren en el inicio de la simulación y en los procesos de elección de acción de los individuos animales (ver “iniciación” y “submodelos”).

### ***Colectivos***

No se consideraron colectivos en el modelo planteado.

### ***Observaciones***

Durante las simulaciones se colectan los siguientes datos: abundancia poblacional de animales ( $N$ ), biomasa total de los parches de vegetación del paisaje y cantidad de eventos de migración entre parches de nivel 1 (**Fig. 15b**). Se cuenta como un evento de migración cada vez que se detecta una diferencia entre las variables de estado *parche de origen* y *parche de llegada* (**Tabla 2**).

## **Iniciación**

El paisaje se estructura siguiendo los principios básicos planteados en el modelo de campo medio: una estructura regular que se repite a distintas escalas de percepción (**Figura 15**). Los parámetros necesarios para crearlo son los mismos que en el modelo de campo medio,  $P$ ,  $\omega$ ,  $n$ ,  $d$  y  $\delta$  y toman los valores 9, 800, 2, 1 y 10 respectivamente. El uso de estos en la construcción del paisaje se puede deducir de las **Figuras 8 y 15**, considerando que en este modelo se cambia la grilla isométrica por una grilla cuadrada como estructura básica.

Se implementaron dos tipos de simulaciones diferentes, según la forma en que se distribuyeron individuos en el tiempo cero.

1. Escenario I: Se siembran individuos en todos los parches de nivel 1, tomando un parche de nivel 0 aleatorio dentro de estos (**Fig. 15**). Los tamaños corporales se toman de un muestreo aleatorio (uniforme) dentro del rango  $[0.05 \cdot M, M]$ .
2. Escenario II: Se utiliza el mismo criterio que en el caso anterior, pero con un sólo parche de nivel 1.

## **Datos de entrada**

No se utilizaron datos de entrada

## **Submodelos**

Se describen los dos submodelos implementados: “toma de decisiones” se utiliza para la elección de acción tomada por cada individuo animal una o varias veces en el forrajeo (**Fig. 16**) y “crecimiento de biomasa” es utilizado para establecer la tasa de crecimiento de los parches de vegetación.

### ***Toma de decisiones***

Este submodelo se utiliza para asignar puntaje a las distintas acciones posibles. El conjunto de las acciones posibles se compone de los movimientos hacia cada uno de los parches visibles para el individuo y dos acciones más, que representan no moverse y moverse en dirección aleatoria (**Fig. 16**). Los parches visibles son todos aquellos que se encuentran a una distancia menor a  $MPD$  del agente en cuestión. Dadas estas opciones, se define el vector  $(r_1, r_2, \dots, r_v, r_{aleat}, r_{mín})$ , compuesto por los cálculos de la cantidad de tejidos de reservas que

se ganan o pierden según las elecciones  $1, \dots, v$  del conjunto de los parches visibles. Los valores  $r_{aleat}$  y  $r_{mín}$  representan los cálculos análogos para las acciones de realizar un movimiento en dirección aleatoria (hacia ningún parche en particular) y permanecer en el lugar respectivamente. Si la variable de estado *reproducción reciente* tiene valor 1, entonces se elimina de este vector a aquel parche que se encuentre más cercano al individuo. Dado el diseño del modelo, este parche será el mismo en que se encuentra el individuo en ese momento (**Fig. 17**). Independientemente se define:

$$\psi = 2 \cdot (MEI - TMC) / 70000 \quad \text{Ec. 23}$$

Siendo este un cálculo de dos veces el valor máximo posible de tejido de reserva que puede obtenerse en una iteración. Es decir, es el total de reservas que se podrían aumentar si el individuo pudiera ingerir el máximo posible de alimento (*MEI*) durante dos días, sin gasto alguno por movimiento.

El puntaje asignado se calcula finalmente con la función:

$$G(x) = 100 \cdot \exp(\log(0.01) \cdot \exp(u \cdot x)) \quad \text{Ec. 24}$$

En donde  $x$  es el vector  $(r_1, r_2, \dots, r_v, r_{aleat}, r_{mín})$ . La letra  $G$  hace alusión al nombre comunmente, utilizado función de Gompertz. El parámetro  $u$  es calculado con:

$$u = \log(-\log(0.9)) / \psi \quad \text{Ec. 25}$$

La función  $G$  se caracteriza por ser monótonamente creciente, mostrando una curva sigmoide con asíntotas 0 y 100 para  $x \rightarrow \mp\infty$  (**Fig. 18**). Por la forma en que esta función es parametrizada, la curva siempre devuelve los valores  $G(0) = 1$  y  $G(\psi) = 90$ , de forma que es un criterio estandarizado, independiente del tamaño corporal (**Fig. 18**).

Una vez asignado el puntaje de todas las acciones posibles, el individuo hace un muestreo de una acción, en el cual la probabilidad de elegir cada opción está ponderada según el puntaje asignado. Es decir, el vector de las probabilidades de cada acción se puede escribir como:

$$\left( \frac{G(r_1)}{S}, \frac{G(r_2)}{S}, \dots, \frac{G(r_v)}{S}, \frac{G(r_{aleat})}{S}, \frac{G(r_{mín})}{S} \right) \quad \text{Ec. 26}$$

En donde  $S$  es la suma de todos los puntajes:

$$S = \sum_i G(r_i) \text{ con } i = 1, \dots, v, \text{ aleat, mín. Ec. 27}$$

### **Crecimiento de biomasa (vegetación)**

La cantidad de alimento o biomasa de los parches de vegetación se actualiza en cada iteración (posteriormente al forrajeo), utilizando un modelo de dinámica poblacional densodependiente. El modelo elegido es el llamado Beverton-Holt, el cual se define con las ecuaciones:

$$B_{t+1} = \frac{R_0 \cdot B_t}{1 + B_t/M} \text{ Ec. 28}$$

Aquí  $B_t$  es la biomasa vegetal de un parche en el tiempo  $t$  y  $R_0$  es la tasa de crecimiento poblacional. El parámetro  $M$  está relacionado a la biomasa máxima para cada parche  $\omega$ , según la ecuación:

$$\omega = (R_0 - 1) \cdot M \Leftrightarrow M = \omega / (R_0 - 1) \text{ Ec. 29}$$

En las simulaciones se utilizaron los valores  $\omega = 800$  y  $R_0 = 2$ . En caso de que toda la biomasa sea consumida ( $B = 0$ ) antes de ejecutar esta función, se reinicia el valor al 5% de  $\omega$ , en caso de las simulaciones  $B = 40$  al reiniciarse. La dinámica de crecimiento de este modelo se puede apreciar en la **Figura 18**.

## Resultados I: modelos estáticos

### Análisis paramétrico del modelo

Para un nivel de percepción cualquiera la condición necesaria para que exista un cambio de signo en la función  $B(M)$  es la doble desigualdad:  $M_{d_{i-1}} \leq M_i \leq M_{d_i}$ . Los tres valores involucrados se hallan con las ecuaciones:

$$\begin{aligned} M_{d_i} &= \left( \frac{d_0}{D_0} \cdot \delta^i \right)^{1/D_e} \\ M_i &= \left( \frac{\omega}{W_0} \cdot P^i \right)^{1/W_e} \end{aligned} \quad \text{Ec. 30}$$

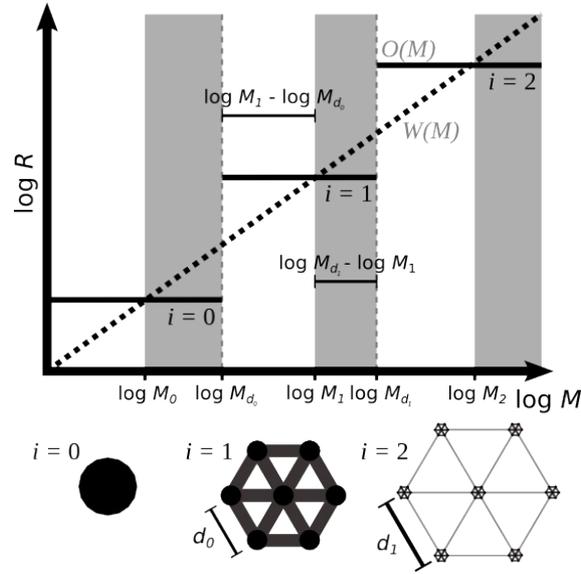
La condición para que en el nivel de percepción  $i$  exista un clump de tamaños corporales viables es  $M_{d_{i-1}} < M_i$ . Esto se puede expresar alternativamente como  $M_i/M_{d_{i-1}} > 1$ , lo que implica que  $\log(M_i) - \log(M_{d_{i-1}}) > 0$ . Esta diferencia es el ancho del clump de tamaños corporales del nivel  $i$  en escala logarítmica (**Fig. 19**). Análogamente, para que exista un gap en esta escala es necesario que  $M_{d_i}/M_i > 1$  o  $\log(M_{d_i}) - \log(M_i) > 0$ . Considerando estas relaciones, se estudiaron los signos de las funciones:

$$\begin{aligned} f(i) &= \frac{M_i}{M_{d_{i-1}}} = \frac{\left( \frac{\omega}{W_0} \cdot P^i \right)^{1/W_e}}{\left( \frac{d_0}{D_0} \cdot \delta^{i-1} \right)^{1/D_e}} = \left( \frac{\omega}{W_0} \cdot P^i \right)^{1/W_e} \cdot \left( \frac{D_0}{d_0} \cdot \delta^{1-i} \right)^{1/D_e} \\ g(i) &= \frac{M_{d_i}}{M_i} = \frac{\left( \frac{d_0}{D_0} \cdot \delta^i \right)^{1/D_e}}{\left( \frac{\omega}{W_0} \cdot P^i \right)^{1/W_e}} = \left( \frac{d_0}{D_0} \cdot \delta^i \right)^{1/D_e} \cdot \left( \frac{W_0}{\omega} \cdot P^{-i} \right)^{1/W_e} \end{aligned} \quad \text{Ec. 31}$$

Cambiando de lugar algunos términos en estas ecuaciones se pueden obtener las expresiones:

$$\begin{aligned} f(i) &= P^{i/W_e} \cdot \delta^{(1-i)/D_e} \cdot (\omega/W_0)^{1/W_e} \cdot (D_0/d_0)^{1/D_e} \\ g(i) &= \delta^{i/D_e} \cdot P^{-i/W_e} \cdot (d_0/D_0)^{1/D_e} \cdot (W_0/\omega)^{1/W_e} \end{aligned} \quad \text{Ec. 32}$$

Observando estas igualdades se plantean las siguientes sustituciones:



**Figura 19:** Distribución de “gaps” y “clumps” (huecos y agrupaciones) a lo largo del eje  $M$ , como consecuencia de cambios en el balance entre  $W(M)$  y  $O(M)$ . Las regiones de clumps y gaps se indican con fondo blanco y gris respectivamente. Los valores de  $i$  indican distintas escalas de percepción del paisaje, cuya estructura se explicita en la parte inferior. Los valores  $M_{d_i}$  y  $M_i$  se deducen con las **Ecuaciones 30** y son necesarios para determinar las extensiones de los gaps y clumps, como se muestra en la gráfica.

$$\begin{aligned}
 A &= P^{1/W_c} \\
 B &= \delta^{1/D_c} \\
 \Theta &= (\omega/W_0)^{1/W_c} \cdot (D_0/d_0)^{1/D_c}
 \end{aligned}
 \quad \text{Ec. 33}$$

Nótese que  $A$ ,  $B$  y  $\Theta$  son constantes respecto a  $i$ . Más aún, debido a la propia construcción del modelo de paisaje, valores de  $P$  y  $\delta$  (cantidad de parches en el nivel uno y tasa de cambio de distancias entre niveles) menores que uno carecerían de sentido. Entonces, tanto  $A$  como  $B$  sólo pueden ser mayores o iguales a uno. Implementando estas sustituciones en la **Ecuación 32**, las funciones  $f$  y  $g$  se escriben:

$$\begin{aligned}
 f(i) &= A^i \cdot B^{1-i} \cdot \Theta = (A/B)^i \cdot B \cdot \Theta \\
 g(i) &= B^i \cdot A^{-i} \cdot \Theta^{-1} = (B/A)^i \cdot \Theta^{-1}
 \end{aligned}
 \quad \text{Ec. 34}$$

Dado que  $A$  y  $B$  son positivos y constantes respecto a  $i$ , los cocientes  $A/B$  y  $B/A$  también lo son. Entonces  $f$  y  $g$  son esencialmente funciones exponenciales de la forma genérica  $C^i$ , cuyo comportamiento depende del valor preciso de la constante  $C$ . Un  $C < 1$  implica una función decreciente para todo  $i$ , mientras que para  $C > 1$  ocurre el caso opuesto. Dado que

las funciones presentan estos coeficientes invertidos, siempre tendrán comportamientos opuestos, con excepción del caso  $A = B$  en la que serán funciones constantes. Por lo tanto, según los valores de  $A$  y  $B$  se esperan tres escenarios posibles:

1. Si  $A > B$ , entonces  $f(i) \rightarrow +\infty$  y  $g(i) \rightarrow 0$  al aumentar  $i$ : un aumento progresivo del tamaño de los clumps en conjunción con una disminución en los gaps. La cantidad de clumps estará limitada por  $n$ , el nivel máximo de percepción del paisaje o por el primer valor de  $i$  tal que  $g(i) \leq 1$ . Cuando se cumple la segunda condición dejan de existir gaps, por lo que los tamaños corporales mayores estarán todos dentro de un mismo clump, el cual estará constituido por los tamaños corporales  $M$  tales que  $M_{d_{i-1}} \leq M \leq M_n$ . El valor  $M_n$  es el tamaño corporal tal que todos los recursos del paisaje satisfacen el consumo de un sólo individuo.
2. Si  $A < B$ , entonces  $f(i) \rightarrow 0$  y  $g(i) \rightarrow +\infty$  al aumentar  $i$ : un aumento progresivo del tamaño de los gaps a costo de una disminución en los clumps. El número de clumps estará determinada por  $\omega$ , la cantidad de recursos disponibles por parche. El primer  $i$  para el cual dejan de existir clumps cumple  $f(i) \leq 1$ .
3. Si  $A = B$ , entonces  $f(i) = B \cdot \Theta$  y  $g(i) = \Theta^{-1}$  para todo valor de  $i$ : clumps y gaps de tamaño constante a lo largo de todas las escalas. Asumiendo que ambos valores son mayores que uno, entonces existirán gaps y clumps para todos los niveles del paisaje.

Los tres escenarios se retratan en las **Figuras 20** y **21**. La dependencia de los valores  $A$  y  $B$  implica que estos casos están sujetos a propiedades del paisaje en conjunción con propiedades de los organismos (ver **Ec. 33**). Para los casos (1) y (2) los valores críticos de  $i$  en los que  $g$  y  $f$  equivalen a uno se deducen de las **Ecuaciones 33**:

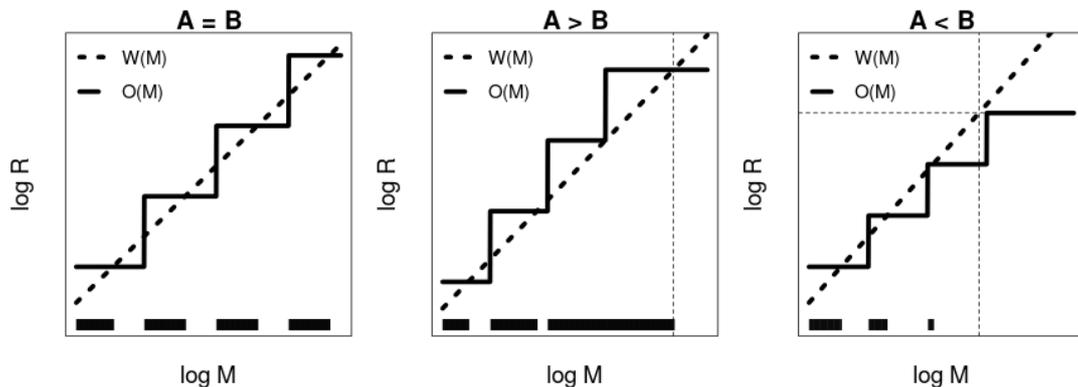
$$f(i) = 1 \Leftrightarrow 1 = (A/B)^i \cdot B \cdot \Theta \Leftrightarrow 0 = i \cdot \log(A/B) + \log(B \cdot \Theta), \text{ entonces:}$$

$$i \Big|_{f(i)=1} = -\frac{\log(B \cdot \Theta)}{\log(A/B)} = \frac{\log(B \cdot \Theta)}{\log(B/A)} \quad \text{Ec. 35}$$

La última igualdad es cierta debido a que  $\log(A/B) = -\log(B/A)$ . Esto asume que la escala espacial máxima a la que el paisaje presenta autosimilaridad,  $n$ , es mayor o igual a  $i$ . Siguiendo un razonamiento similar, se puede ver que si , entonces:

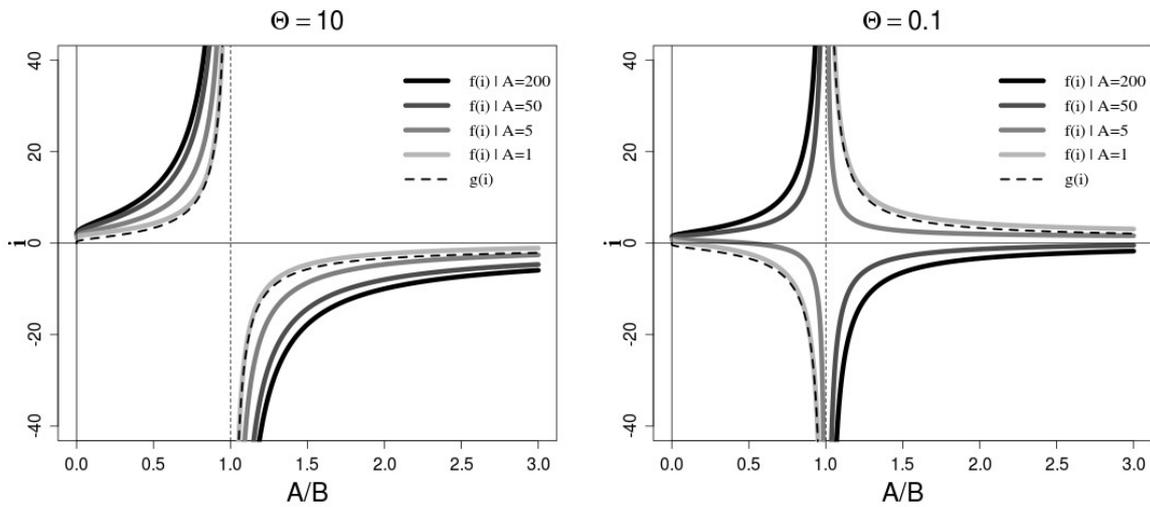
$$i|_{g(i)=1} = \frac{\log(\Theta)}{\log(B/A)} = -\frac{\log(\Theta)}{\log(A/B)} \quad \text{Ec. 36}$$

El comportamiento de los  $i$  críticos es retratado en la **Figura 22**. Se muestra la aproximación continua de este valor, pero debe tenerse en cuenta que  $i$  es el nivel de percepción del pasiaje y por lo tanto sólo está definido para números enteros positivos o cero. Por lo tanto, las regiones negativas de la curva muestran casos en los que no existe un nivel de percepción crítico (en el que clumps o gaps, dependiendo de la función considerada, desaparecen). Los valores de  $i$  se aproximan a los extremos infinitos al aproximarse a la línea vertical correspondiente a  $A/B = 1$ . Esta línea divide los casos (1),  $A > B$  y (2),  $A < B$ . Dentro del caso (1), para que en  $f$  ocurran valores  $i$  críticos positivos es necesario pero no suficiente que  $\Theta < 1$  (nótese que  $\Theta$  es siempre positivo), mientras que para la función  $g$  sí es necesario y suficiente (ver **Ecs. 35 y 36**). El nivel de percepción máximo al que existirán especies viables para el caso (2), es calculado con la **Ecuación 35** e indirectamente predice el tamaño corporal  $M_{\text{máx}}$ , el máximo viable en un ecosistema con estas características. Si  $i$  es la escala de percepción crítica, entonces  $W(M_{\text{máx}}) = \omega \cdot P^i \Leftrightarrow M_{\text{máx}} = (\omega \cdot P^i / W_0)^{1/W_e}$ . Esta ecuación muestra que no es necesariamente equivalente al valor predicho por la cantidad total



**Figura 20:** Tres escenarios diferentes. Para las tres relaciones posibles entre  $A$  y  $B$ , indicadas en el título de cada gráfico, se muestran las curvas de  $W(M)$  y  $O(M)$ . Sobre el borde inferior se muestran en negro los clumps, aquellos intervalos de  $M$  que son potencialmente viables dado el balance entre ambas funciones. En el panel central la línea vertical cortada indica el valor  $M_n$ , el tamaño corporal para el cual el gasto energético equipara a lo disponible en todo el sistema. El mismo valor está indicado en el tercer panel, agregando el total de energía del sistema (línea horizontal) para indicar el punto de corte con la curva  $W(M)$ .

de recursos del paisaje, el cual cumple la igualdad  $M_{m\acute{a}x} = (\omega \cdot P^n / W_0)^{1/W_e}$ . El detalle clave aqu\i es si  $n$ , la escala mayor del paisaje, es mayor o igual al  $i$  cr\i tico en cuesti\o n.



**Figura 21:** Curvas del valor de  $i$  cr\i tico para las funciones  $f$  y  $g$ , dados diferentes valores de  $A$  y  $\Theta$ . Las curvas siguen las **Ecuaciones 35** y **36**. La l\i nea vertical punteada indica  $A/B = 1$  y por lo tanto delimita los tres escenarios indicados en el texto. N\o tese que en el eje  $x$  figura el cociente  $A/B$ , por lo que algunos valores no son posibles, dependiendo de la combinaci\o n de los par\ametros (en la gr\afica no se aplicaron las restricciones  $A \geq 1$  y  $B \geq 1$ ).

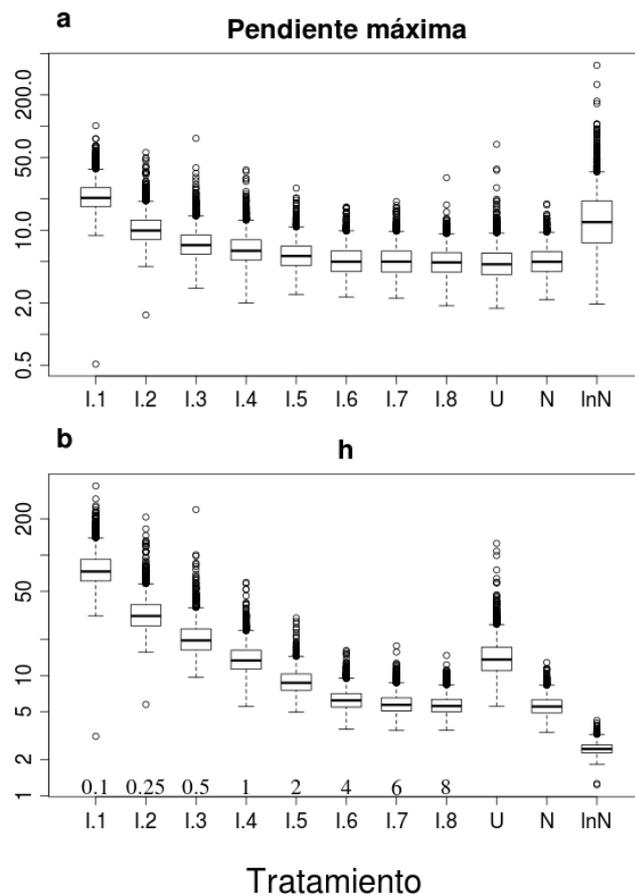
## Evaluaci\o n de paisajes artificiales

### *Pendiente m\axima y coeficiente de Hill*

El cambio en la percepci\o n de parches mostr\o que la presencia de saltos abruptos en la cantidad de recursos alcanzados es un patr\o n robusto a trav\e s de las distintas estructuras analizadas. En casi todos los modelos de paisaje se registraron altos valores en la pendiente m\axima y el coeficiente de Hill ( $h$ ) estimados de la curva de percepci\o n observada (**Figs. 22a** y **14, Tabla 6**). El caso del tratamiento  $\ln N$  es sin embargo diferente, ya que a pesar de tener un elevado valor de pendiente, presenta un muy bajo coeficiente  $h$  (promedio 2.48). Debe notarse que, dado que la distancia de movimiento  $D$  y la tasa de consumo de recursos  $W$  siguen relaciones alom\etricas (**Ecs 3** y **4**), la relaci\o n entre  $W$  y  $D$  es:

$$\begin{aligned} D &= D_0 \cdot M^{D_e} \\ W &= W_0 \cdot M^{W_e} \end{aligned} \Leftrightarrow M = (D/D_0)^{1/D_e} \Rightarrow W = W_0 \cdot (D/D_0)^{W_e/D_e} \quad \text{Ec. 37}$$

**Figura 22:** Gráficos de cajas con medidas del ajuste de la función de Hill a la curva de percepción observada de los paisajes artificiales. Los paisajes basados en grilla isométrica están etiquetados como *I.1*, ... *I.8*. Los demás tratamientos se denominan *U* para distribución uniforme, *N* distribución normal y *lnN* para lognormal. **a:** Pendientes máximas de las funciones de Hill ajustadas (ordenadas en escala logarítmica). **b:** Coeficientes de Hill (ver Ec. 16) obtenidos de los ajustes (escala logarítmica). Los valores encima del eje *x* indican el desvío estándar utilizado en la generación de paisajes de grilla isométrica (Ec. 11). Las cajas incluyen los valores contenidos entre el primer y tercer cuartil, siendo la línea gruesa la mediana. El largo de los bigotes alcanza el valor extremo o 1.5 por el ancho de la caja; se muestran valores atípicos con puntos.



Es decir que  $W \propto D^{W_e/D_e}$  y por lo tanto la función de consumo de recursos respecto a la distancia de movimiento, en escala log-log, es una recta con pendiente  $W_e/D_e$ . En el caso de  $W_e=0.75$  y  $D_e=0.25$  (Peters, 1986; West et al., 2001), la pendiente tiene valor 3. Tomando en cuenta la versión adaptada de la función de Hill que se utilizó para las regresiones, el valor de  $h$  necesario para igualar esta pendiente en escala log-log es de  $h=3.46$  (ver anexo; Fig. 14). Si bien en casi todos los modelos los intervalos de confianza del 95% estaban por encima de este valor, esto no ocurrió para el tratamiento *lnN* (Tabla 6). En estos casos la tasa de consumo energético aumenta a mayor velocidad que la curva de obtención de recursos, por lo que no están dadas las condiciones para que ocurra una discontinuidad en los tamaños corporales. Esto es análogo a lo que ocurre en el caso (2) en donde  $A < B$  (ver Fig. 20). Para valores de  $h$  mayores, existe el potencial de generar discontinuidades en las distribuciones de tamaños corporales, ya que es posible que la curva de percepción corte en tres lugares la curva

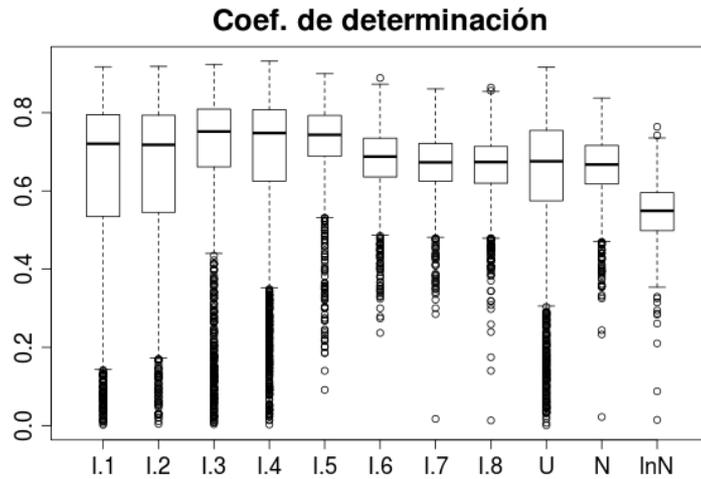
de consumo (**Fig. 14**). Que esto ocurra depende de factores ambientales, tal como la cantidad de recursos por parche y las dimensiones del sistema, y de factores biológicos intrínsecos de las especies, como los parámetros  $W_0$  y  $D_0$ .

Coerentemente con el modelo de campo medio, los paisajes con estructuras más similares a una grilla isométrica mostraron los cambios más abruptos en la curva de percepción, reflejándolo en los altos valores de  $h$  y de pendiente máxima observados en *I.1*, *I.2* e *I.3* (**Fig. 22**). Por otro lado, ambos parámetros mostraron un descenso con el aumento de  $\sigma^2$ , el desvío estándar del ruido agregado a las coordenadas en la construcción del paisaje (**Ec. 11**). Para altos valores de  $\sigma^2$  las propiedades del paisaje son indistinguibles de un paisaje generado con distribución normal (**Figs. 22 y 23**). Esto corresponde con lo esperado, ya que al aumentar el ruido la posición original pierde influencia y gana importancia el componente aleatorio a la hora de dar cuenta de las características del paisaje. En los demás tratamientos existieron claras diferencias, mostrando un descenso en la brusquedad de la curva  $o(M)$  al pasar de los tratamientos *U* a *N* y a  $\ln N$ .

**Tabla 3:** Intervalos de confianza estimado (95%) para las pendientes máximas y los coeficientes de Hill de las curvas ajustadas a la función de percepción observada  $o(M)$ . La clave coincide con la **Figura 22**.

Tratamiento	Pendiente IC: 2.5%	Pendiente IC: 97.5%	Coef. h IC: 2.5%	Coef. h IC: 97.5%
I.1	12.43	44.37	44.61	154.77
I.2	5.89	21.79	19.07	66.81
I.3	4.15	15.47	12.01	42.19
I.4	3.57	13.86	8.52	26.41
I.5	3.21	11.58	5.99	14.81
I.6	2.85	10.06	4.53	9.86
I.7	2.80	9.93	4.11	9.03
I.8	2.77	9.54	4.13	8.59
U	2.47	11.12	7.83	30.53
N	2.81	9.98	4.06	8.45
$\ln N$	4.01	54.90	1.99	3.17

Para las muestras de paisajes generados con distribución uniforme, los valores de pendiente y  $h$  mostraron un punto intermedio entre la grilla isométrica más regular (*I.1*) y las estructuras tendientes a distribuciones normales (*I.6*, *I.7*, *I.8* y *N*). Si bien el tratamiento *U* no mostró pendientes demasiado elevadas, el valor de  $h$  sí fue alto, por lo que de igual forma se espera que existan discontinuidades en la mayoría de los paisajes con estas estructuras.



**Figura 23:** Valores de  $R^2$  de los ajustes a la función escalón, obtenidos para los distintos tratamientos (siguiendo la clave de la **Fig. 22**). Se omiten valores negativos obtenidos en varias muestras, ocasionados las limitaciones de la rutina de ajuste. Dichos valores tuvieron una frecuencia particularmente alta en el tratamiento  $\ln N$ .

Se destacan los bajos valores tanto en las pendientes como en los coeficientes  $h$  observados para el tratamiento  $\ln N$ . También se destaca una gran variabilidad en los valores de pendiente obtenidos, en contraposición con los del parámetro  $h$ . Todas estas características posiblemente tengan una raíz común en la gran dispersión y sesgo de los valores de las coordenadas de los parches, propios de este tipo de distribuciones. Estas posibilidades no se exploraron en este trabajo, dejándo esta empresa para trabajos futuros.

**Tabla 6:** Intervalos de confianza del 95% de los valores de  $R^2$  para las dos curvas ajustadas. La clave sigue la **Figura 22**.

<b>Tratamiento</b>	<b><math>R^2</math> Hill IC: 2.5%</b>	<b><math>R^2</math> Hill IC: 97.5%</b>	<b><math>R^2</math> escalón IC: 2.5%</b>	<b><math>R^2</math> escalón IC: 97.5%</b>
I.1	0.951	0.993	0.087	0.869
I.2	0.950	0.994	0.170	0.871
I.3	0.951	0.993	0.082	0.881
I.4	0.961	0.994	0.094	0.874
I.5	0.967	0.995	0.404	0.862
I.6	0.967	0.995	0.464	0.817
I.7	0.966	0.995	0.489	0.798
I.8	0.966	0.995	0.466	0.795
U	0.920	0.991	0.117	0.851
N	0.965	0.995	0.468	0.798
$\ln N$	0.960	0.992	0.383	0.670

### **Bondad de ajuste a la función escalón**

En general no se observaron diferencias importantes entre los distintos tratamientos en cuanto al  $R^2$  del ajuste de la función escalón. Las diferencias más importantes observadas fueron los bajos valores de los tratamientos  $lnN$  respecto al resto y la mayor varianza en los valores registrados para los tratamientos  $I.1, I.2, I.4$  y  $U$  (**Fig. 23, Tabla 3**). La curva de escalón, si bien es el caso extremo de discontinuidad, demostró tener un ajuste bastante malo a la curva de percepción observada. Los bajos valores observados en comparación con la función de Hill (**Tabla 3**), junto con la pobre capacidad de discriminación (**Fig. 23**), sugieren que no es una medida adecuada para este análisis.

### **Tamaño corporal y acceso a recursos**

La inclusión de un acceso a recursos dependiente del tamaño corporal se propone en la **Ec. 12**. Los cambios que introduce esta ecuación se pueden deducir a partir de la **Ec. 30**, particularmente en el valor  $M_i$ , el cual ahora se debería expresar como  $M_i = (\omega_0/W_0)^{\omega_e/W_e}$ . Esta variante afecta en último término a los valores  $A, B$  y  $\Theta$ , de la siguiente manera (comparar con **Ec. 33**):

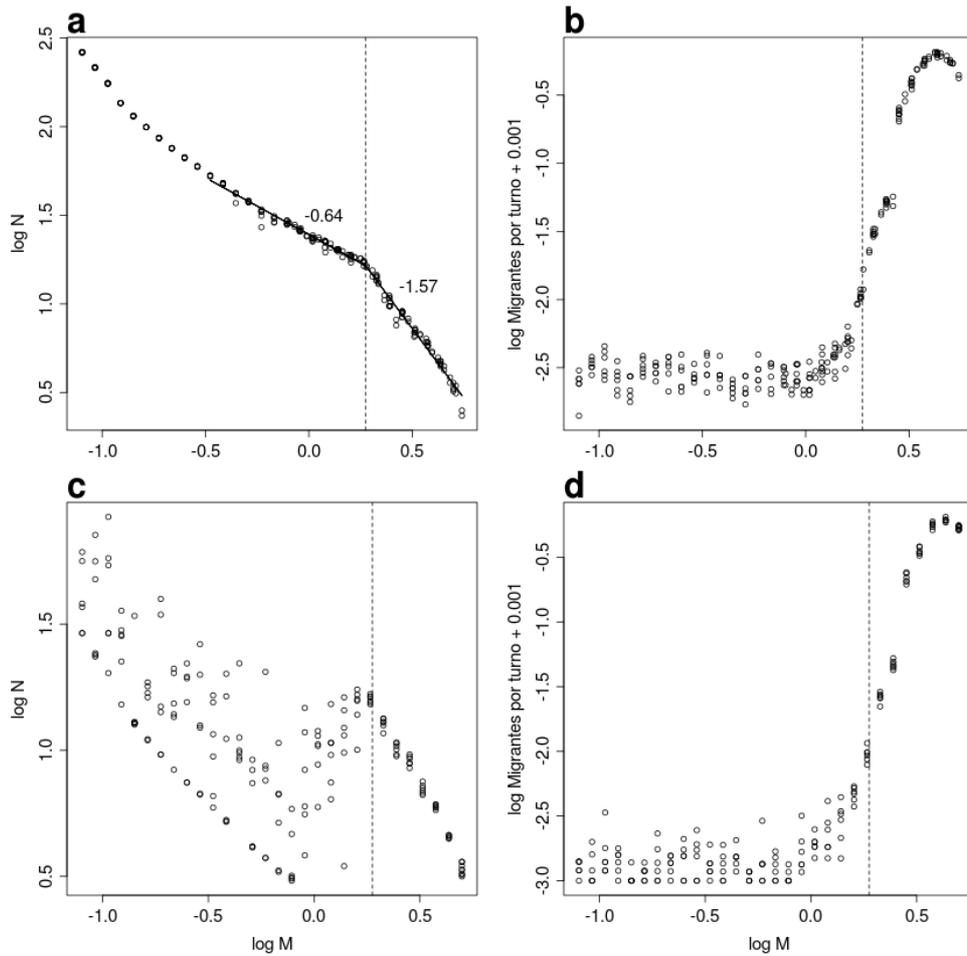
$$\begin{aligned} A &= P^{\omega_e/W_e} \\ B &= \delta^{1/D_e} \\ \Theta &= (\omega_0/W_0)^{\omega_e/W_e} \cdot (D_0/d_0)^{1/D_e} \end{aligned} \quad \text{Ec. 38}$$

Como puede verse, el valor  $B$  no cambia en absoluto, a diferencia de  $A$  y  $\Theta$ . Para evaluar las consecuencias de estos cambios, se asume que  $\omega_0 = \omega$  como forma de simplificar un poco el proceso. La clave está entonces en el valor del parámetro  $\omega_e$ . En el caso más trivial, de que valga 1, nada cambia respecto al modelo original. Los otros casos posibles son:

- i.  $\omega_e > 1$  : implica que el caso 1 ( $A > B$ ) se verá favorecido, ya que  $A$  es mayor que en el modelo original. Además el valor  $\Theta$  también sería mayor. Por lo tanto habrá una tendencia a que los clumps sean mayores con el aumento del tamaño corporal (**Ec. 34**).
- ii.  $\omega_e < 1$  : el caso 2 sería favorecido en comparación con el modelo original. El ancho de los clumps se vería disminuido debido a un menor tamaño de  $A$  y  $\Theta$ . También existe el potencial de que sea menor el  $i$  crítico (**Ec. 36**).

## Resultados II: Modelo Basado en Individuos

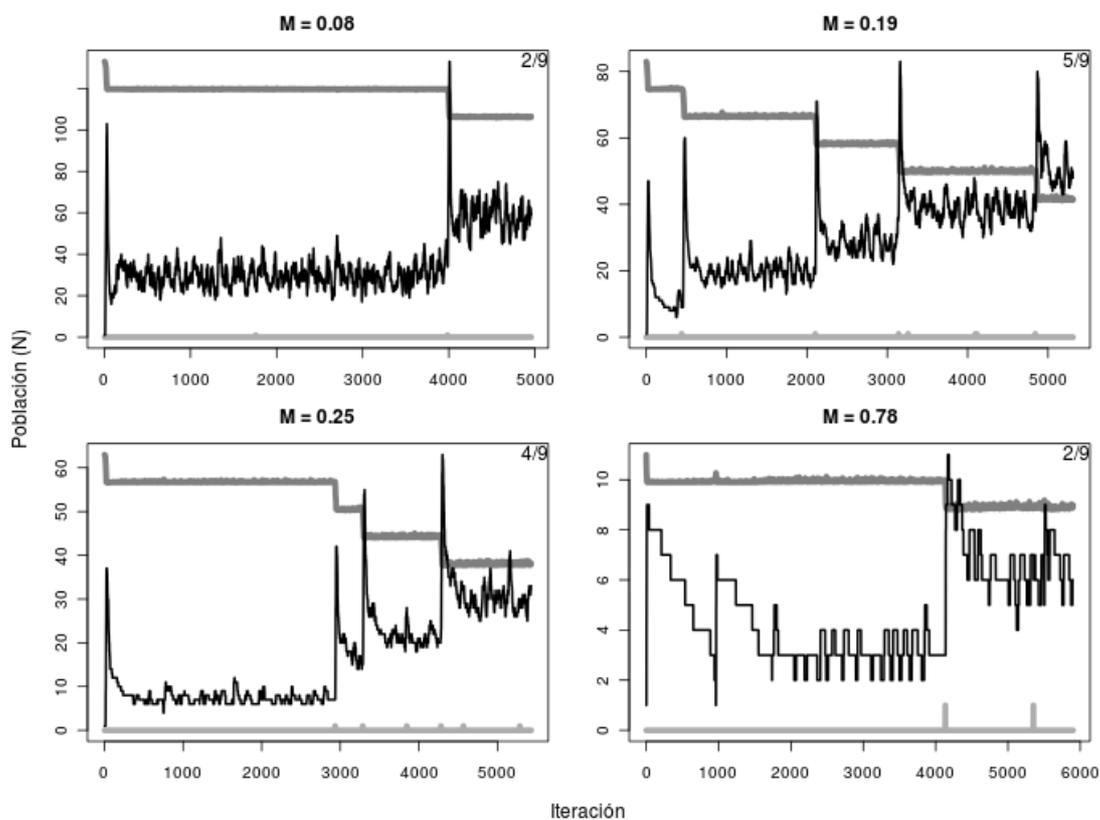
Los resultados de las simulaciones devolvieron resultados parcialmente congruentes con las predicciones del modelo de campo medio. Estas diferencias fueron mayores para las simulaciones en el escenario I, iniciado con un individuo por parche. El escenario II, con un



**Figura 24:** Resultados de las simulaciones con el IBM, bajo dos escenarios diferentes. **a,c:** Abundancia poblacional (nro. de individuos) en función del tamaño corporal ( $M$ , en Kg; escala log-log). **b,d:** Tasa de migración (número de individuos migrantes registrados por turno) entre parches en función del tamaño corporal. En todos los paneles se muestra el valor de  $M$  crítico ( $M_{crít}=1.88\text{ Kg}$  ;  $\log_{10}(M_{crít})=0.275$ ) en el que ocurre un cambio de régimen. **a,b:** Escenario I, con un individuo por parche al inicio de la simulación. En el panel **a** se muestran las líneas de regresión segmentada junto con las pendientes correspondientes ( $R^2=0.994$ ). **c,d:** Escenario II, con un único individuo inicial para todo el paisaje.

único individuo inicial para todo el paisaje, mostró un patrón más congruente con las predicciones de partida. La **Figura 24** muestra los principales resultados obtenidos en ambos escenarios. Notablemente, las diferencias entre ambos no parecen estar dadas por la tasa de migración (**Fig. 24b,d**), la que presentó un patrón prácticamente idéntico para los dos casos. De manera similar, se detectó un valor de tamaño corporal crítico,  $M_{crit}=1.88 Kg$  que actúa como umbral que separa regímenes muy diferentes para ambos escenarios.

En el primer escenario, la diferencia principal con las predicciones de campo medio es la falta de una verdadera discontinuidad en la relación funcional entre abundancia y tamaño corporal. Respecto a las predicciones generales de la tesis, los resultados tampoco son concordantes, ya



**Figura 25:** Visualización de cuatro simulaciones con baja tasa de migración ( $M \ll M_{crit}$ ). Las líneas negras indican la abundancia poblacional, las grises oscuras indican la cantidad total normalizada de alimento en el paisaje y la línea gris claro (cerca del cero en todas las simulaciones) indica la cantidad de migrantes para cada iteración. En la esquina superior derecha se indica la cantidad de parches ocupados respecto al total al final de la simulación. Obsérvese que este valor coincide con el número de escalones presentes en las curvas de  $N$  y de alimento. Encima de cada gráfico se muestra el tamaño corporal máximo  $M$  (Kg) de la especie modelada.

que no se observan máximos locales en las abundancias poblacionales. Sin embargo, sí existe un cambio de régimen apreciable, delimitado por el valor  $M_{crít}$ . Este umbral separa dos regiones diferenciadas por la pendiente de regresión entre  $\log(N)$  y  $\log(M)$ , siendo esta bastante menos pronunciada para valores menores de  $M$ .

De manera similar, en el escenario II el valor  $M_{crít}$  tiene un carácter de umbral, ya que este separa dos regímenes muy diferentes (**Fig. 24c,d**). Para valores superiores, las simulaciones presentan resultados sumamente convergentes, con muy poca varianza y similares a los obtenidos en el escenario I. Contrariamente, para tamaños corporales menores, las abundancias poblacionales muestran una variación muy importante, con un límite inferior muy marcado y sin un límite superior aparente.

En términos generales, el segundo escenario muestra un patrón más acorde a las predicciones de esta tesis, con alejamientos no sustanciales de las predicciones del modelo de campo medio presentado (**Fig 26**). En particular se observan dos máximos locales para los valores esperados de abundancia poblacional, más allá del ruido presente en la muestra. Estos se ubican en los tamaños corporales inferiores y en el entorno del valor  $M_{crít}$ . Este último es el tamaño poblacional esperado para las especies capaces de colonizar todos los parches (en las escalas de tiempo de las simulaciones). Por otro lado, primer máximo local se encuentra en el valor mínimo de  $M$ , para el que el  $N$  esperado es el máximo posible alcanzado para poblaciones confinadas a un único parche ocupado.

Si bien existen varios puntos que sobrepasan este valor, estos son producto de procesos estocásticos relativamente infrecuentes y no se consideraron como el máximo local para este análisis.

Las gráficas de las tasas de migración (**Fig. 24b,d**) sugieren que el cambio de régimen delimitado por  $M_{crít}$  está asociado a un cambio sustancial en este valor. Para valores menores a este umbral, se observa una varianza mayor, concordante con el ruido registrado en las abundancias poblacionales. Por otro lado el crecimiento abrupto en la tasa de migración alrededor de  $M_{crít}$ , muestra que ocurre una rápida transición en la forma en que los individuos utilizan el ambiente. En este sentido, el  $M_{crít}$  es análogo al  $M_d$  planteado para el modelo de campo medio (**Ec. 2, Fig. 6**), siendo el punto en el cual las especies comienzan a utilizar la totalidad del paisaje. El aumento drástico en la migración sugiere que el cambio de

pendiente de la **Figura 24a** se debe un importante aumento del gasto energético ocasionado por un mayor desplazamiento. Por otro lado, en el escenario II (**Fig. 24c,d**) la tasa de migración juega un rol sustancial en especies menores a  $M_{crít}$ , ya que implica la posibilidad de colonizar parches nuevos y aumentar así los tamaños poblacionales.

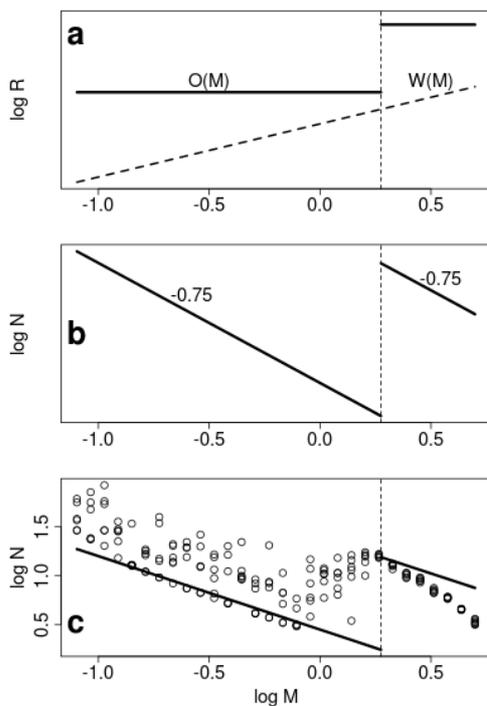
Para especies con baja movilidad, los eventos de migración representan raras oportunidades de colonizar nuevos parches y por lo tanto, fundar nuevas subpoblaciones. Debido a la baja frecuencia de estos eventos, la ocupación de la totalidad de los parches sólo ocurre luego de atravesar un largo transiente en el que se van ocupando parches de forma estocástica. El límite inferior de  $N$  observado para  $M < M_{crít}$ , equivale al tamaño poblacional alcanzado en un sólo parche, mientras que las abundancias mayores se corresponden con poblaciones en 2 o más parches.

La influencia de la migración sobre los tamaños poblacionales se hace evidente al analizar las series de tiempo producidas por el modelo (**Fig. 25**). En estas series se puede observar que los aumentos poblacionales más notorios son escalonados, coincidentes con cambios, también escalonados, en la biomasa de los recursos. El número de escalones observados coincide con la cantidad de parches ocupados al final de la simulación, siendo 2, 5, 4 y 2 (de un total de 9 en todos los casos) para las series aquí mostradas. Puede verse que para cada uno de estos cambios existe un evento de migración simultáneo, congruentemente con la idea de que ocurren colonizaciones de nuevos parches. Sin embargo no todo evento de migración implica la fundación de nuevas subpoblaciones, por lo que el inverso no es necesariamente cierto. Por lo tanto, la variación observada en los tamaños poblacionales, para especies cuyo  $M < M_{crít}$ , es causada por la variación en la frecuencia de colonización de nuevos parches. En ningún caso se observó un escalón decreciente en el tamaño poblacional (ver Anexo), sugiriendo que bajo las condiciones del modelo, las probabilidades de extinciones locales son prácticamente nulas. La hipótesis de la existencia de un largo transiente se vieron respaldadas por los resultados de la continuación de algunas simulaciones (de especies con  $M < M_{crít}$ ), las cuales alcanzaron valores de  $N$  similares a los del escenario I, luego una larga serie de iteraciones (entre 30000 y 40000; ver Anexo).

La **Figura 26** compara las predicciones del modelo de campo medio con los resultados del IBM. En primer lugar, el salto entre la percepción de una escala y la siguiente dentro del IBM es, en comparación con la función escalón  $O(M)$ , relativamente gradual (**Fig. 26a,c**). Este

resultado es producto del carácter probabilístico de los eventos de migración en el IBM, los cuales empiezan a ser más frecuentes en valores algo menores a  $M_{crít}$  (**Fig. 24b,d**). Por otro lado, la estocasticidad afecta también la variabilidad de los resultados para tamaños menores a  $M_{crít}$ , alejándose de la línea recta esperada por campo medio.

Adicionalmente, la pendiente observada entre los logaritmos de N y M para  $M \geq M_{crít}$  es menor que la predicha por el modelo de campo medio y buena parte de la teoría ecológica. Debido a que el modelo de campo medio asume un gasto energético determinado únicamente por la tasa metabólica, las pendientes esperadas para la relación entre los logaritmos de N y M son de -0.75 (**Fig. 26b,c**). Considerando solamente los valores mínimos de N para  $M < M_{crít}$ , se puede observar una relación casi lineal entre  $\log(N)$  y  $\log(M)$ , la cual es similar a una recta de pendiente -0.75 (**Fig. 26c**). Como se observó anteriormente, la pendiente más pronunciada es posiblemente producto del aumento del gasto energético ocasionado por un aumento en el movimiento, debido a que a la escala del paisaje completo, la densidad de los recursos es menor en comparación con un único parche (**Figura 14**).



**Figura 26:** Comparación de predicciones del modelo de campo medio con los resultados obtenidos con el IBM. La línea vertical punteada indica el valor  $M_{crít}$ . **a:** Curvas de las funciones  $O(M)$  (línea continua) y  $W(M)$  (línea cortada) (Ecs. 2 y 4), con  $M_d = M_{crít}$  y  $W_e = 0.75$ . Los demás parámetros fueron seleccionados arbitrariamente a fin de mostrar la relación entre las curvas. Las curvas no se cortan ya que esto tampoco ocurre en las simulaciones del IBM. **b:** Predicción de campo medio para la relación N vs M. Se indica el valor de pendiente esperado,  $-W_e$ . **c:** Superposición de curvas predichas por el modelo de campo medio (líneas) y resultados obtenidos con el IBM. Las líneas no se hicieron con los mismos valores que en c (aunque sí se mantuvo la pendiente de -0.75), si no que se agregaron de forma arbitraria a fin de poder mostrar las diferencias fundamentales.

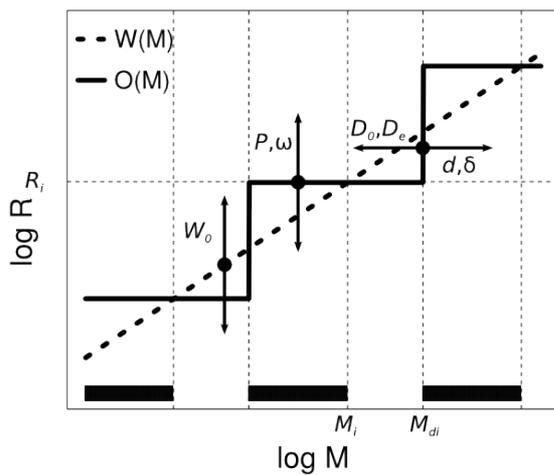
## Discusión

Las distintas aproximaciones produjeron resultados que son parcialmente acordes a las predicciones elaboradas en esta tesis. Las primeras dos predicciones marcan dos caras de la misma moneda y por lo tanto se evaluaron simultáneamente en a través de los modelos de campo medio y el IBM. En el primer caso, se demostró que una representación sencilla de la interacción entre paisaje y atributos individuales puede dar una clara demarcación entre regiones de clumps y gaps. El modelo de campo medio provee de predicciones precisas para los inicios y fines de los clumps, así como los tamaños corporales con mayores abundancias y, por extensión, mayor probabilidad de representación en número de especies. Esta suposición se usa explícitamente para traducir tamaños poblacionales esperados a distribución de tamaños corporales.

La exploración de estas predicciones en el IBM mostró diferencias claras con las del campo medio, pero a su vez representa claras posiciones esperadas para los máximos poblacionales y los límites iniciales de clumps. Sin embargo estos valores no se pueden calcular con las simples fórmulas del campo medio, a saber, el tamaño corporal tal que la distancia de movimiento equivale a la distancia entre parches ( $d_i = d_0 \cdot \delta^i$ ). La interacción de varios factores adicionales necesarios y presentes en el IBM, tales como una cantidad de reservas asignadas a cada individuo o la distancia de percepción, hacen que se den valores distintos para los tamaños corporales críticos. El valor obtenido de  $M_{crit} = 1.88$  es difícil de explicar, incluso teniendo en cuenta estas variables. Si se considera el gasto por movimiento más metabolismo en relación a la cantidad de reservas, puede verse que los individuos de este tamaño pueden moverse sin alimentarse por unos 22 turnos, mucho más que los 2.74 necesarios para moverse entre parches. Posiblemente la distancia percibida (MPD) para este tamaño corporal ( $8.227 \text{ Km} < 10 \text{ Km}$ , la distancia entre parches) sea un indicio para entender esta aparente “torpeza” para moverse entre parches. Sería interesante considerar las probabilidades de percepción de parches vecinos, dadas las condiciones del IBM, para poder vincular el MPD con el  $M_{crit}$ , aunque esto escapa los objetivos de esta tesis.

Si bien el IBM mostró una clara ubicación del  $M_{crit}$ , el cual se corresponde a los  $M_d$  del campo medio, no se obtiene un claro análogo para  $M_i$ . Sin embargo este valor se podría determinar, dependiendo principalmente de dos factores: la variabilidad ambiental y la

importancia del transiente dinámico observado en el sistema. El transiente es necesario para que exista un máximo local de densidad poblacional (ubicado en el  $M_{crit}$ ) y por lo tanto un valle. Dada la condición de un transiente, un componente de variabilidad ambiental puede condicionar la viabilidad absoluta a largo plazo de las poblaciones y/o supervivencia de migrantes entre parches. Este afectaría especialmente a poblaciones pequeñas, aquellas de especies con tamaños ligeramente inferiores al  $M_{crit}$  (**Fig. 24c**), determinando un valor límite ( $M_i$ ) que no es posible predecir con exactitud con los resultados actuales.



**Figura 27:** Efecto básico de los parámetros del modelo de campo medio. Se muestran con flechas los traslados de las líneas debido al aumento de los mismos. Las barras negras horizontales sobre el eje  $M$  indican los tamaños corporales con balance positivo ( $B(M) > 0$ ). Los valores de  $R_i$ ,  $M_i$  y  $M_{di}$  se calculan con las **Ecuaciones 7 y 27** respectivamente.

La tercer predicción hace énfasis en la influencia del paisaje. Las **Ecuaciones 30, 33 y 34** ilustran cómo el modelo de campo medio también es coherente con la misma. Si consideramos parámetros alométricos poco variables ( $D_0$ ,  $D_e$ ,  $W_0$  y  $W_e$ ), entonces las características del paisaje serán las que explicarán la mayor parte de las variaciones esperadas en las ubicaciones, extensiones y límites superior (e inferior) de los clumps (**Figs. 20 y 27**). Por otro lado, como se expuso anteriormente, el IBM no muestra una relación evidente entre el  $M_{crit}$  y la estructura del paisaje, pero es claro que esta se puede establecer con más experimentos numéricos. De todas formas, el IBM muestra una nueva perspectiva respecto a la forma en que el paisaje afecta la relación entre densidad poblacional y tamaño corporal, a través de los cambios de pendiente observados en escala log-log (**Figs. 24a y A1**, en el *anexo*). Por último, el análisis de paisajes artificiales nos muestra que la propiedad necesaria para observar un cambio brusco en la percepción de recursos es considerablemente robusta respecto a la configuración espacial de los parches, al menos en los casos genéricos analizados en esta tesis (**Fig. 22 y Tabla 3**).

Los resultados aportados por los dos abordajes fueron ampliamente consistentes, identificando la estructura espacial de paisajes como posible origen de discontinuidades en las distribuciones de tamaños corporales. Las simulaciones basadas en individuos mostraron un claro cambio de régimen a partir de un tamaño corporal crítico. Congruentemente con las predicciones del modelo estático, esta transición ocurre cuando los organismos alcanzan tamaños suficientes para explotar el paisaje en una nueva escala de percepción. Los análisis de paisajes aleatorios mostraron que la percepción discontinua de las escalas del paisaje puede ser un fenómeno robusto en la naturaleza y complementa algunos estudios ya realizados para casos puntuales (Bunn et al., 2000; Urban y Keitt, 2001). Adicionalmente se observan diferencias importantes entre los resultados de las simulaciones y las predicciones de los modelos estáticos, que permiten visualizar posibles desviaciones esperables en sistemas reales. Las desigualdades centrales son: 1. el cambio de pendiente en las gráficas de  $\log(N)$  vs.  $\log(M)$  observado en las simulaciones. 2. El carácter probabilístico de las simulaciones, particularmente en los procesos de migración. Esta característica genera un proceso de transiente largo para tamaños menores al valor crítico y un cambio gradual de percepción del paisaje. A continuación se discuten en detalle las principales implicancias, así como fortalezas y limitaciones, de los distintos abordajes.

### **Predicciones generales**

Dados los resultados de los modelos estáticos y las simulaciones, se pueden extraer algunas predicciones generales para sistemas en que actúan los mecanismos planteados. En primer lugar, existirán tamaños corporales críticos que separan regímenes de altas y bajas tasas de migración entre parches. En segundo lugar, se espera que en los tamaños inmediatamente inferiores a estos valores críticos ocurran regiones de huecos o gaps con mayor frecuencia que en otros rangos de tamaño. Aún si no existe un verdadero gap, en estas regiones se esperan abundancias poblacionales bajas en comparación con los tamaños corporales inmediatamente superiores. Por último, las curvas de  $\log(N)$  en función de  $\log(M)$  mostrarán diferencias entre las regiones izquierda y derecha de los valores críticos. Estas diferencias estarán principalmente en el valor del intercepto, pero posiblemente también ocurran en las pendientes de regresión.

Respecto a los valores de tamaño corporal crítico, es importante destacar que este depende de la estructura espacial del paisaje, la que determina las distancias entre parches vecinos. A su

vez, distintos planes corporales cuyas movilidades tengan fuertes diferencias, mostrarán diferentes valores para estos umbrales.

### **Modelo estático de campo medio**

El modelo de campo medio creado constituye una formalización en términos matemáticos de un mecanismo inscripto en la llamada Hipótesis de Discontinuidad de Texturas (Holling, 1992). Al mejor entender del autor de esta tesis, este es uno de los pocos casos en los que un proceso de este tipo es caracterizado en estos términos (pero ver Szabó y Mescena, 2006). Esto representa un aporte destacado en un campo que sufre de la falta de modelos y predicciones precisas expresadas en términos matemáticos (Ludwig 2008).

El modelo tiene la virtud de ser sumamente sencillo en su composición, ya que se basa únicamente en la distribución espacial de recursos vitales y la tasa a la que los organismos aprovechan los mismos. Lo primero es fácil de obtener, gracias a las altas tasas actuales de recolección y distribución de los datos necesarios para establecer la estructura espacial de paisajes. Por otro lado, la amplia documentación de varias relaciones alométricas existentes para distintos tipos de procesos asociados al gasto energético, tales como metabolismo basal y locomoción, facilita la implementación de funciones apropiadas basadas en el tamaño corporal. Este esquema simple también es sumamente genérico y puede ser adaptado según distintos objetivos o necesidades.

**Tabla 11:** Consecuencia del aumento de los diferentes parámetros del modelo estático de campo medio. Para cada parámetro se indica el efecto sobre términos definidos en el texto y el ancho de clumps y gaps. La columna *asociación* indica posibles factores afectando los parámetros en cuestión.

Parámetro	Afecta	Asociación
$\omega$	$+\Theta, +M_i$ + clumps / - gaps	Estructura del paisaje, PPN*
$P$	$+A, +M_i$	Estructura del paisaje
$W_o$	$-\Theta, -M_i$	Taxa, Temperatura ambiente, PPN†
$W_e$	$-A, -M_i$ - clumps / + gaps	Tasa metabólica, gastos de forrajeo, mortalidad tamaño dependiente
$d$	$-\Theta, +M_{di}$ - clumps / + gaps	Estructura del paisaje, “rugosidad” del ambiente, dimensión fractal, otras métricas de paisaje
$\delta$	$+B, +M_{di}$	
$D_o$	$+\Theta, -M_{di}$ + clumps / - gaps	Plan corporal (taxa), adaptaciones específicas
$D_e$	$-B, -M_{di}$	

\* Productividad Primaria Neta

† Mueller & Diamond, 2001

Se pueden notar también algunos elementos ausentes que potencialmente sean las fuentes más importantes de diferencias con sistemas reales. Algunos de estos son la rigidez de los parámetros biológicos y estructurales (del paisaje) utilizados. Procesos evolutivos rápidos pueden ser una fuente importante de variación en las relaciones alométricas, proporcionando cambios acordes a la ubicación en el eje de tamaños corporales. Otros componentes estocásticos quedan por completo afuera de este modelo, lo cual es una ventaja para el análisis, pero a costo de procesos importantes como la migración o perturbaciones ambientales. Tanto los resultados del IBM como trabajos de otros autores han demostrado que estos factores pueden tener una fuerte influencia en los procesos ecológicos relevantes (Hanski, 1998; Keymer et al., 2000; Vuilleumier et al., 2007). Parte de estas limitaciones tienen respuesta en los resultados del IBM. Otros factores ausentes son las interacciones

interespecíficas, tales como competencia o depredación. El efecto de tales procesos sin duda que puede ser muy fuerte en el patrón de tamaños corporales presentes en un ambiente. Sin embargo, se consideró que concentrarse en una limitante más basal, la cantidad de recursos alimenticios disponibles para cada especie, es una aproximación más general y a su vez menos compleja.

Las predicciones obtenidas de este modelo van un poco más allá de la problemática de la discontinuidad de escalas y tamaños corporales. Los mecanismos considerados determinan la especie de mayor tamaño viable en un determinado sistema y, de forma indirecta, la forma de la distribución de tamaños corporales. Estas predicciones se basan en el mismo concepto que la llamada Regla de Equivalencia Energética (EER, por sus siglas en inglés; Damuth, 1991), es decir, el balance entre la tasa de consumo de energía y la tasa de producción del ambiente.

En la **Figura 27** y la **Tabla 11** se resumen los efectos de modificar los parámetros, incluyendo posibles fenómenos asociados a estos cambios. Teniendo en cuenta distintos escenarios de Cambio Global se pueden hacer ciertas predicciones de cambios a futuro en aquellos sistemas representados por el modelo. El proceso más mediático del cambio global, el aumento de las temperaturas medias del planeta, puede ser representado a través de un aumento del parámetro  $W_0$ . Esta lógica responde a la incidencia del factor de botzman ( $e^{-E/kT}$ ; Brown et al., 2004), el cual afecta el gasto energético de los procesos metabólicos. De esta forma, un cambio  $\Delta W_0$  representa una diferencia de  $\Delta T = E \cdot (k \cdot \log(\Delta W_0))^{-1}$  grados de temperatura promedio. Este mismo parámetro es afectado también por el grupo taxonómico al que pertenecen las especies modeladas. Como ejemplo, las especies endotermas generalmente tienen un mayor gasto energético de base, lo que no afecta el coeficiente de escalamiento, pero sí la pendiente de la relación alométrica correspondiente (Brown et al., 2004). Es interesante notar que los diferentes escenarios de cambio global no solo afectan la temperatura si no que también pueden afectar otros valores relevantes, como la Productividad Primaria Neta (lo que puede afectar la tasa metabólica basal, Mueller y Diamond, 2001), a través de efectos indirectos. En último término, todos los parámetros afectan alguno de los valores  $M_{d_i}$  o  $M_i$  y, por lo tanto, la extensión de los gaps y clumps en las distribuciones de tamaños corporales. La **Figura 27** muestra en cada caso particular la forma esperada en que los extremos de los clumps serían afectados.

Adicionalmente, un cambio en los valores de ciertos parámetros puede crear una transición entre un régimen de aumento en el tamaño de los clumps ( $A > B$ ), a una disminución de los mismos ( $A < B$ ). Por ejemplo, la remoción antropogénica de parches lleva a la disminución del valor  $A$  y, de forma probabilística, al aumento de  $B$  (al aumentar  $\delta$ ). Este tipo de transformaciones no solo afectará la cantidad de clumps y por lo tanto de especies viables, sino que también afectará indirectamente las propiedades generales de las distribuciones de tamaños corporales. Estos efectos se exponen a continuación.

El cambio introducido por el modelo es la inclusión de la estructura espacial del paisaje en estas funciones, las cuales conjugan parámetros espaciales con atributos biológicos de los organismos. En cuanto al tamaño corporal máximo, el modelo predice que en muchos casos, concretamente para aquellos en que  $A < B$ , el tamaño corporal máximo puede ser menor al esperado por la cantidad total de recursos (**Fig. 19**). Este escenario surge de la posibilidad de que las especies con capacidad de desplazamiento suficiente para utilizar todo el sistema son demasiado grandes, y por lo tanto consumen demasiada energía como para ser mantenidas por el ambiente (**Fig. 19**). Aquí también puede inferirse que los tamaños corporales pequeños tendrán en general una mayor representación en relación con los tamaños mayores, ya los clumps o agrupaciones de tamaños viables tienden a ser mayores hacia el extremo inferior. Contrariamente, para los casos en que  $A > B$  ocurre el proceso inverso, ya que el ancho de los clumps tiende a crecer con el tamaño corporal. En estos escenarios lo esperable es una mayor representación de grandes tamaños corporales.

La predicción de distintos escenarios indica que se encontrarán patrones diferentes al cambiar ambientes y ubicaciones geográficas. Esto es consistente con las observaciones empíricas y es una potencial respuesta, si bien parcial, a las desigualdades de distribuciones de tamaños corporales entre grandes y pequeñas escalas espaciales (Marquet y Cofré, 1999; Gaston y Blackburn, 2000). En este aspecto, este es uno de los pocos modelos existentes que proporcionan una explicación mecánica general a estas observaciones (e.g. Brown y Nicoletto, 1991; Kozłowski y Gawelczyk, 2002). De todas formas, estas predicciones están sujetas a ciertas restricciones de los supuestos, como la invarianza de los parámetros a través de las escalas espaciales. Para el caso del tamaño máximo predicho esto no es un problema serio, pero puede serlo para las predicciones de la forma de las distribuciones de tamaños corporales. Sin embargo modificaciones que den cuenta de diferencias en las variables a

distintas escalas espaciales pueden implementarse y por lo tanto, generar predicciones más realistas.

### **Modelo Basado en Individuos**

Las simulaciones del IBM refuerzan y complementan las predicciones del modelo estático, mostrando que bajo las condiciones estipuladas se espera un cambio de régimen marcado por un tamaño corporal crítico. Adicionalmente este abordaje agrega nuevas perspectivas no anticipadas, especialmente las pendientes distintas de -0.75 para la relación entre  $\log(N)$  y  $\log(M)$  y la influencia de los procesos de migración en la construcción del patrón emergente.

Para la relación entre  $\log(N)$  y  $\log(M)$ , la Regla de Equivalencia Energética (Damuth, 1981) predice que la pendiente esperada es de -0.75. Este valor surge de la división de los recursos equitativamente entre los individuos en una población en equilibrio dinámico, en la que cada individuo consume una cantidad de energía proporcional a la tasa metabólica, es decir  $\propto M^{0.75}$ . El valor de las pendientes obtenidas para  $\log(N)$  en función del  $\log(M)$  mostró dos valores diferentes al esperado, con una pendiente menos acentuada antes del valor crítico  $M_{crit}$  y un aumento a más del doble en tamaños mayores (**Fig. 24a**). Estas marcadas diferencias demuestran que otros procesos, además de la tasa metabólica, pueden afectar esta relación entre tamaño y abundancia. Los resultados sugieren que, en este caso, el principal factor determinante de estos desvíos es el costo asociado al movimiento. Esta idea surge del aumento de pendiente luego del valor umbral  $M_{crit}$ , ya que se corresponde con el uso de un paisaje con una densidad relativa mucho menor. En las simulaciones realizadas, la distancia entre parches vecinos a la escala de percepción superior ( $n=2$ ) es 10 veces mayor a la distancia homóloga de la escala anterior (ver “iniciación” en métodos II). En comparación, para el cambio de tamaños corporales respecto al umbral, el factor de aumento en la movilidad puede aproximarse a  $10^{0.25}=1.78$  (lo que puede establecerse a través de la **Ecuación 3**) por lo que, en términos relativos, la escasez de recursos aumenta considerablemente.

La interacción entre la densidad relativa de recursos y la escala de percepción de los organismos ha sido identificada anteriormente como factor determinante en los procesos poblacionales (Ritchie y Olff, 1999; Haskell et al., 2002). Es probable entonces que la

respuesta a este cambio esté íntimamente relacionada con la naturaleza del paisaje y en particular con la dimensión fractal del paisaje en cuestión (ver Ritchie y Olf, 1999). Estas hipótesis no fueron analizadas en profundidad ya que se consideró que escapaban al alcance de esta tesis. De todas formas se debe destacar que estos resultados, especialmente el desvío de la pendiente esperada, van en línea con varios trabajos independientes, lo que sugiere no son la excepción si no la regla (Gaston y Blackburn, 2000; Harte, 2004; Marquet et al. 2005; Arim et al., 2011).

Los otros resultados que se apartan de las predicciones teóricas del modelo de campo medio, pueden incluirse en las influencias de la migración entre parches. Como consecuencia del diseño del IBM, los eventos de migración son de carácter probabilístico, especialmente en tamaños corporales inferiores a  $M_{crit}$ . Esto genera el observado estado transitorio de larga duración entre el uso de un único parche y la eventual colonización de todo el sistema (**Figs. 24c y 25**).

Claramente la ocurrencia de estos procesos es condicionada por las reglas internas del modelo. En este caso tienen influencia al menos tres componentes del IBM asociados a las propiedades individuales de los agentes: (1) la relación alométrica que dicta la movilidad, (2) las reglas de desición (comportamiento) y (3) la relación alométrica que dicta la cantidad de reservas que pueden almacenar. El primero tiene una influencia obvia y el segundo afecta la probabilidad de que un individuo elija moverse a un parche sumamente alejado en comparación con los que se encuentran en su entorno inmediato. El tercer componente determina de forma indirecta la distancia máxima a la que puede llegar un individuo sin alimentarse. No es evidente ni fácil determinar qué tan bien son representados individuos reales en estos tres aspectos, por lo que hay amplio margen para situaciones poco realistas. Sin embargo los comportamientos observados en las simulaciones demostraron satisfacer ciertos criterios básicos. Por un lado, la migración surge como un proceso probabilístico, lo cual concuerda con las observaciones más básicas de este fenómeno (Hanski, 1999). En segundo lugar, la probabilidad de éxito de dispersión aumenta con el tamaño corporal y disminuye con la distancia entre parches (Garland, 1983; Hanski, 1994, 1999). Por último, debido a la naturaleza de las reglas de desición diseñadas, los eventos de migración son más probables en altas densidades poblacionales (dispersión densodependiente positiva), ya que esto es asociado a una baja cantidad de recursos disponibles y por lo tanto, menor atractivo

hacia los parches más cercanos. Este mecanismo evita las extinciones locales por pérdida de individuos y representa un desplazamiento de individuos a causa de la competencia por recursos (Travis et al., 1999; Bowler y Benton, 2005).

Debe destacarse además que la influencia central de la migración entre parches no es una propiedad forzada en el diseño, si no una característica emergente del proceso. Específicamente, el modelo no incorpora procesos, tales como la encuentra de parejas sexuales o la cooperación entre grupos, que refuercen la necesidad de intercambio de individuos entre parches.

Los resultados obtenidos se basan fuertemente en la baja frecuencia de eventos de migración para especies pequeñas (por debajo del umbral  $M_{crit}$ ; **Fig. 24c,d**). Es posible modificar el diseño del modelo, favoreciendo más la ocurrencia de migraciones. El resultado probable de esto es una transición mucho más veloz entre un sólo parche ocupado y poblaciones en todos el paisaje (**Fig. 25**). Suponiendo que esa sea inequívocamente una dinámica más realista, se plantearían dudas sobre la validez de las hipótesis planteadas en esta tesis. Pero este caso hipotético también se basaría en circunstancias artificiales, ya que el modelo no da lugar a eventos de extinción locales, salvo muy infrecuentes excepciones. Es decir, una vez colonizado un parche no hay vuelta atrás, por lo que la población total alcanza una nueva capacidad de carga (ver los “escalones” en la **Fig. 25**). Esto es natural considerando que las simulaciones sólo incorporan procesos intrainternos a las poblaciones, más allá de la estructura misma del paisaje (Berryman, 1999). Incluir este tipo de eventos significaría agregar factores externos, especialmente disturbios de naturaleza estocástica, capaces de disminuir las poblaciones. Por lo tanto, permanecen como preguntas abiertas tanto el rango de tasas de migración para los que los resultados son válidos como el efecto de disturbios estocásticos. Las respuestas posiblemente se encuentren en la naturaleza de los eventos disruptivos simulados, ya que esto definirá cuál estrategia es la más adecuada para la supervivencia de poblaciones viables (e.g.: muchas poblaciones pequeñas vs. pocas poblaciones de gran densidad).

Las reglas de decisión o comportamientos individuales adoptados por los IBM pueden jugar roles fundamentales en los resultados obtenidos. Una estrategia utilizada con frecuencia para evitar comportamientos poco realistas es la elección parámetros y estrategias de mediante procesos de selección natural incorporada al propio IBM (Grimm y Railsback, 2005). Este

criterio se basa en el principio de maximización de la adecuación biológica. En el presente modelo se buscaron imitar comportamientos que satisficieran objetivos sencillos, a fin de lograr las mismas metas. Para esto se buscó lograr el balance más favorable entre gasto y obtención de energía para cada acción individual. El análisis pormenorizado de las simulaciones mostró que en la mayoría de las situaciones, los agentes no eligen acciones desfavorables, capaces de peligrar su propia supervivencia si esto es evitable. La ínfima frecuencia de extinciones locales, así como la relativamente alta tasa de migraciones para los tamaños menores, sugieren que las reglas de decisión implementadas satisfacen correctamente los requerimientos del problema.

### **Paisajes aleatorios**

La inclusión del análisis de paisajes artificiales sirve al objetivo de llevar el modelo general a un nivel más cercano a la realidad, a fin de poner a prueba el precepto fundamental, la discontinuidad en la percepción de los recursos. Los resultados indican que esta característica es robusta para muchos tipos de paisaje y animan a continuar este tipo de análisis con sistemas naturales. La ubicuidad de los procesos de percolación en sistemas naturales respalda esta conclusión (Turner et al., 2001). En cierto modo esta es una extensión y complemento de los trabajos de otros autores, particularmente Keitt et al. (1997), Urban y Keitt (2001) y Borthagaray et al. (2012). Los métodos adoptados en estos y el presente trabajo pueden continuar siendo aplicados en una gama más extensa de paisajes a fin de determinar la prevalencia de discontinuidades de percepción (en el sentido dado en esta tesis). En particular el uso de generadores de paisajes neutrales (Gardner y Urban, 2006), complementado con el análisis de paisajes reales, parece ser una ruta lógica a seguir en este sentido. Nótese que estas rutas implican al menos uno de dos posibles cambios al análisis presentado: el aumento de la dimensionalidad de los parches (i.e. parches con área) y/o la inclusión de medidas de calidad de hábitat por parche.

### **Espectro de procesos biológicos representados**

Si bien el mecanismo planteado para esta tesis es un proceso inscripto en la HDT (Hipótesis de Discontinuidad de Texturas; Holling, 1992), no está restringido a este contexto. Individuos de una especie dada, a lo largo de su crecimiento, pueden experimentar discontinuidades en la percepción de su ambiente. Sin embargo esto no tiene porqué ocurrir para todas las especies

de un ecosistema, especialmente para diferentes taxones con requerimientos y escalas de percepción propias. Por lo tanto, a diferencia de la HDT, el mecanismo propuesto no es necesariamente generador de una distribución de tamaños corporales discontinua a nivel comunitario, aunque sí tiene el potencial de producirla. Por otro lado, si bien el esquema está enfocado en la capacidad de movimiento en el contexto de un ambiente bidimensional de parches aislados, la función de obtención de recursos  $O$  puede representar otras formas de percepción. Las distancias utilizadas aquí pueden representar otras restricciones, tales como un costo de movimiento ocasionado por la textura del ambiente o simplemente la densidad general de los recursos en el ambiente. Un caso conocido es la limitación morfológica al consumo de recursos (denominado “gape limitation”), el cual ha demostrado tener el potencial de percibir de forma discontinua la disponibilidad de recursos en un ambiente dado (Sherwood et al., 2002). En este caso, la función de percepción es la eficiencia de conversión de alimento en biomasa corporal y los saltos de percepción están dados por súbitos cambios de dieta asociados a un aumento en la masa corporal. En este caso la estructura espacial del ecosistema no tiene efecto sobre la percepción, pero sí los tamaños corporales de las presas. En este y otros escenarios los distintos tamaños asociados a distintos taxones de presas pueden ser una fuente de percepción discontinua importante (Sherwood et al., 2002; Marquet et al., 2005; Scheffer y van Nes, 2006).

Las consecuencias de la percepción discontinua son dependientes del nivel de organización considerado. Dentro de una especie se espera que si ciertos tamaños corporales intermedios son los menos favorables, entonces se seleccionarán mecanismos para contrarrestarlo (i.e. crecimiento acelerado durante estas etapas).

En cuanto a la dependencia de características específicas del paisaje, no es necesario que se cumplan todos los supuestos del modelo estático para que ocurran discontinuidades de percepción. Por ejemplo, es posible sustituir sistemas de parches aislados por un continuo en mosaico con diferentes densidades de recursos por unidad de área. Si este paisaje consta de agrupaciones de baldosas de alta densidad separadas por extensas regiones de baja densidad, entonces es esperable que se obtengan los mismos resultados. El proceso fundamental, la tasa de obtención de recursos, será similar al escenario original, mostrando un aumento en tamaños corporales críticos.

El estado actual de los modelos creados en esta tesis permite explorar diversos escenarios, pero es limitado a la hora de utilizarlo en casos concretos de investigación y/o conservación. Desde el punto de vista más aplicado, se sugiere que las predicciones cualitativas generales son las más útiles, al menos en el estado actual de los modelos. De todas formas, las bases del modelo son relativamente simples y la expectativa de los constructores de esta tesis que se avance en el uso de estas nociones en casos concretos.

### **Conclusiones**

La presente tesis presenta a la disciplina ecológica actual los siguientes aportes:

Una caracterización formal, en lenguaje matemático, de un mecanismo inscripto en la Hipótesis de Discontinuidad de Texturas, planteado originalmente por Holling (1992). Esto permite avanzar hacia el establecimiento de predicciones cuantitativas específicas que permitan poner a prueba de forma rigurosa dicha hipótesis.

La demostración de que el requisito de incremento abrupto en la percepción del ambiente es robusto a distintos tipos de paisajes, ocurriendo en diversas configuraciones de estructuras subyacentes sumamente simples.

El modelo es fácilmente moldeable y capaz de adaptarse a otros procesos similares. De esta forma también es un posible punto de partida para otros trabajos y/o aplicaciones.

Existen algunas limitaciones importantes, como la falta de procesos microevolutivos e interacciones interespecíficas, que pueden explorarse a futuro.

## Referencias Bibliográficas

- Allen C. R. 2006. Discontinuities in Ecological Data. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(16):6083–6084.
- Allen C. R., Forsys E. A. y Holling C. S. 1999. Body mass patterns predict invasions and extinctions in transforming landscapes. *Ecosystems* 2(2):114–121.
- Allen C. R., Garmestani A. S., Havlicek T. D., Marquet P. A., Peterson G. D., Restrepo C., Stow C. A. y Weeks B. E. 2006. Patterns in body mass distributions: sifting among alternative hypotheses. *Ecology Letters* 9(5):630–643.
- Allen C. R. y Holling C. S. 2002. Cross-scale Structure and Scale Breaks in Ecosystems and Other Complex Systems. *Ecosystems* 5(4):0315–0318.
- Allen C. R. y Holling C. S. 2008a. Cross-scale structure and the generation of innovation and novelty in discontinuous complex systems. En: *Discontinuities in ecosystems and other complex systems*, Allen, C. R. y Holling, C. S. (Eds.), pp. 219–233, Columbia University Press, New York.
- Allen C. R. y Holling C. S. 2008b. *Discontinuities in ecosystems and other complex systems*, Columbia University Press, New York.
- Arim M., Berazategui M., Barreneche J. M., Ziegler L., Zarucki M. y Abades S. R. 2011. Determinants of Density–Body Size Scaling Within Food Webs and Tools for Their Detection. En: *Advances in Ecological Research*, Belgrano, A. (Ed.), pp. 1–39, Academic Press.
- Begon M., Townsend C. R. y Harper J. L. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*, cuarta edición., Wiley-Blackwell.
- Berryman A. A. 1999. *Principles of Population Dynamics and Their Application*, primera edición., Garland Science.
- Birch C. P. D., Oom S. P. y Beecham J. A. 2007. Rectangular and hexagonal grids used for observation, experiment and simulation in ecology. *Ecological modelling* 206(3-4):347–359.
- Blackburn T. M. y Gaston K. J. 1994. Animal body size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution* 9(12):471–474.
- Borthagaray A. I., Brazeiro A. y Giménez L. 2009. Connectivity and patch area in a coastal marine landscape: Disentangling their influence on local species richness and composition. *Austral Ecology* 34(6):641–652.
- Bowler D. E. y Benton T. G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* 80(2):205–225.
- Brown J. H., Gillooly J. F., Allen A. P., Savage V. M. y West G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85(7):1771–1789.
- Brown J. H. y Maurer B. A. 1987. Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna. *American Naturalist* 130(1):1–17.
- Brown J. H. y Maurer B. A. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science* 243(4895):1145–1149.
- Brown J. H. y Nicoletto P. F. 1991. Spatial scaling of species composition: body masses of North American land mammals. *American Naturalist*:1478–1512.
- Bunn A., Urban D. L. y Keitt T. 2000. Landscape connectivity: a conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management* 59(4):265–278.
- Carpenter S. R. y Leavitt P. R. 1991. Temporal Variation in a Paleolimnological Record Arising from a Trophic Cascade. *Ecology* 72(1):277–285.

- Chase J. M. y Leibold M. A. 2002. Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. *Nature* 416(6879):427–430.
- Csardi G. y Nepusz T. 2006. The igraph software package for complex network research. *InterJournal Complex Systems*:1695.
- Damuth J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature* 290(5808):699–700.
- Economio E. P. 2011. Biodiversity Conservation in Metacommunity Networks: Linking Pattern and Persistence. *The American Naturalist* 177(6):E167–E180.
- Economio E. P. y Keitt T. H. 2010. Network isolation and local diversity in neutral metacommunities. *Oikos* 119(8):1355–1363.
- Elton C. S. 1927. *Animal ecology*, University of Chicago Press.
- Fischer J., Lindenmayer D. B. y Montague-Drake R. 2007. The role of landscape texture in conservation biogeography: a case study on birds in south-eastern Australia. *Diversity and Distributions* 14(1):38–46.
- Gardner R. H. y Urban D. L. 2006. Neutral models for testing landscape hypotheses. *Landscape Ecology* 22(1):15–29.
- Garland T. 1983. Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. *American Naturalist* 121(4):571–587.
- Gaston K. J. y Blackburn T. M. 2000. *Pattern and process in macroecology*, Wiley-Blackwell.
- Gillooly J. F., Brown J. H., West G. B., Savage V. M. y Charnov E. L. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293(5538):2248.
- Grimm V., Berger U., Bastiansen F., Eliassen S., Ginot V., Giske J., Goss-Custard J., Grand T., Heinz S. K., Huse G. y others. 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling* 198(1-2):115–126.
- Grimm V., Berger U., DeAngelis D. L., Polhill J. G., Giske J. y Railsback S. F. 2010. The ODD protocol: a review and first update. *Ecological Modelling*.
- Grimm V. y Railsback S. F. 2005. *Individual-based modeling and ecology*, Princeton University Press.
- Hanski I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63(1):151–162.
- Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396(6706):41–49.
- Harte J. 2004. The value of null theories in ecology. *Ecology* 85(7):1792–1794.
- Haskell J. P., Ritchie M. E. y Olff H. 2002. Fractal geometry predicts varying body size scaling relationships for mammal and bird home ranges. *Nature* 418(6897):527–530.
- Havlicek T. D. y Carpenter S. R. 2001. Pelagic Species Size Distributions in Lakes: Are They Discontinuous? *Limnology and Oceanography* 46(5):1021–1033.
- Holling C. S. 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological monographs* 62(4):447–502.
- Holling C. S. 2001. Understanding the Complexity of Economic, Ecological, and Social Systems. *Ecosystems* 4(5):390–405.
- Holyoak M., Leibold M. A. y Holt R. D. 2005. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*, University of Chicago Press.
- Hubbell S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*, Princeton Univ Dept of Art &.
- Hutchinson G. E. y MacArthur R. H. 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *American Naturalist* 93(869):117–125.
- Keitt T. H., Urban D. L. y Milne B. T. 1997. Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology* 1(1):4.

- Keymer J. E., Marquet P. A., Velasco-Hernández J. X. y Levin S. A. 2000. Extinction thresholds and metapopulation persistence in dynamic landscapes. *American Naturalist* 156(5):478–494.
- Kozłowski J. 1996. Energetic definition of fitness? Yes, but not that one. *The American Naturalist* 147(6):1087–1091.
- Kozłowski J. y Gawelczyk A. 2002. Why are species' body size distributions usually skewed to the right? *Functional Ecology* 16(4):419–432.
- Lessa E. P., Cook J. A. y Patton J. L. 2003. Genetic footprints of demographic expansion in North America, but not Amazonia, during the Late Quaternary. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100(18):10331.
- Levin S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 73(6):1943–1967.
- Levin S. A. 1998. Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems* 1(5):431–436.
- Lomolino M. V. 2005. Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography* (J. Biogeogr.) 32:1683–1699.
- Ludwig D. 2008. Synthesis. En: *Discontinuities in ecosystems and other complex systems*, pp. 234–239, Columbia University Press, New York.
- MacArthur R. H. y Hutchinson G. E. 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *The American Naturalist* 93(869):117–125.
- MacArthur R. y Levins R. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 51(6):1207.
- Manly B. F. J. 1996. Are there Clumps in Body-Size Distributions? *Ecology* 77(1):81–86.
- Marquet P. A., Abades S. R., Keymer J. E. y Zeballos H. 2008. Discontinuities in body-size distributions: a view from the top. En: *Discontinuities in ecosystems and other complex systems*, Allen, C. R. y Holling, C. S. (Eds.), pp. 45–57, Columbia University Press, New York.
- Marquet P. A. y Cofré H. 1999. Large temporal and spatial scales in the structure of mammalian assemblages in South America: a macroecological approach. *Oikos* 85(2):299–309.
- Marquet P. A., Quiñones R. A., Abades S. R., Labra F. A., Tognelli M. F., Arim M. y Rivadeneira M. 2005. Scaling and power-laws in ecological systems. *Journal of Experimental Biology* 208(9):1749–1769.
- Marquet P. A. y Taper M. L. 1998. On size and area: patterns of mammalian body size extremes across landmasses. *Evolutionary Ecology* 12(2):127–139.
- Maurer B. A. 1999. *Untangling ecological complexity: the macroscopic perspective*, University of Chicago Press.
- McCann K., Rasmussen J. y Umbanhowar J. 2005. The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters* 8(5):513–523.
- McGill B. J. 2010. Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecology letters* 13(5):627–642.
- Meiri S. 2007. Size evolution in island lizards. *Global Ecology and Biogeography* 16(6):702–708.
- Meiri S., Simberloff D. y Dayan T. 2005. Insular carnivore biogeography: island area and mammalian optimal body size. *American Naturalist* 165(4):505–514.
- Morse D., Lawton J., Dodson M. y Williamson M. 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature* 314(6013):731–733.

- Mueller P. y Diamond J. 2001. Metabolic rate and environmental productivity: well-provisioned animals evolved to run and idle fast. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98(22):12550.
- Nespolo R. F., Arim M. y Bozinovic F. 2003. Body size as a latent variable in a structural equation model: thermal acclimation and energetics of the leaf-eared mouse. *Journal of experimental biology* 206(13):2145.
- Peters R. H. 1986. *The ecological implications of body size*, Cambridge Univ Press.
- Prim R. C. 1957. Shortest connection networks and some generalizations. *Bell system technical journal* 36(6):1389–1401.
- Raffaelli D., Hall S., Emes C. y Manly B. 2000. Constraints on body size distributions: an experimental approach using a small-scale system. *Oecologia* 122(3):389–398.
- Ricklefs R. E. y Schluter D. 1993. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*.
- Ritchie M. E. 2009. *Scale, Heterogeneity, and the Structure and Diversity of Ecological Communities*, Princeton University Press.
- Ritchie M. E. y Olff H. 1999. Spatial scaling laws yield a synthetic theory of biodiversity. *Nature* 400(6744):557–560.
- Rosindell J., Hubbell S. P. y Etienne R. S. 2011. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in ecology & evolution*.
- Scheffer M. y van Nes E. H. 2006. Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(16):6230–6235.
- Sendzimir J. P. 2008. Patterns of Landscape Structure, Discontinuity, Mammal Phylogeny, and Body Size. En: *Discontinuities in ecosystems and other complex systems*, Allen, C. R. y Holling, C. S. (Eds.), pp. 61–81, Columbia University Press, New York.
- Sherwood G. D., Kovacs J., Hontela A. y Rasmussen J. B. 2002. Simplified food webs lead to energetic bottlenecks in polluted lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59(1):1–5.
- Siemann E. y Brown J. H. 1999. Gaps in mammalian Body-Size distributions reexamined. *Ecology* 80(8):2788–2792.
- Simberloff D. 2004. Community ecology: is it time to move on? *American Naturalist*:787–799.
- Skillen J. J. y Maurer B. A. 2008. The ecological significance of discontinuities in body-mass distributions. En: *Discontinuities in ecosystems and other complex systems*, Allen, C. R. y Holling, C. S. (Eds.), pp. 193–218, Columbia University Press, New York.
- Szabó P. y Meszéna G. 2006. Spatial Ecological Hierarchies: Coexistence on Heterogeneous Landscapes via Scale Niche Diversification. *Ecosystems* 9(6):1009–1016.
- Team R. D. C. 2011. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Travis J. M. J., Murrell D. J. y Dytham C. 1999. The evolution of density-dependent dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266(1431):1837–1842.
- Turner M. G. 1989. Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20(1):171–197.
- Turner M. G., Gardner R. H. y O'Neill R. V. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*, Springer Verlag.
- Urban D. y Keitt T. 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology* 82(5):1205–1218.

- Van Valen L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary theory* 1(1):1–30.
- Verhoef H. A. y Morin P. J. 2010. *Community ecology*, Oxford, UK: Oxford University Press.
- Vuilleumier S., Wilcox C., Cairns B. J. y Possingham H. P. 2007. How patch configuration affects the impact of disturbances on metapopulation persistence. *Theoretical population biology* 72(1):77–85.
- West G. B., Brown J. H. y Enquist B. J. 2001. A general model for ontogenetic growth. *Nature* 413(6856):628–631.

## Anexo

1.- <a href="#">Acrónimos</a>	1
2.- <a href="#">Breve Glosario</a>	1
3.- <a href="#">Comparación entre ecuación de Hill modificada y <math>W(M)</math> (h crítico)</a>	2
4.- <a href="#">Regresiones <math>\log(N)</math> vs. <math>\log(M)</math></a>	5
5.- <a href="#">Convergencia de simulaciones</a>	6

### 1.- Acrónimos

ARM: Árbol Recubridor Mínimo, conocido en inglés como Minimum Spanning Tree (MSP).

IBM: Modelos Basados en Individuos (Individual Based Models).

HDT: Hipótesis de Discontinuidad de Texturas (Holling, 1992).

### 2.- Breve Glosario

**Adyacencia:** dos *vértices* de un *grafo* son *adyacentes* si existe una *arista* que los conecta.

**Árbol:** consiste de un *grafo conexo* que no contiene *ciclos*. Usualmente los *árboles* son obtenidos a partir de *grafos* normales, siendo subconjuntos de los originales.

**Árbol recubridor mínimo:** dado el conjunto de todos los *árboles* que se pueden obtener a partir de un *grafo ponderado*, el *árbol recubridor mínimo* es aquel cuya suma total de los *pesos* de las *aristas* sea el mínimo posible. La obtención de el *árbol recubridor mínimo* de un *grafo* es un problema clásico de ingeniería y consta de varios algoritmos eficientes para su obtención (Prim, 1957).

**Arista:** conexión entre dos *vértices* de un *grafo*. Puede representar objetos físicos, tales como cables de electricidad, fibra óptica o carreteras, o vínculos abstractos, como relaciones interpersonales o interacciones interespecíficas. Cuando dos *vértices* comparten una *arista*, se dice que son *adyacentes*.

**Camino:** ver *trayectoria*.

**Ciclo:** *trayectoria* que empieza y termina en el mismo *vértice*.

**Componente de un grafo:** es un subconjunto de los *vértices* de un *grafo* tal que por sí mismo conforma un *grafo conexo*.

**Grafo:** representación abstracta de un conjunto de objetos (*vértices*) en la que pueden existir

conexiones (*aristas*) entre pares de objetos. Algunos sistemas típicamente representados como grafos son la internet, redes tróficas, ciudades interconectadas a través de rutas y personas asociadas por relaciones de variada naturaleza. A los efectos de esta tesis, se considera que estas conexiones son siempre bidireccionales y nunca conectan a un objeto consigo mismo.

**Grafo completo:** *grafo* en el que todo *vértice* es *adyacente* a todos los demás. Se trata de un *grafo conexo* por definición.

**Grafo conexo:** es un *grafo* tal que para cualquier par de *vértices* existe al menos una *trayectoria* capaz de conectarlos.

**Grafo ponderado:** ver *peso*.

**Modelos Basados en Individuos (o Agentes), IBM:** son una clase de modelos computacionales creados para simular las acciones e interacciones de agentes autónomos ("individuos"), con perspectivas de determinar los efectos sobre el sistema en su conjunto. Los objetivos de este tipo de métodos generalmente son la reproducción de fenómenos complejos emergentes a macroescala, surgidos de la naturaleza de los procesos que ocurren a escalas menores. Dichos procesos usualmente involucran simples reglas de comportamiento y un acotado componente aleatorio.

**Nodo:** ver *vértice*.

**Trayectoria (camino):** secuencia de *vértices* de un *grafo* tal que cada par de *vértices* consecutivos existe una *arista* que los conecta.

**Peso:** en un *grafo ponderado*, cada *arista* tiene un valor numérico asignado, asociado generalmente a distancias geográficas, resistencias o conductancias.

**Vértice (nodo):** es uno de los elementos que componen un *grafo*, el cual suele representar objetos físicos, tales como parches, ciudades o computadoras. En un *grafo* los *vértices* pueden estar conectados entre sí a través de *aristas*.

### **3.- Comparación entre ecuación de Hill modificada y $W(M)$ ( $h$ crítico)**

En la evaluación de paisajes artificiales se utilizó la siguiente ecuación de Hill modificada para hacer ajustes de regresión:

$$y' = (y_{\text{máx}} - y_{\text{mín}}) \cdot \frac{x^h}{k^h + x^h} + y_{\text{mín}} \quad \text{Ec. A1}$$

En el interés de comparar la velocidad con que crece esta función en relación a la función  $W$ , debe considerarse que ambas están definidas en dominios diferentes. Mientras que  $y'$  está definida en la movilidad de los individuos  $D$  (sustituir  $x$  por  $D$  en la **Ec. A1**),  $W$  es función del tamaño corporal. Utilizando las **Ecuaciones 3 y 4** se puede obtener una expresión de  $W(D)$ :

$$\left. \begin{array}{l} D = D_0 \cdot M_D^{D_e} \\ W(M_D) = W_0 \cdot M_D^{W_e} \end{array} \right\} \Rightarrow M_D = (D/D_0)^{1/D_e} \quad \wedge \quad W(D) = W_0 \cdot (D/D_0)^{W_e/D_e} \quad \text{Ec. A2}$$

$$\Leftrightarrow W(D) = (W_0/D_0^{W_e/D_e}) \cdot D^{W_e/D_e} \quad \Rightarrow \quad W \propto D^{W_e/D_e}$$

Por lo tanto, en escala log-log la pendiente de  $W(D)$  será  $W_e/D_e$ . Este valor debe ser comparado con la pendiente máxima de la función de Hill modificada en escala log-log. Para esto se debe encontrar el máximo de la derivada segunda de dicha función (y en dicha escala), ya que la mayor pendiente se encuentra en el punto de inflexión (ver **Figuras 12 y 14** del texto principal). Por lo tanto, se debe analizar la expresión:

$$\frac{d^2 \log(y')}{d^2 \log(x)} = \frac{d^2 \log\left((y_{\text{máx}} - y_{\text{mín}}) \cdot \frac{x^h}{k^h + x^h} + y_{\text{mín}}\right)}{d^2 \log(x)} \quad \text{Ec. A3}$$

Para ejecutar este cálculo se hace la sustitución  $z = \log(x) \Leftrightarrow x = e^z$ , y por lo tanto:

$$\frac{d^2 \log(y')}{d^2 \log(x)} = \frac{d^2 \log\left((y_{\text{máx}} - y_{\text{mín}}) \cdot \frac{e^{z \cdot h}}{k^h + e^{z \cdot h}} + y_{\text{mín}}\right)}{d^2 z} \quad \text{Ec. A4}$$

Para simplificar la lectura se hace la equivalencia  $\Delta y = y_{\text{máx}} - y_{\text{mín}}$  de aquí en más. Continuando con los cálculos, es necesario primero conocer la derivada primera:

$$\frac{d \log(y')}{d \log(x)} = \frac{h \cdot \Delta y \cdot \left( \frac{e^{h \cdot z}}{e^{h \cdot z} + k^h} - \frac{e^{2 \cdot h \cdot z}}{(e^{h \cdot z} + k^h)^2} \right)}{y_{\text{mín}} + \Delta y \cdot \frac{e^{h \cdot z}}{e^{h \cdot z} + k^h}} \quad \text{Ec. A5}$$

Este valor es el que en último término es comparado con el cociente  $W_e/D_e$  (ver más abajo). Para encontrar el punto de inflexión se debe hacer una nueva diferenciación, obteniendo:

$$\frac{d^2 \log(y')}{d^2 \log(x)} = \frac{h^2 \cdot \Delta y \cdot \left( \frac{2 \cdot e^{3 \cdot h \cdot z}}{(e^{h \cdot z} + k^h)^3} - \frac{3 \cdot e^{2 \cdot h \cdot z}}{(e^{h \cdot z} + k^h)^2} + \frac{e^{h \cdot z}}{e^{h \cdot z} + k^h} \right)}{y_{\min} + \Delta y \cdot \frac{e^{h \cdot z}}{e^{h \cdot z} + k^h}} - \frac{\left( \frac{h \cdot \Delta y \cdot e^{h \cdot z}}{e^{h \cdot z} + k^h} - \frac{h \cdot \Delta y \cdot e^{2 \cdot h \cdot z}}{(e^{h \cdot z} + k^h)^2} \right)^2}{\left( y_{\min} + \Delta y \cdot \frac{e^{h \cdot z}}{e^{h \cdot z} + k^h} \right)^2} \quad \text{Ec. A6}$$

Igualando esta expresión a cero, se llega a las siguientes soluciones:

$$z_1 = \frac{\log(-k^h \sqrt{y_{\min}/\Delta y})}{h}; \quad z_2 = \frac{\log(k^h \sqrt{y_{\min}/\Delta y})}{h}; \quad e^{h \cdot z_3} = 0 \quad \text{Ec. A7}$$

De estos valores, sólo  $z_2$  es posible, debido a que  $k > 0$ , y por lo tanto  $z_1$  implica el logaritmo de un número negativo, y que la tercer igualdad tampoco es posible por razones similares. Sustituyendo  $z$  por  $z_2$  en la **Ecuación A5**, se obtiene la máxima pendiente de la ecuación de Hill modificada, en log-log:

$$\max \left( \frac{d \log(y')}{d \log(x)} \right) = \frac{h \cdot (y_{\max} - y_{\min}) \sqrt{y_{\min}/y_{\max}}}{(y_{\max} + y_{\min}) \cdot \sqrt{y_{\min}/y_{\max}} + 2 \cdot y_{\min}} \quad \text{Ec. A8}$$

Nótese que esta expresión sólo depende de  $y_{\min}$ ,  $y_{\max}$  y  $h$ . Para establecer una comparación entre ajustes de  $o(M)$  se puede utilizar simplemente el valor de  $h$  obtenido en las regresiones, ya que en todos los casos analizados  $y_{\min} = 1/P$  e  $y_{\max} = 1$  (con un  $P$  constante). Esto contrasta con las comparaciones entre pendientes máximas de la función de Hill normal en las que están involucrados tanto  $h$  como  $k$ . En el caso particular de comparar  $W$  contra  $y'$  es fácil encontrar el  $h$  necesario para que la pendiente máxima equivalga a  $W_e/D_e$  en log-log. En particular, si  $W_e = 0.75$ ,  $D_e = 0.25$ ,  $y_{\min} = 1/200 = 0.005$  e  $y_{\max} = 1$  entonces  $W_e/D_e = 3$  y:

$$3 = \max \left( \frac{d \log(y')}{d \log(x)} \right) = \frac{h \cdot 0.995 \sqrt{0.005}}{(1.005) \cdot \sqrt{0.005} + 2 \cdot 0.005} \quad \text{Ec. A9}$$

$$\Leftrightarrow h = \frac{3 \cdot ((1.005) \cdot \sqrt{0.005} + 2 \cdot 0.005)}{0.995 \sqrt{0.005}} = 3.456547$$

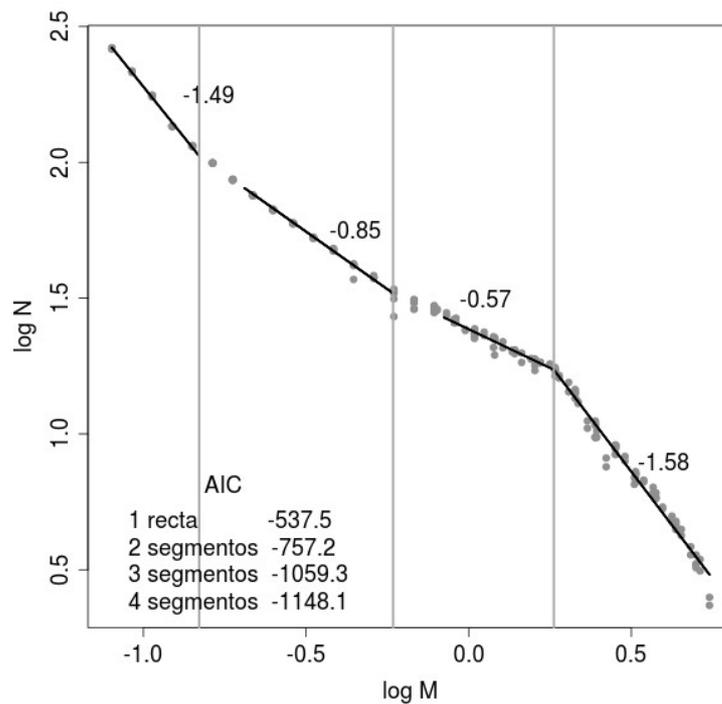
De esta forma, para curvas  $o(M)$  cuyo ajuste a la función de Hill modificada muestren un  $h > 3.46$ , se puede concluir que existe el potencial de generar una discontinuidad en la función de balance energético de los individuos. Esta afirmación es cierta ya que es posible la existencia de una región en la que el  $W$  es mayor que el  $o(M)$  (balance negativo), rodeada de regiones en que  $o(M)$  es mayor que  $W$ , totalizando tres puntos de corte entre ambas curvas

(Fig. 14, curva continua). En caso de tener un  $h$  menor al indicado, sólo existe potencial para un único corte entre las curvas de  $o(M)$  y  $W$  (Fig. 14, curva cortada).

Todos los cálculos realizados aquí fueron asistidos por el programa informático libre *wxMaxima*, versión 11.04.0 (© 2004-2010 Andrej Vodopivec).

#### **4.- Regresiones $\log(N)$ vs. $\log(M)$**

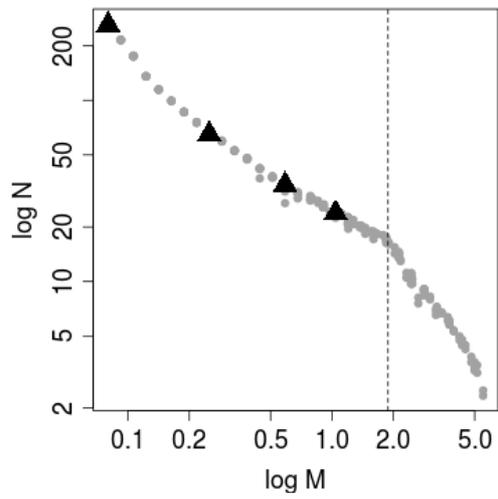
Las regresiones entre  $\log(N)$  y  $\log(M)$  mostradas en la tesis destacan el cambio de régimen delimitado por  $M_{crít}$  (Fig. 24a). Un análisis más detallado de regresión múltiple muestra que el modelo más parsimonioso (valor de AIC significativamente menor) comprende cuatro segmentos diferentes (Fig. A1). Las pendientes obtenidas sugieren la ocurrencia de regímenes similares a distintas escalas de percepción, repitiendo el patrón regularmente. Esta suposición es reforzada por la naturaleza del paisaje, pero debería ser explorada con mayor profundidad para obtener resultados concluyentes.



**Figura A1:** Regresión segmentada extendida. Se muestra la regresión segmentada con menor puntaje de AIC para todo el rango de tamaños corporales simulados. Se incluyen además los valores de AIC para otras regresiones realizadas y las pendientes de los cuatro segmentos obtenidos. Las líneas grises verticales indican los puntos de corte hallados por la regresión de cuatro segmentos.

## 5.- Convergencia de simulaciones

Parte importante de las conclusiones de la tesis nacen de la afirmación de que los escenarios I y II (**Fig. 24a,c**) muestran simplemente dos etapas diferentes del proceso de colonización del paisaje por parte de las poblaciones de agentes. Como respaldo a esta idea, se corrieron cuatro simulaciones para tamaños corporales menores a  $M_{crít}$  ( $M=0.08, 0.2503255, 0.5889339, 1.0417755$ ), extendiendo el número de iteraciones de forma tal que las poblaciones de agentes cubrieran todo el paisaje. Como se puede ver en la **Figura A2**, los resultados de estas simulaciones convergen perfectamente con los resultados obtenidos en el escenario II. El número final de iteraciones para cada caso fue de: 31958, 17429, 47782 y 18017.



**Figura A2:** Simulaciones extendidas. Para cuatro valores de tamaño corporal ( $M=0.08, 0.25, 0.59, 1.04$ ; triángulos negros) inferiores al valor crítico (línea punteada vertical) se extendieron las simulaciones obtenidas en el escenario II (**Figura 24c**). Los puntos grises representan las abundancias poblacionales obtenidas bajo el escenario I (**Figura 24a**).