

Parecido no es lo mismo: Coexistencia,
Disponibilidad de Hábitat y Restauración
subóptima

Felipe Maresca Urioste
Orientador: Matías Arim
Centro Universitario Regional Este
Universidad de la República
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)

Junio 2023



1. Resumen

En el contexto de la crisis de biodiversidad, las propuestas de intervención para la restauración del hábitat han ganado fuerza, al punto que las Naciones Unidas ha declarado ésta como la “década de la restauración de ecosistemas”. Particularmente, las propuestas de devolver parches degradados a estados anteriores o la adición de parches artificiales han ganado terreno en décadas recientes. La Teoría Moderna de Coexistencia identifica dos conjuntos de mecanismos que hacen viable la coexistencia entre especies, aquellos que reducen las diferencias entre sus desempeños en un ambiente dado, llamados mecanismos *igualadores*, y aquellos que aumentan el impacto intraespecífico en relación al interespecífico que tienen las poblaciones sobre su propia tasa de crecimiento per cápita, llamados mecanismos *estabilizadores*. La naturaleza compleja del “enmarañado ribazo” que da forma a los hábitats naturales hacen que las intervenciones de restauración difícilmente imiten las condiciones de éstos de manera precisa. En consecuencia, no todas las especies se benefician por igual de este nuevo hábitat, fomentando una diferencia en el desempeño de las especies a nivel del paisaje que podría impactar negativamente en la biodiversidad al afectar los mecanismos igualadores que habilitan la coexistencia. De hecho, y en un contexto donde es muy probable que exista un sesgo en el reportaje de los resultados de estas intervenciones, existen reportes de intervenciones de esta naturaleza con resultados distintos a los esperados. No obstante, los mecanismos involucrados en esta clase de escenarios han sido poco considerados, y la restauración ecológica ha sido un campo poco explorado por la ecología teórica. Mediante el uso de modelos metacomunitarios de lotería y modelos de metapoblaciones con competencia, esta tesis explora la relación entre el grado de similitud de los parches nuevos y nativos y su efecto en la diversidad de la metacomunidad. Como se esperaba, la introducción de parches nuevos puede aumentar la biodiversidad de la metacomunidad. Sin embargo, si los hábitats nuevos benefician desproporcionadamente a algunas especies, los mecanismos igualadores que permiten la coexistencia se erosionan, degradando la diversidad local y regional. Las con-

clusiones de esta tesis advierten sobre posibles consecuencias no deseadas de las intervenciones de restauración basadas en la comprensión de los mecanismos ecológicos y propone un conjunto de sugerencias para evitarlas, avanzando así en el dialogo necesario e insuficiente entre ecología teórica y aplicada.

2. Introducción

La destrucción de hábitat es considerada como uno de los principales forzantes de la pérdida de biodiversidad (Millenium Ecosystem Assesment 2005; FAO 2019). Tanto la pérdida de hábitat en sí como su fragmentación han sido ampliamente identificados como causantes de problemas ya sea a nivel individual (Hanski 1994), poblacional (Hanski 1997; Gyllenberg & Hanski 1997; Battisti et al., 2003) o comunitario (Nees & May 1992; Moilanen & Hanski 1995; Bascompte & Solé, 1998; Klausmeier 2001). La restauración de hábitats previamente destruidos ya había sido propuesta como una posible mitigación de este forzante de la crisis de biodiversidad, y ha ganado fuerza en décadas recientes (Abrams 2018; Dobson 1997) e incluso las Naciones Unidas han declarado esta década como la “década de la restauración de ecosistemas”. A pesar de esto, sigue existiendo una brecha entre la comprensión de los mecanismos que conectan el paisaje, su restauración y los patrones de diversidad asociados (Laurence et al., 2012; Cooke et al., 2020; Durant et al., 2019; Kadykalo et al., 2021). La mayoría de los artículos publicados al respecto tratan sobre propuestas de implementación, pero no sobre la evaluación de su desempeño (Godet, 2018). Sumado a esto, es probable que los reportes de desempeño disponibles presenten un sesgo hacia casos donde el efecto de la implementación fue positivo (Godet, 2018). En este contexto, el potencial de la ecología teórica como medio para avanzar en el desarrollo mecanicista de estrategias de implementación ha sido subutilizado (Perring et al., 2015; Torok & Helm, 2017; Gawecka & Bascompte 2021). De la misma manera, la restauración provee un escenario ideal, aunque también subutilizado, para poner a prueba las teorías ecológicas, habiendo sido denominada como “su prueba de fuego” (Young et al., 2005; Torok & Helm 2017). Subsanan esta brecha es de una importancia fundamental para que las medidas de restauración sean correctamente diseñadas y evaluadas.

Ya sea que las medidas estén pensadas con foco en una población en particular, en mantener la diversidad de un paisaje o en conservar alguna propiedad ecosistémica, para que una intervención sea exitosa debe de lograr mantener una

o varias especies con poblaciones viables a lo largo del tiempo. Que las especies puedan mantener poblaciones viables a través del tiempo requiere necesariamente que no sean desplazadas por parte de otras especies, por lo que el éxito o fracaso de una medida de restauración está intrínsecamente relacionado con el fenómeno de la coexistencia y su comprensión. El fenómeno de la coexistencia ha despertado el interés de los ecólogos prácticamente desde el nacimiento de la disciplina (Darwin, 1859; Gause, 1934; Hutchinson, 1959). Tempranamente se identificó que la coexistencia estaba relacionada con el uso diferencial de los recursos por parte de las especies y las condiciones que permiten su viabilidad, surgiendo así el concepto de nicho (Gause, 1934; Hutchinson, 1959). Experimentos de laboratorio o de sistemas modelo pequeños indican que la coexistencia entre especies de un mismo gremio es difícil de mantener (Gause, 1934; Hardin, 1960; Hutchinson, 1961; Roughgarden, 1989), sin embargo en la naturaleza muchas especies similares se encuentran coexistiendo durante largos periodos de tiempo y en un mismo lugar (MacArthur, 1958; Hutchinson, 1959, 1961; Grubb, 1977; Roughgarden, 1989; Hubbell, 2001). La Teoría Moderna de Coexistencia, también referida como teoría de coexistencia de Chesson por su impulsor Peter Chesson, es un marco teórico y conceptual cuya finalidad es explicar, de manera fenomenológica, el balance de distintos mecanismos que promueven la coexistencia de especies en un mismo nivel trófico o gremio (Chesson, 2018, 2020; Barabás, 2018).

2.1. La Teoría Moderna de Coexistencia

La coexistencia estable entre 2 especies es definida como la capacidad de ambas de recuperarse, en presencia de la otra, si una perturbación las conduce a bajas densidades; criterio denominado criterio de invasibilidad (Chesson, 1982, 2008, 2018, 2020; Chesson & Ellner, 1989; Ellner, Kang & Chesson, 2010). La recuperación depende de la tasa de crecimiento per cápita de una especie cuando su densidad es llevada a 0 y la densidad de la otra especie es estable. Esta tasa de recuperación puede partitionarse en dos componentes a partir de las derivaciones

mecanicistas del modelo de Lotka-Volterra desarrollada por Robert Macarthur (1970), que toma la forma:

$$\bar{r}_i = \frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt} = b_i \left(\frac{\mu_i}{b_i} - \frac{\mu_s}{b_s} \right) + b_i (1 - \rho) \frac{\mu_s}{b_s} \quad (1)$$

donde la tasa de crecimiento per cápita de la especie invasora (\bar{r}_i) es función de μ_i y μ_s , que son las tasas de crecimiento per cápita promedio en ausencia de la limitación por recursos de la especie invasora y residente respectivamente; de b_i y b_s , parámetros que representan la tasa de decaimiento de las tasas de crecimiento per cápita (μ_s) con la caída en abundancia de recursos, para la especie invasora y residente; y de ρ , que es una medida de superposición en el uso de los recursos. El cociente $\frac{\mu}{b}$ es la adecuación promedio de la especie en el ambiente, y suele ser expresada como κ (Chesson 2000b). Entonces es posible reescribir la ecuación (1) como:

$$\bar{r}_i = \frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt} = b_i (\kappa_i - \kappa_s) + b_i (1 - \rho) \kappa_s \quad (2)$$

El primer término de la ecuación corresponde a la diferencia en la adecuación de las especies al ambiente y el segundo es un término estabilizador que compensa las diferencias entre dichas adecuaciones (siempre y cuando $\rho < 1$). Para que exista coexistencia estable entre dos especies (\bar{r}_i positivo para todo i), es necesario que el segundo término sea mayor en magnitud al primer término, y así ambas especies tendrán tasas de crecimiento positivas si son invasoras (si se invierte cual es s y cual es i), cumpliendo el criterio de invasibilidad.

De esta conceptualización emerge que los mecanismos que permiten la coexistencia pueden ser de dos clases: *igualadores* si reducen la diferencia entre las adecuaciones de las especies (reducen el primer término de la ecuación (2)) o *estabilizadores* si reducen el valor del solapamiento de nicho (ρ), o sea aumentan el valor del segundo término de la ecuación (2). Los mecanismos estabilizadores surgen del compromiso en el uso de los recursos (Chesson 2000b). La suposición detrás de este modelo de coexistencia es que ser bueno explotando ciertos

recursos conlleva ser, relativamente, peor explotando otros (Chesson 2000b). Cada especie tiene circuitos de retroalimentación denso-dependientes con sus recursos limitantes, que impactan en su propia tasa de crecimiento per cápita así como en la tasa de crecimiento per cápita de la especie competidora; pero un solapamiento limitado en el uso de los recursos y los compromisos en la explotación de dichos recursos lleva a que la limitación intraespecífica sea mayor a la interespecífica. En el caso contrario, un solapamiento total de los nichos conlleva que la limitación intra específica es igual a la inter específica, en un escenario de equivalencia ecológica entre las especies. Es en esta concentración intraespecífica de los efectos del crecimiento poblacional donde radica la estabilización, y por ende, la coexistencia estable. Los distintos mecanismos igualadores pueden reducir el primer término de la ecuación (2), haciendo que la coexistencia estable pueda surgir con mayor facilidad (siendo necesaria una menor magnitud de los mecanismos estabilizadores). Sin embargo, cabe notar que los mecanismos igualadores son incapaces de dar lugar a la coexistencia estable por si solos, pudiendo como mucho retrasar la exclusión competitiva o dar lugar a una coexistencia inestable (ver Chesson, 2000b, Hubbell, 2001).

La sobreposición de nicho y la razón entre las adecuaciones de las especies también puede obtenerse directamente de las ecuaciones del modelo Lotka-Volterra, a partir de la razón de limitación relativa entre las especies i y j , donde la limitación relativa de la especie i por la j , o sea cuanto limita la especie j a la i en relación a cuanto se limita a si misma, (Chesson, 2012, 2020) es:

$$\gamma_{ij} = \frac{\alpha_{ij}}{\alpha_{jj}} \quad (3)$$

Siendo α_{ij} el coeficiente de competencia que ejerce la especie j sobre la i del modelo de Lotka-Volterra. A partir de la razón de limitación relativa podemos obtener los valores (ver Chesson, 2012, 2020):

$$\rho = \sqrt{\gamma_{ij}\gamma_{ji}} \quad (4)$$

$$\frac{\kappa_j}{\kappa_i} = \sqrt{\frac{\gamma_{ij}}{\gamma_{ji}}} \quad (5)$$

Para cumplir la condición de coexistencia dada en la ecuación (2), así como la condición de coexistencia del modelo de competencia de Lotka-Volterra $\alpha_{jj} > \alpha_{ji}$ y $\alpha_{ii} > \alpha_{ij}$, se debe cumplir la desigualdad:

$$\rho < \frac{\kappa_j}{\kappa_i} < \frac{1}{\rho} \quad (6)$$

Esta forma de expresar mediante una sencilla desigualdad las condiciones que permiten la coexistencia estable deja ver el balance necesario entre cuánto se parecen las especies en sus desempeños en un ambiente dado, con cómo se diferencian en los circuitos de retroalimentación en las tasas de crecimiento per cápita respecto a su uso de los recursos. Esta desigualdad genera un espacio de parámetros que delimita la región de coexistencia estable (Figura 1).

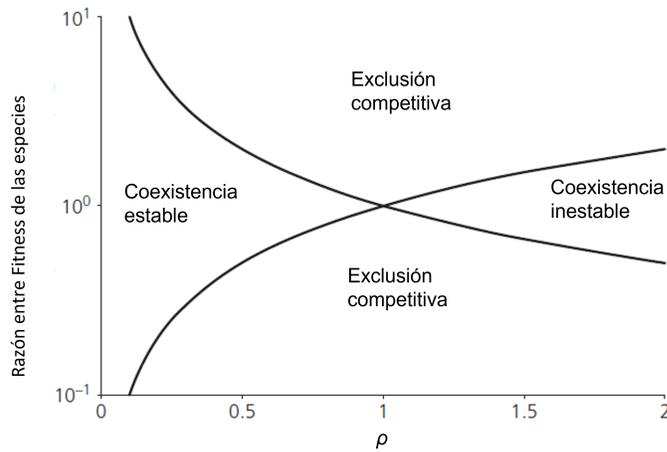


Figura 1: Representación esquemática de la desigualdad (5) y los resultados de la interacción entre las especies. Adaptado a partir de Chesson, 2020

2.2. Metapoblaciones y coexistencia de especies

Una metapoblación es un conjunto de poblaciones espacialmente dispersas que están vinculadas entre sí mediante el flujo de individuos entre ellas (Hanski & Gilpin, 1991). Los primeros modelos de metapoblaciones exploraban como el número de parches ocupados por una especie en un ensamble de parches habitables estaba dado por el equilibrio entre los procesos de extinción y colonización (Levins, 1969, 1970). La conceptualización dinámica de las poblaciones con procesos de colonización y extinción era previa a los modelos de Levins, estando muy presente en la teoría de biogeografía de islas presentada pocos años antes por Robert MacArthur y Edward Osborne Wilson (1967)(ver Hanski & Gilpin 1991 para una revisión sobre los antecedentes al modelo de Levins) . Sin embargo, el modelo de Levins presentó una formalización matemática robusta y maleable. En este modelo de Levins se describe la dinámica de la fracción de parches ocupados por una especie en un número infinito de parches tal que:

$$\frac{dP}{dt} = cP(1 - P) - eP \quad (7)$$

Donde P es la fracción de parches ocupados, c la tasa de colonización, y e la tasa de extinción. Igualando el lado izquierdo de la ecuación a 0 obtenemos la fracción de parches ocupados en equilibrio:

$$\hat{P} = 1 - \frac{e}{c} \quad (8)$$

Desde entonces los modelos de metapoblaciones han sido extendidos para incorporar mecanismos ecológicos como el efecto rescate (Brown & Kodric-Brown, 1977, Hanski, 1985), las dinámicas de fuente sumidero (Holt, 1985) o la lluvia de propágulos (Gotelli, 1991). Asimismo, se ha avanzado en la modelación de sistemas espacialmente explícitos y con un número finito de parches (Hanski & Ovaskainen, 2000). También se han usado los modelos de metapoblaciones para analizar la sensibilidad de las poblaciones a la fragmentación y pérdida de hábitat (Hanski & Ovaskainen, 2000), siendo hoy estos modelos y el mar-

co conceptual de la teoría de metapoblaciones una herramienta clave el desarrollo de estrategias de conservación (Hanski & Thomas, 1994; Bulman et al., 2007; Gawecka & Bascompte, 2021; Moor et al., 2022). El modelo de Levins también ha permitido el análisis de sistemas multiespecíficos con interacciones como predador-presa (Bascompte & Solé, 1998), competidores (Nee & May, 1992; Tilman, 1994), interacciones mutualistas (Fortuna & Bascompte, 2006), o coexistencia por el compromiso entre colonización y competencia (Amarasekare & Nisbet, 2001). Extender el concepto de metapoblación a más de una especie, o sea a una comunidad de metapoblaciones, da origen al concepto de metacomunidad (Wilson, 1992, Leibold & Miller, 2004). El cambio de foco de metapoblaciones a metacomunidades no consiste solo en una complejización matemática de los modelos para incluir múltiples variables. También conlleva un cambio en la pregunta central a ser respondida, pasando de ser la persistencia de una población en un conjunto de parches a ser los factores que regulan y permiten coexistencia de múltiples especies en un sistema de parches múltiples (Leibold & Miller, 2004, Leibold et al., 2004).

La teoría de metacomunidades es hoy central para el marco teórico de la ecología. Distintos mecanismos han sido propuestos como responsables de los patrones observados empíricamente en metacomunidades, pero básicamente todos pueden reducirse a distintos balances entre los procesos fundamentales, análogos a los de la genética de poblaciones, de deriva, especiación, migración y selección (Vellend, 2010, 2016). Particular atención merecen las propuestas que prescinden del papel de la selección en el ensamblaje de las comunidades, llamados modelos neutrales (Hubbell, 2001). Bajo el supuesto de que las especies son ecológicamente equivalentes, la Teoría Neutral propone que la diversidad de especies observadas en una comunidad local responde únicamente a procesos estocásticos de muertes, nacimientos y migración, independientes de los rasgos de las especies, y que la coexistencia entre estas especies es inestable en ausencia de migración, ya que los procesos de deriva, en comunidades aisladas, necesariamente llevan a estados absorbentes donde solo persiste una especie. Los tiempos necesarios para que el sistema llegue a alguno de estos estados ab-

sorbentes serían tan largos que nunca suceden debido al surgimiento de nuevas especies por especiación y el rescate de las especies presentes por la migración. Los modelos neutrales han conseguido, después de mucha resistencia, ser aceptados como parte fundamental del marco teórico de la ecología de comunidades (Alonso et al., 2006; Rosindell et al., 2011; Vellend, 2016; Worm & Tittensor 2016, 2018). Esto es así no solo por el éxito que ha tenido la teoría neutral para explicar ciertos patrones presentes en la naturaleza (Rosindell, 2011), sino porque podemos pensar la neutralidad como parte de un continuo entre el ensamblaje por dinámica neutral y por selección (Alonso et al., 2006; Adler et al., 2007; Vellend, 2016; Worm & Tittensor 2016,2018) donde los modelos neutrales son simplemente el caso particular donde existe coexistencia en ausencia de mecanismos estabilizadores, dado que existe equivalencia ecológica (Adler et al., 2007).

Las medidas de restauración de hábitat reestablecen o crean parches viables para las poblaciones a preservar, aumentando las capacidades de carga y previniendo la extinción al hacer que el número de parches no traspase cierto umbral mínimo. Sin embargo, es posible que los parches de hábitat añadidos tengan propiedades, sean estas físicas o biológicas, que los hagan mas favorables para ciertas especies de la metacomunidad que para otras. La incorporación de estos parches cambiaría la relación entre las adecuaciones de las especies en toda la metacomunidad al cambiar el balance en la fracción de hábitat que es favorable para las distintas especies. Esto significa un aumento de las diferencias de adecuación, y por lo tanto un cambio en los mecanismos igualadores del sistema que podrían no ser compensados por los mecanismos estabilizadores, poniendo en juego la coexistencia entre las especies presentes.

3. Hipótesis

En un paisaje dado, la coexistencia de especies implica una combinación de sobreposición de nicho y diferencias en la adecuación de las especies tal que satisfagan la inecuación (6). Las especies observadas en este paisaje cumplirían

con dicho criterio. La adecuación de las especies al hábitat disponible es dependiente de las condiciones ambientales del mismo, por lo tanto la adición de parches a un paisaje afecta la adecuación de las especies presentes en la medida de que ese paisaje tenga condiciones diferentes a los originales. Si estas condiciones diferentes a las originales cambia la adecuación de las especies de forma diferencial, beneficiando a unas por sobre otras, la incorporación de parches cambia la razón de adecuación entre las especies del sistema. Este cambio en los mecanismos igualadores compromete la capacidad de coexistir que tienen las especies. Mayores superposiciones de nicho de las especies presentes, lo que implica mecanismos estabilizadores menos potentes, hacen más probable que la incorporación de parches resulte en la exclusión de alguna de las especies presentes.

4. Predicciones

- Intervenciones que añadan hábitat manteniendo la razón de adecuación de los parches originales resultarán en un aumento del número total de especies en el sistema (diversidad γ).
- Intervenciones que afecten el cociente entre las adecuaciones conllevarán una pérdida de especies si este cambio no es compensado por mecanismos estabilizadores.
- El nivel de solapamiento de nicho que tengan las especies previa a la intervención determinará si la misma intervención tiene como resultado pérdida o ganancia de especies. Mayores solapamientos de nicho hacen que la intervención tenga más riesgo de conducir a una pérdida de especies.

5. Objetivos

- **Objetivo general:** Analizar el potencial impacto de las intervenciones de adición de hábitat a un paisaje y el papel de los mecanismos estabilizadores

e igualadores como determinantes de estos impactos.

■ **Objetivos específicos:**

- Representar los mecanismos mencionados en la hipótesis dentro de los modelos de metapoblaciones y de lotería.
- Identificar como las condiciones biológicas (sobreposición de nicho y las diferencias en los desempeños de las especies entre hábitat) modifican los resultados de este tipo de intervención.
- Generar recomendaciones utilizables en la implementación de medidas de manejo orientadas a la restauración y el preservación de ecosistemas.

6. Metodología

Para abordar los objetivos planteados, se desarrollaron dos modelos complementarios que se explicarán en profundidad en las siguientes subsecciones. El primero es un modelo de metapoblaciones de campo medio inspirado en el modelo de Levins (1969). Este modelo permite saber la fracción de parches ocupados por un pool de especies en competencia. Este modelo está basado en sistemas de ecuaciones en diferencia y es de naturaleza determinista. El segundo modelo desarrollado es un modelo de lotería basado en los trabajos fundacionales de Chesson (1981) y de Hubbell (2001). Estos modelos son más ricos en cuanto a sus resultados, permitiendo obtener de ellos abundancias de cada especie por sitio, y en el caso de este trabajo nos permite obtener varias métricas asociadas a la diversidad de las comunidades. Este modelo es probabilístico y desarrollado mediante algoritmos en el entorno de programación R (R core team, 2022). A continuación se desarrollarán ambos modelos en profundidad.

6.1. Modelo de metapoblaciones

En el modelo de metapoblaciones desarrollado, se analiza la fracción de parches ocupados por dos conjuntos de especies. Estas especies habitan parches

presentes en una fracción H_1 del paisaje, disponible para ambos conjuntos. En el resto del paisaje ninguna de las especies es viable sin una intervención de restauración que lo permita. La magnitud de esta intervención involucra una fracción H_2 del paisaje, en la cual se añade hábitat potencialmente habitable por ambas especies. El modelo de metapoblaciones está basado en el siguiente sistema de ecuaciones en diferencia:

$$\begin{cases} \Delta P_{11} = c(P_{11} + P_{12})(H_1 - P_{11} - \theta P_{21}) - eP_{11} \\ \Delta P_{12} = c(P_{12} + P_{11})(H_2 - P_{12} - \theta P_{22}) - eP_{12} \\ \Delta P_{21} = c(P_{21} + P_{22})(H_1 - P_{21} - \theta P_{11}) - eP_{21} \\ \Delta P_{22} = c(P_{22} + P_{21})(H_2 - P_{22} - \phi\theta P_{12}) - eP_{22} \end{cases} \quad (9)$$

Donde P_{ij} representa la fracción de parches ocupados por el conjunto i en el hábitat de tipo j . c y e representan las tasas de colonización y extinción respectivamente, mientras que el parámetro θ representa la interferencia por competencia entre especies. θ toma valores entre 0 y 1, donde 0 significa que no existe interferencia, y 1 que la interferencia es total (si uno de los conjuntos está presente, el otro no). $1-\theta$ representa así la probabilidad que tiene uno de los conjuntos de especies de colonizar un ambiente dado que el otro conjunto está presente en él. En este modelo ambas especies pueden potencialmente co-ocurrir en un mismo parche. El parámetro ϕ toma valores de entre 0 y 1, y representa la reducción en el coeficiente θ en el nuevo hábitat, o sea, la reducción de la presión de la competencia que ejercen las especies del conjunto 1 sobre las del conjunto 2 en los parches de hábitat añadidos. La disminución de la competencia del conjunto 1 sobre el 2 por el parámetro ϕ significa una disminución en el desempeño relativo de este conjunto de especies, ya que ϕ no afecta la competencia que ejerce el conjunto 2 sobre el 1. Esto significa que a menor ϕ , las especies del conjunto 1 interfieren menos con las del conjunto 2, pero la interferencia del conjunto 2 sobre el 1 se mantiene igual, lo que quiebra la condición de competencia simétrica que existe en el H_1 , o en H_2 si $\phi=1$. Asumiendo que la intención de la intervención es imitar al hábitat original, y por

ende que el nuevo hábitat mantenga los valores de los parámetros de interferencia entre las especies, de aquí en mas nos referiremos a ϕ como la *calidad de la intervención*, tal que el máximo valor de ϕ (1) es cuando la intervención imita perfectamente el hábitat original. Un valor de ϕ distinto de 1 significa que la relación de competencia entre los conjuntos de especies es distinto en el hábitat original (primeras 2 ecuaciones del sistema (9)), que en el nuevo (últimas dos ecuaciones del sistema(9)). Nótese que la suma de las P_{ij} indica la fracción de parches ocupados en todo el paisaje por cada especie. Los puntos de equilibrio fueron encontrados iterando el sistema de ecuaciones (9) hasta la convergencia de los valores con un margen de 1 e-5. Las fracciones de espacio ocupado por cada especie y tipo de ambiente fueron estimadas para un gradiente de tamaños relativos de la intervención (H_2). En todos los casos se partió con una fracción de paisaje H_1 igual al 50 % del paisaje ($H_1=0.5$). Se consideraron valores de H_2 desde 0 a 0.5 con intervalos de 0.01. A la hora de realizar las simulaciones se tomaron valores de las tasas de colonización y extinción que garantizaran la condición:

$$H_1 < \frac{c}{c - e} \quad (10)$$

O sea, un conjunto de tasas de colonización y extinción que garanticen la viabilidad de las metapoblaciones previa a la intervención. Una vez calculadas las aproximaciones de los puntos de equilibrio para cada combinación de los parámetros variables (H_2, θ y ϕ) se procedió a calcular un valor que represente el *impacto de la intervención*. Este valor es el log ratio de la fracción de parches ocupados en equilibrio por el conjunto de especies menos favorecidas (conjunto 1) una vez añadida una cantidad de H_2 , respecto a la fracción de parches que ocupaba previo a la intervención, o sea cuando H_2 es 0:

$$\text{Impacto de la intervención} = \log \frac{P_1}{P_1|H_2 = 0} \quad (11)$$

Para poder expresar los resultados en la terminología de la Teoría Moderna de Coexistencia, se calculó la superposición de nicho entre las especies de los dos

pooles en los parches originales, o sea previo a la intervención. Encontramos que la superposición de nicho previa a la intervención ϕ es equivalente al parámetro θ (la demostración de esto puede ser vista en el anexo I)

6.2. Modelo de coalescente y lotería

De manera complementaria al modelo anterior, se desarrolló un modelo de coalescente y lotería, multiespecífico y espacialmente explícito. Para este modelo se consideró la disposición espacial de los parches de un paisaje real, observado en un sistema charcos temporales en el Departamento de Rocha, Uruguay (Figura 2). Las simulaciones realizadas en este modelo constan de dos etapas diferenciadas, la etapa de coalescente y la etapa de lotería.



Figura 2: Charcos temporales en el departamento de Rocha, Uruguay utilizados como paisaje real sobre el cual simular la incorporación de parches de hábitat. En el panel de la izquierda la ubicación geográfica del sistema, así como un mapa con la ubicación espacial de cada charco. A la derecha, foto de uno de ellos.

La etapa de coalescente consiste en el llenado de las comunidades hasta llegar a su número de individuos J . Este número J está determinado por el área del parche (charco) acorde a escalamientos previamente reportados (Hanski et al.,

1996; Cunillera-Montcusí 2023):

$$J = 10 \cdot \text{Área}^{\frac{1}{2}} \quad (12)$$

Primero, un individuo es seleccionado al azar del pool regional, constituido por 200 especies con abundancias al azar siguiendo una distribución log normal. Luego, los siguientes $J - 1$ individuos son seleccionados a través de un muestreo desde un pool de reclutas, que incluye el reclutamiento del pool regional con una probabilidad m_{pool} , o de una comunidad vecina con una probabilidad $m_{metacomm}$, o desde la propia comunidad local con una probabilidad $1 - (m_{pool} + m_{metacomm})$. Los valores de m_{pool} fueron seleccionados, siguiendo trabajos previos, para que representen una conexión razonable con el pool regional (Worm & Tittensor 2016,2018, Borthagaray et al., 2023). Este valor es igual para todas las comunidades en cada simulación. Se realizaron simulaciones para tres valores distintos (0.01, 0.005 y 0.001) de este parámetro con el fin de evaluar el impacto del mismo en los resultados. Por otro lado, el valor de $m_{metacomm}$ es variable entre comunidades, pues es dependiente de la distancia euclidiana entre ellas (los centroides de los charcos reales) de acuerdo a la siguiente función:

$$M_{metacomm} = e^{-\frac{\log_{10} 0.5}{D50} M_{dist}} \quad (13)$$

Donde $M_{Metacomm}$ es la matriz de migraciones entre sitios, una matriz cuadrada de número de sitios por número de sitios y cada elemento ij representa la migración del sitio i al j . M_{dist} es la matriz de distancias euclidianas entre sitios, y el parámetro $D50$ es un parámetro que determina la distancia a la que la probabilidad de migración decae a la mitad. El parámetro $D50$ es igual para todas las especies y representa la capacidad de dispersión de las mismas, y es un parámetro que alimenta a la función y se elige de forma arbitraria. Se realizaron simulaciones para distintos valores de $D50$ para analizar el posible impacto de la migración entre parches sobre los resultados. Las columnas de la matriz $M_{Metacomm}$ más la migración desde el pool determinan las fuentes

de reclutamiento que tienen las comunidades. Estos parámetros de migración pueden estandarizarse de la forma:

$$M_{migraciones_{ij}} = \frac{M_{metacom_{ij}}}{m_{pool} + M_{metacom_{ij}}} \quad (14)$$

La suma de los elementos no diagonales de cada columna de $M_{migraciones}$ representa la probabilidad de reclutamiento de la metacomunidad y el pool, y los elementos diagonales el reclutamiento interno. El producto matricial de $M_{migraciones}$ y la matriz de abundancias de cada especie en cada sitio dan lugar a un pool de reclutas. Además, la selección de individuos desde este pool de reclutas es pesada de acuerdo a un filtro ambiental que representa la probabilidad de éxito $[0,1]$ de esa especie en ese sitio. Una vez completada la etapa de coalescente, comienza la etapa de lotería de la simulación. Para cada comunidad local, en cada iteración un 5% de los individuos son seleccionados utilizando una distribución multinomial y son removidos de la comunidad. Luego, el mismo número de individuos es repuesto tanto con individuos seleccionados desde el pool de reclutas construido de la misma forma que en la etapa coalescente y que se actualiza en cada iteración. Tanto la probabilidad de que los individuos sean removidos (muerte), como de que sean seleccionados para reponer a los removidos (nacimiento o migración) es dependiente del filtro ambiental de esa especie en ese sitio. El proceso de simulación previamente descrito fue utilizado para modelar la incorporación de hábitat nuevo a una metacomunidad usando como base la red de charcos temporales previamente mencionada (ver Fig 3).

En primer lugar, se realizaron simulaciones de este modelo con un filtro con un valor de 1 para todas las especies en todos los sitios para la red de parches reales. Los resultados de estas simulaciones fueron usados como línea de base con las cuales comparar el impacto de añadir parches. Una vez obtenidos estos resultados, se procedió a modelar la incorporación de hábitat. Para esto se añadió un número de parches, cada uno de estos al azar dentro del área demarcada por los valores máximos y mínimos de latitud y longitud del sistema. Una vez simulado este nuevo paisaje (Figura 3) se repitió el proceso de simulación

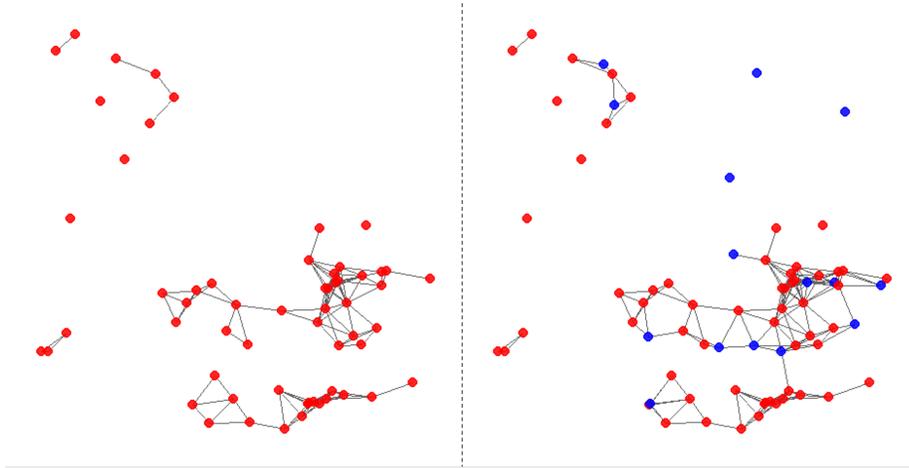


Figura 3: Ejemplo de las redes simuladas. A la izquierda la red construida a partir de los parches originales. A la derecha, una red simulada con las posiciones de los charcos originales (rojo) y los añadidos (azul). Los vértices entre nodos son ilustrativos y están construidos a partir de una distancia de percolación de 100 metros. Para que los resultados fuesen robustos a la aleatoriedad en la ubicación de los parches añadidos, se generaron 30 replicas para cada combinación de parámetros a analizar.

mencionado previamente, con la diferencia de que en los nuevos parches la mitad de las especies del pool regional tienen un valor de filtro asociado menor, o sea que son menos favorecidas en dicho ambiente, mientras que en los parches originales mantienen el valor de filtro de las simulaciones de base (1). La otra mitad de las especies del pool tiene el mismo valor para los parches originales y los añadidos (1). Este proceso fue repetido añadiendo 20, 40 y 60 nodos a la red. Los parches de hábitat incorporados tenían un área igual a la mediana de los originales. Se realizaron simulaciones para un gradiente de valores de filtro ambiental para la mitad menos favorecida de las especies yendo de 1 (el mismo valor que los parches originales) hasta 0.7. Para cada combinación de parámetros variables (migración desde el pool, migración interna, valor de filtro y número de parches añadidos) se realizaron 30 réplicas de la simulación para reducir el posible ruido asociado a la ubicación espacial de los parches añadidos así como la variabilidad asociada a la estocasticidad inherente al modelo. En cada una

de las simulaciones se realizaron 50000 iteraciones en la etapa de lotería. Un esquema conceptual del proceso descrito previamente puede verse en la figura 4.

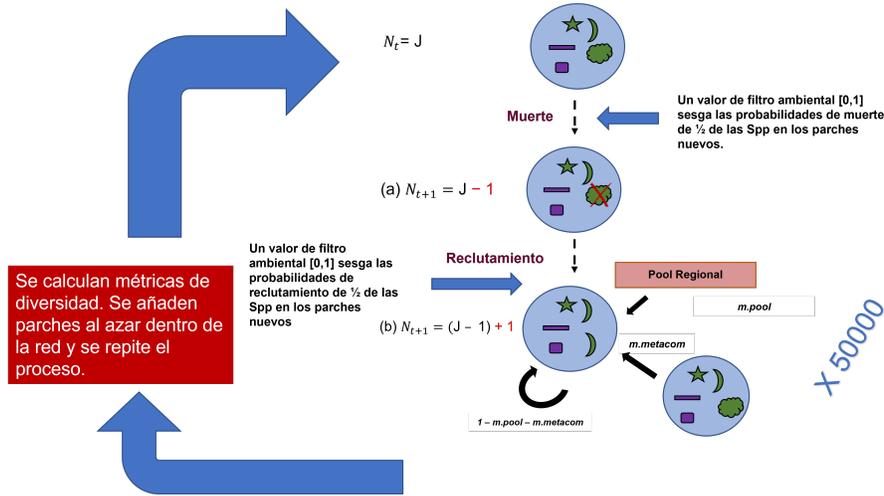


Figura 4: Esquema conceptual de los pasos del modelo de lotería realizado.

Este modelo basado en agentes representa un escenario análogo al del modelo de metapoblaciones donde el parámetro θ es igual a 1, o sea, en un escenario de equivalencia ecológica entre las especies de la metacomunidad en los parches originales. El uso de la etapa de coalescente para preparar cada comunidad local para la etapa posterior es útil pues genera una distribución de las especies en la metacomunidad que incorpora de manera razonable algunos de los mecanismos determinantes de la diversidad como la migración desde el pool regional y entre comunidades. Esta distribución inicial permite acortar sustancialmente los tiempos computacionales de cada simulación, pues el coalescente es computacionalmente menos costoso que los modelos de lotería.

7. Resultados

7.1. Resultados del modelo de metapoblaciones

En primer lugar, para este modelo se detectaron combinaciones de los parámetros θ y ϕ donde el impacto de la intervención es negativo. Es decir, en donde el agregado de nuevo ambiente reduce la capacidad de coexistencia de las especies, llevando a una reducción en el número de especies del pool 1. Esto sucede a altos niveles de superposición de nicho entre especies (valores de θ mayores a 0.8), lo que indica que las intervenciones tienen el potencial de ser negativo para conjuntos de especies con estructuras de retroalimentación en sus tasas de crecimiento per cápita tales que la limitación intraespecífica es similar a la interespecífica. Por otro lado, a valores menores la intervención es siempre posi-

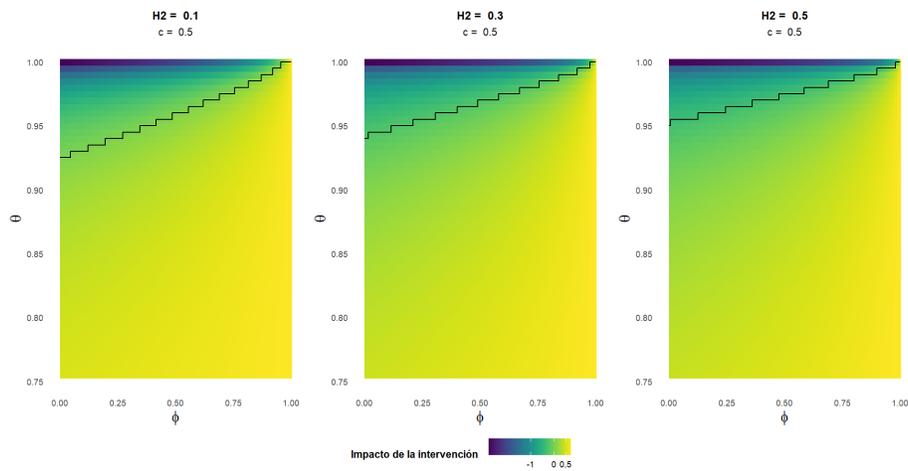


Figura 5: Impacto de la intervención (en la escala de colores) para distintas combinaciones de θ y ϕ , según la cantidad hábitat nuevo (H_2) agregado y con una tasa de colonización c fija. La línea negra separa los valores con impacto de la intervención positivo (tonos mas claros) de aquellos con impacto de la intervención negativo. A medida que aumenta la cantidad de hábitat incorporado, se reduce el área donde la intervención es negativa.

tiva, sin importar el valor del parámetro ϕ . El área en el espacio de parámetros θ y ϕ que genera un resultado negativo disminuye con el tamaño de la intervención (valor de H_2) y aumenta con el valor de la tasa de colonización. Esto

significa que mas allá de la calidad de la intervención, diferencias en la cantidad de hábitat que se añade puede cambiar el resultado de positivo a negativo; y que conjuntos de especies con igual sobreposición de nicho pueden verse perjudicadas o beneficiadas de acuerdo a la relación entre las tasas de colonización y extinción. El mínimo valor de θ al que la intervención tiene un impacto negativo crece con el tamaño de la intervención y disminuye con la tasa de colonización. Es decir, intervenciones de mayor tamaño favorecen la coexistencia de grupos con mayores niveles de competencia, mientras que si las especies en cuestión tienen mayores niveles de colonización relativas a sus tasas de extinción es mas probable que la intervención sea negativa. Sin embargo, el valor de ϕ al que, para un mismo valor de θ , el impacto de la intervención comienza a ser negativo aumenta con el tamaño de la intervención. Esto significa que el resultado de las intervenciones mas grandes es mas sensible a la calidad de la intervención, requiriéndose una intervención que se aproxime mas a los parches originales para mantener un resultado positivo si la intervención es mas grande. La sensibilidad del resultado de la intervención al parámetro ϕ también aumenta con las tasas de colonización, siendo que a mayores tasas, la intervención necesita ser de mayor calidad para tener un resultado positivo. Estos patrones pueden observarse en las Figuras 5 y 6. Los resultados para todas las combinaciones de parámetros calculadas pueden verse en la figura suplementaria S2.

La relación entre el impacto de la intervención y los parámetros θ y ϕ es marcadamente no lineal como puede observarse en las figuras 7 a la 10. En la relación con el parámetro θ , el impacto de la intervención se mantiene en niveles positivos hasta que cae abruptamente a medida que los valores de θ se acercan a 1. Que tan abrupta es la caída depende de la calidad de la intervención, ϕ , donde intervenciones mas parecidas al hábitat original resultan en caídas mas abruptas y en θ s mas cercanos a 1, y intervenciones de peor calidad resultan en caídas de mayor magnitud pero menos abruptas, y comienzan a caer a menores valores de θ . El impacto de la intervención crece positivamente con la calidad de la intervención, y el crecimiento es menos lineal si las especies compiten de forma mas intensa (mayores valores de θ).

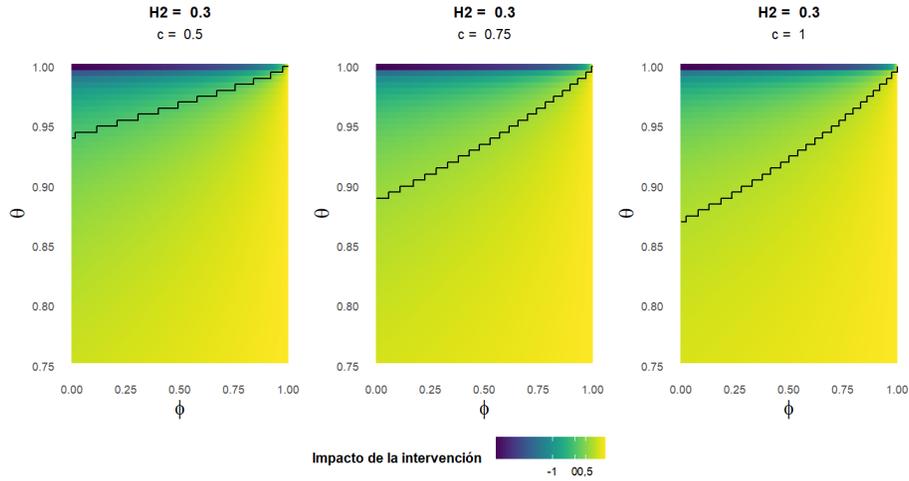


Figura 6: Impacto de la intervención (en la escala de colores) para distintas combinaciones de θ y ϕ , según la tasa de colonización (c) y con una cantidad de hábitat añadido (H_2) fija. La línea negra separa los valores con impacto de la intervención positivo (tonos más claros) de aquellos con impacto de la intervención negativo. A medida que aumenta la colonización, aumenta el área donde la intervención es negativa.

También es muy variable la magnitud en los impactos de la intervención, yendo de valores de prácticamente extinción (reducción del 99.4% de la fracción de parches ocupados respecto al escenario previo a la intervención) a aumentos de un orden de magnitud en la fracción de parches ocupados por el pool menos favorecido. Mayores tasas de colonización llevan a impactos negativos de mayor magnitud, así como impactos positivos más atenuados. Un aumento en el tamaño de la intervención conlleva valores del impacto de la intervención de mayor magnitud, tanto positivos como negativos. Por lo tanto, mientras que el tamaño de la intervención puede ser un factor positivo pero también negativo, mayores niveles de colonización serían siempre un factor negativo en este tipo de intervenciones. Como era esperado, el aumento en el parámetro θ trae aparejado una mayor sensibilidad a una disminución de ϕ y conlleva un impacto negativo de mayor magnitud. En el caso límite de $\theta=1$, el resultado es negativo para cualquier ϕ distinto de 1.

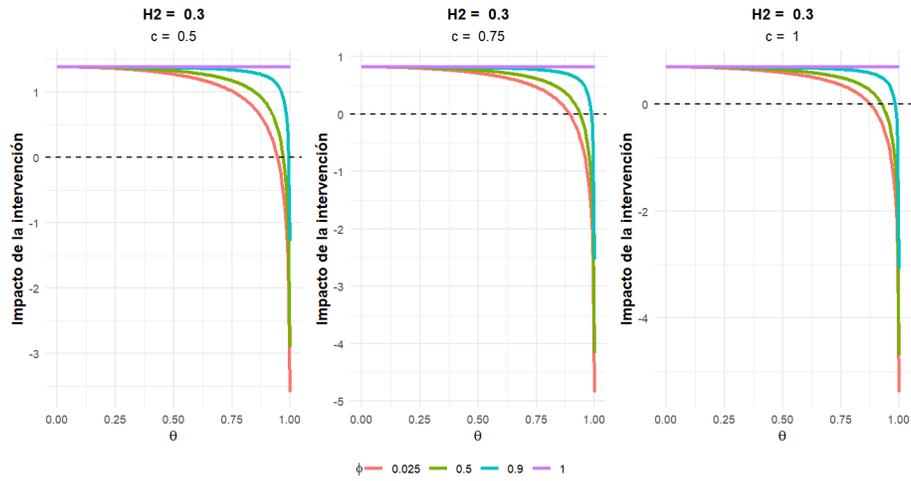


Figura 7: Impacto de la intervención en relación al coeficiente de competencia θ para cuatro valores diferentes de calidad del hábitat añadido (ϕ). Cada panel contiene un valor de la tasa de colonización diferente y de hábitat añadido fijo. Aumentos en la tasa de colonización resultan en impactos más negativos.

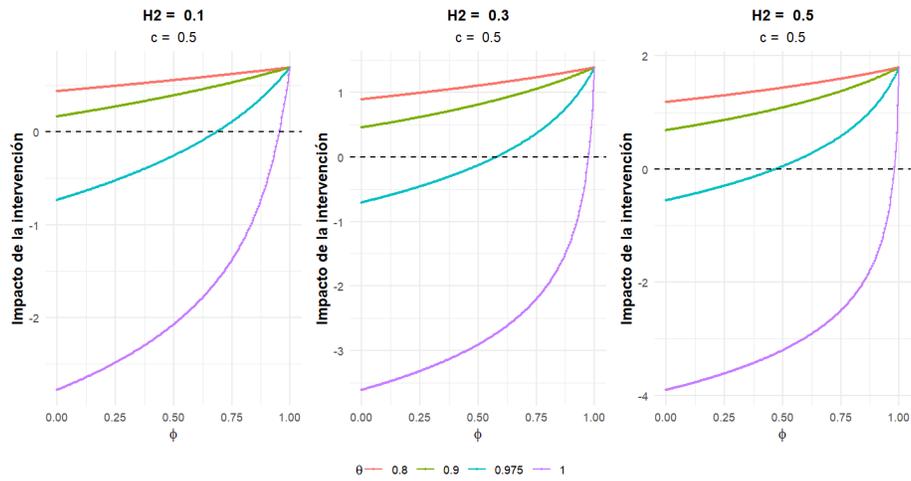


Figura 10: Impacto de la intervención en relación a la calidad del hábitat añadido (ϕ) para cuatro valores diferentes del coeficiente de competencia θ que van de 0.8 a 1. Cada panel contiene un valor diferente de hábitat añadido (H_2) y la tasa de colonización es fija.

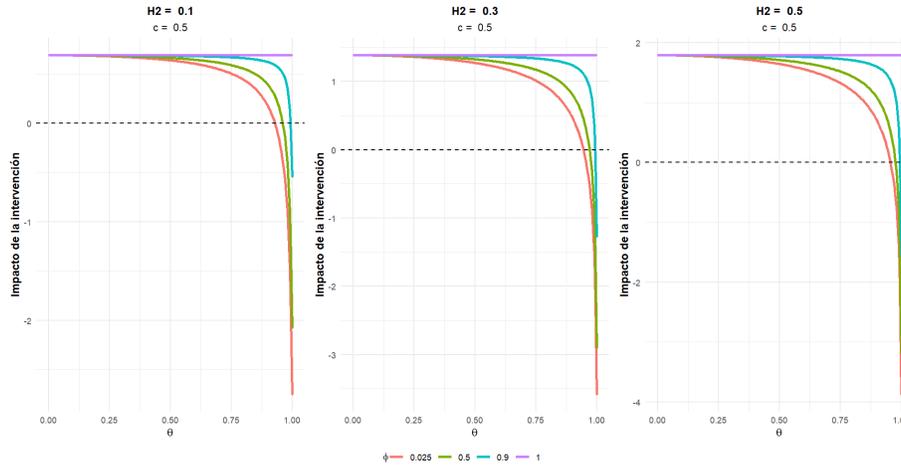


Figura 8: Impacto de la intervención en relación al coeficiente de competencia θ para cuatro valores diferentes de calidad del hábitat añadido ϕ . Cada panel contiene un valor diferente de hábitat añadido (H_2) y la tasa de colonización es fija. El rango de posibles impactos de la intervención crece con la cantidad de hábitat añadido.

7.2. Resultados del modelo de lotería

Los resultados de las simulaciones del modelo de lotería arrojan resultados congruentes con los observados en el modelo de metapoblaciones de campo medio. En primer lugar, si los parches añadidos no tenían diferencias en el filtro ambiental con los originales (valor de filtro 1) entonces la incorporación de parches trae aparejada un incremento en la diversidad γ , α y un mantenimiento de la diversidad β . Por otra parte, si se introduce un sesgo en el desempeño de las especies, este incremento no sucede y se ve una marcada caída en las métricas de diversidad al añadir 20 parches (1/3 de la cantidad de parches originales), y luego un estancamiento de dicha caída si se añaden mas parches. En este aspecto, y a diferencia del modelo de metapoblaciones, el tamaño de la intervención parecería tener un rol secundario, ya que la caída en relación a la línea de base es similar para cualquier número de parches añadidos. Si los parches añadidos tenían diferencias en el filtro ambiental con los originales, la magnitud de estas diferencias no afecta de manera significativa el resultado. Por mas que mayores

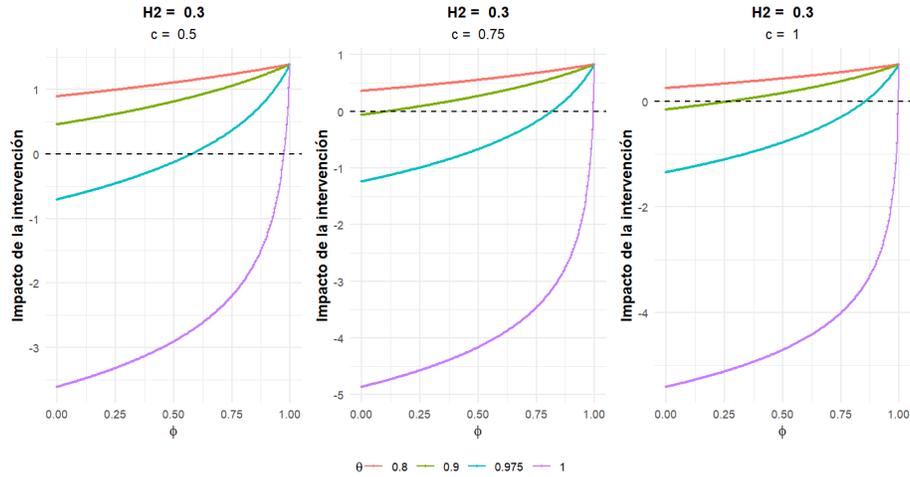


Figura 9: Impacto de la intervención en relación a la calidad del hábitat añadido ϕ para cuatro valores diferentes del coeficiente de competencia θ que van de 0.8 a 1. Cada panel contiene un valor de la tasa de colonización (c) diferente y de hábitat añadido fijo.

magnitudes en la diferencia de desempeño sistemáticamente mostraron patrones de mayor caída en su diversidad media, estas diferencias son pequeñas comparadas con la variabilidad entre réplicas. Los resultados del modelo mostraron una influencia importante del parámetro de migración desde el pool. Mayores migraciones desde el pool resultan en un mayor número de especies presentes en el sistema, tanto en el escenario base sin añadir parches como en los escenarios de añadir 20, 40 y 60 parches (Figura 11). Para la diversidad α promedio entre parches el patrón es similar (Figura 12), con niveles de diversidad α promedio mayores a mayor migración desde el pool. Para la diversidad β , la relación con la migración desde el pool también es positiva, donde una mayor migración desde el pool resulta en mayores niveles de diversidad β . La migración entre parches no mostró tener efecto en la diversidad γ . Tanto para la diversidad α como para la β , la relación con la migración entre parches fue no lineal, habiendo una diferencia en los índices de diversidad entre un D50 de 100 y uno de 300, pero no habiendo prácticamente diferencias entre 300 y 500 (Figuras Suplementarias S3 a S9). En el caso de α no hay cambios en la forma de los patrones con la

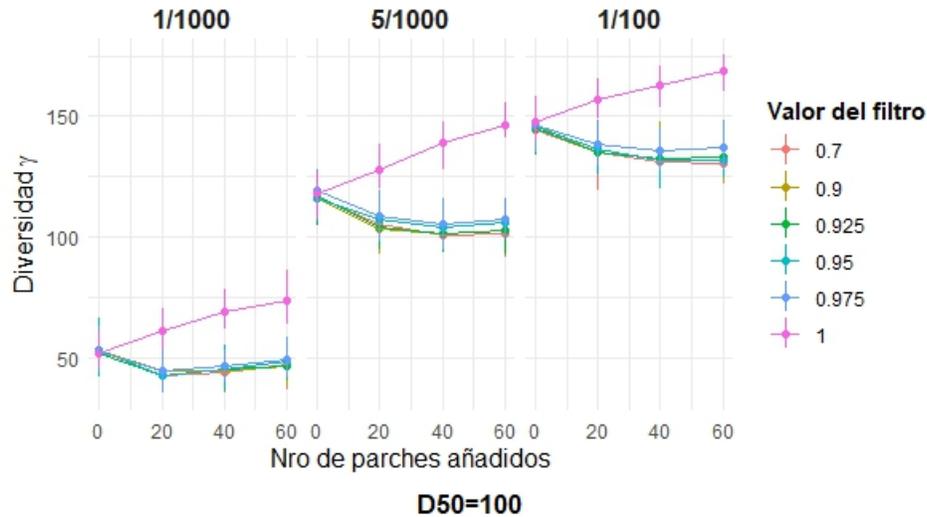


Figura 11: Diversidad γ (número total de especies en el sistema) y número de parches añadidos al sistema para distintos valores de migración desde el pool (1, 5 y 10 de cada mil) y de diferencias en el desempeño de las especies menos favorecidas. Valor de D50 es 100. La caída en γ es similar para todas las diferencias en el desempeño en los nuevos parches.

migración entre parches, pero en el caso de β niveles bajos de migración entre parches resultan en una caída en la diversidad con la cantidad de parches incorporados cuando no hay diferencias en el desempeño de las especies en los parches añadidos, mientras que a niveles medios y altos los niveles de diversidad β se mantienen (Figura 13).

8. Discusión

Los aportes de la ecología teórica al manejo de paisajes han estado mas enfocados al estudio de la destrucción de hábitat que en su recuperación. Las aproximaciones teóricas al problema de la destrucción de hábitat son numerosas y han permitido una comprensión profunda del fenómeno y sus consecuencias (Levins, 1969; Nee & May 1992; Hanski 1994; Tilman et al., 1994; Gyllenberg & Hanski 1997; Bascompte & Solé, 1998; Klausmeier 2001; Melián & Bascomp-

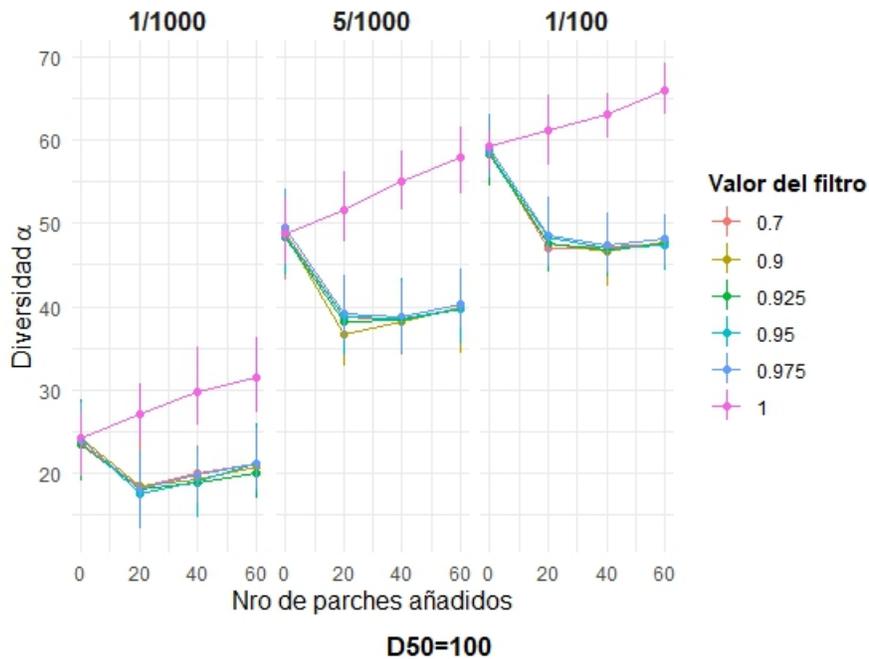


Figura 12: Diversidad α promedio (promedio de especies por parche) y número de parches añadidos al sistema para distintos valores de migración desde el pool (1, 5 y 10 de cada mil) y de diferencias en el desempeño de las especies (valor del filtro) menos favorecidas. Valor de D50 es 100.

te 2002; Fortuna et al., 2013). Por otra parte, las aproximaciones teóricas a la restauración son comparativamente más escasas (e.g. Perring et al., 2015; Torok & Helm, 2017; Gawęcka & Bascompte 2021). Realizar investigación teórica es importante para comprender los mecanismos detrás de los patrones observados, generar predicciones no previstas hasta el momento y comprender patrones contraintuitivos (Marquet et al., 2014; Rossberg et al., 2019). Los resultados de este trabajo son de relevancia para la implementación de medidas de restauración, ya que identifican focos donde es necesario poner particular atención a la hora de la implementación de distintas intervenciones en el paisaje, particularmente el agregado de parches, pero las conclusiones derivadas del marco teórico también aplican a situaciones como el cambio en el uso de los suelos. Se destaca la existencia de condiciones en las cuales la intervención de adición de hábitat

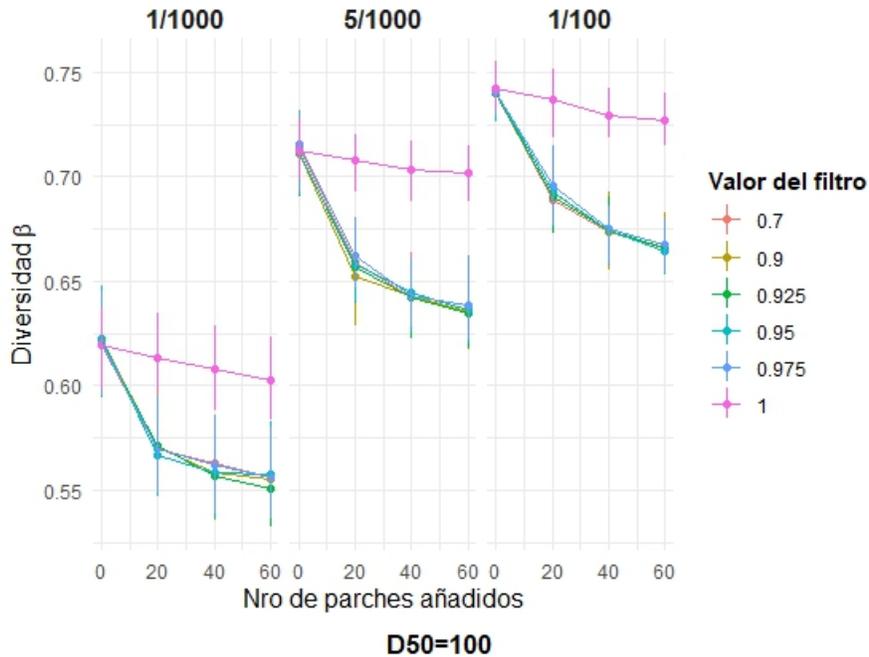


Figura 13: Diversidad β promedio (Índice de Jaccard promedio) y número de parches añadidos al sistema para distintos valores de migración desde el pool y de diferencias en el desempeño de las especies menos favorecidas. Valor de D50 es 100.

puede generar la reducción de abundancias, ocurrencia espacial, o pérdida de especies cuyos rasgos les proporcionen un desempeño comparativamente inferior en estos ambientes. Más adelante se considera la plausibilidad de los escenarios abordados. Para facilitar la discusión, de aquí en mas llamaremos *zona de riesgo en el espacio de parámetros* al conjunto de combinaciones de parámetros θ , ϕ para los cuales el *impacto de la intervención* es negativo.

La existencia de escenarios donde una intervención pueda tener impacto negativo es particularmente plausible si el foco son especies de un mismo gremio habitando una metacomunidad. Esto se debe a que para que la intervención sea exitosa, los mecanismos estabilizadores en el sistema previo a la intervención deben ser capaces de garantizar la coexistencia frente a una reducción de los mecanismos igualadores, esto es, debe de existir una baja superposición de ni-

cho en los términos de la Teoría Moderna de Coexistencia. El parámetro θ es un coeficiente de competencia que determina la reducción en la probabilidad de que una especie se establezca en un parche dado que la otra está presente. Si el parámetro es 0, entonces la presencia de la otra especie no reduce la probabilidad de establecerse, mientras que si es 1 la anula. Este parche puede representar una región del paisaje donde es factible el establecimiento de una población (Levins, 1969; Hanski, 1991), pero también puede considerarse como la mínima fracción de espacio requerida para el establecimiento de un individuo (ej. Tilman 1994; Borthagaray et al., 2015). De acuerdo a los resultados previamente descritos, para que una intervención esté en la zona de riesgo del espacio de parámetros los valores de θ deben ser relativamente altos ($> 0,8$). No obstante, aunque estos valores sean altos en la escala numérica, son razonables desde una perspectiva biológica. Especies ecológicamente similares, pertenecientes a un mismo gremio por ejemplo, podrían razonablemente tener estos valores de solapamiento (Godoy & Levine, 2014, Bimler et al., 2018). También es razonable que dentro de una misma comunidad existan especies con dinámicas neutrales o cercanas a la neutralidad (Bimler et al., 2018; Souza et al., 2016; Adler et al., 2007; Leibold & McPeck, 2006; Hubbell, 2001). Estos conjuntos de especies con mayores solapamientos de nicho serían los más vulnerables frente a intervenciones que desbalancen la relación entre desempeños.

El resultado de la intervención está ligado a la magnitud de la disrupción que esta tenga en los mecanismos igualadores del sistema, cambiando los desempeños relativos de las especies. El parámetro ϕ representa la pérdida en la capacidad competitiva en el nuevo hábitat de las especies menos favorecidas, por ende la calidad de la intervención. Asumiendo que la intención es producir un hábitat igual al original, y por ende sin cambios en las interacciones entre las especies, el parámetro resume que tan cerca (1) o lejos (0) se está de este escenario. La pérdida de la capacidad competitiva de una especie trae aparejado un aumento en la probabilidad de que otra especie, favorecida por la intervención, se establezca en un parche donde la anterior esté presente. Esta facilidad para establecerse genera una mejora en el desempeño de una de las especies

mas no en la otra, y por ende trae aparejado un cambio en el desempeño de las especies, o sea en los mecanismos igualadores que sostienen la coexistencia (Chesson, 2000b). Para entrar en la zona de riesgo del espacio de parámetros alcanza con que el valor de ϕ sea distinto de 1. Esto es así porque en el caso límite de existir equivalencia ecológica en el hábitat original, alcanza la más mínima perturbación para desplazar al sistema del estado de coexistencia estable (Chesson, 2000b; Hubbell, 2001; Adler et al., 2007) (Fig 14). Por otro lado, el desempeño de las especies en un sitio dado y su capacidad de competir con otras especies es un emergente complejo del conjunto de interacciones directas e indirectas con todas las otras especies de la comunidad, así como de un conjunto de respuestas ecofisiológicas propias que pueden presentar importantes grados de no linealidad, por lo que cambios relativamente pequeños en el ambiente de los parches añadidos en relación al ambiente original podrían conducir a valores de ϕ considerablemente menores a 1.

Es importante destacar que el cambio en el desempeño relativo de las especies podría haber sido introducido en un modelo de diversas maneras (por ejemplo cambios en las capacidades de carga o cambios en las tasas de crecimiento intrínsecas), sin embargo fue utilizada esta por motivos de practicidad (introduce un cambio pequeño en la estructura del modelo). Es esperable que utilizar otros métodos para modelar el cambio en el desempeño y por ende la calidad de la intervención arrojen resultados cualitativamente equivalentes.

Sorprendentemente, el resultado del modelo de campo medio parece ser altamente sensible a los valores de la tasa de colonización y del tamaño de la intervención (valor de H_2). Es razonable suponer que el mecanismo mediante el cual se da la propagación del diferencial de desempeño en los parches nuevos a los originales sea el efecto de masa (Brown & Kodric-Brown 1977; Leibold et al., 2006; Leibold & Chase, 2017). El diferencial de desempeño en el nuevo hábitat hace que crezca la fracción P_{12} , la fracción de parches ocupados por las especies favorecidas en el nuevo hábitat. Este aumento en P_{12} impacta en la probabilidad que tienen estas especies de colonizar el hábitat original, mediante su tasa de colonización. Un aumento en la tasa de colonización significa un mayor efecto

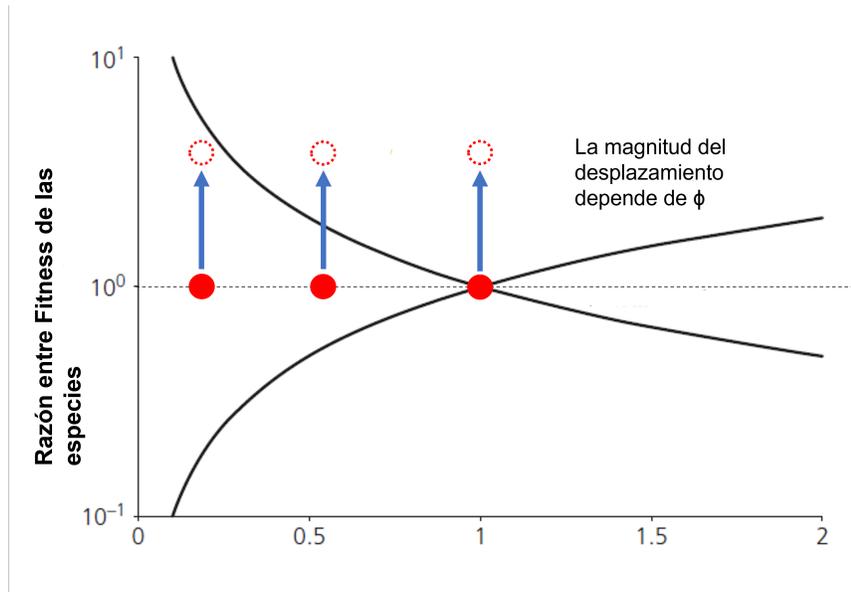


Figura 14: Efecto de la incorporación de parches sobre la coexistencia de las especies. Añadir parches de hábitat que beneficien a ciertas especies sobre otras impacta en la razón de los desempeños (eje de las ordenadas), lo que puede desplazar al sistema de la coexistencia estable a la inestable. Aquí cada círculo rojo representa el estado de un sistema previo a la incorporación de hábitat. Luego de la incorporación del hábitat, el sistema se desplaza (representado mediante las flechas) debido a un cambio en la razón de adecuación entre las especies. La magnitud de este cambio, representado por el tamaño de las flechas, es dependiente de la calidad de la intervención, ϕ . Dependiendo de la magnitud del cambio y del solapamiento de nicho (posición en el eje de las abscisas), este cambio puede resultar en una salida del espacio de parámetros que habilita la coexistencia.

de masa de las especies más favorecidas en el hábitat original, donde no tienen un mejor desempeño que sus competidoras. Esto hace que el conjunto menos favorecido también se vea desplazado del hábitat original, a pesar de no tener un peor desempeño. El aumento del área de la zona de riesgo del espacio de parámetros con la tasa de colonización podría ser atribuible entonces a una mayor propagación a todo el sistema del diferencial en desempeño de las especies más favorecidas en el nuevo hábitat. Por otra parte, el tamaño de la zona de riesgo en el espacio de parámetros disminuye con el tamaño de la intervención.

Una posible interpretación de esto es que aumentar el tamaño de la intervención permite que, aunque se cambie la razón de desempeño entre las especies, el aumento en el tamaño del sistema (que puede entenderse como número de parches o capacidades de carga del sistema) sea suficiente para compensar y ambos conjuntos de especies se vean beneficiadas. La fracción de parches ocupados en el equilibrio depende de la cantidad de hábitat total. En la ecuación (8) este valor está estandarizado a 1, pero en este modelo es la suma de H_1 y H_2 . Por ende, un aumento de H_2 conlleva un aumento en la fracción de parches ocupados por ambas especies, reduciendo el área de la zona de riesgo en el espacio de parámetros. Por otro lado, si la intervención es pequeña, cambia la razón de desempeño de todas formas pero el aumento del tamaño del sistema no alcanza a compensar el desplazamiento que sufren las especies menos favorecidas, resultando en un impacto de la intervención negativo.

Es importante destacar que a pesar de que la estructura del modelo sea de dos especies que compiten, los resultados pueden ser extrapolados a dos conjuntos de especies. Una reducción de la fracción de parches ocupados por uno de los conjuntos significa una reducción en la riqueza de especies de ese conjunto en la metacomunidad ya que el valor esperado de la riqueza de especies en el sistema equivale a el número de parches ocupados multiplicado por la riqueza del pool regional (Hanski, 2010). El impacto de la intervención se calcula para el conjunto de especies menos favorecidas. Esto se debe a que la fracción de parches ocupados en el sistema por alguno de las dos fracciones de especies es constante para una misma cantidad de hábitat, pero a la hora de analizar el efecto de la intervención, el interés radica en mostrar que se pierden especies que estaban presentes anteriormente.

El modelo de lotería arroja resultados congruentes con el modelo de campo medio. En primer lugar, es congruente en el mensaje principal: la caída en diversidad (tanto γ , como α y β media) con la incorporación de hábitat si este nuevo hábitat favorece más a unas especies que a otras. Dado que en los parches originales las especies son ecológicamente equivalentes, cualquier diferencia que exista en el desempeño de las especies en los nuevos parches representa una

perdida en la capacidad de coexistencia entre ellas. De hecho, la magnitud de esta diferencia parece tener un efecto despreciable en el resultado final de la intervención. Es posible que esto se deba a que los resultados corresponden a los del sistema que ya a arribado al equilibrio. Las diferencias en el desempeño aumentan las probabilidades de reclutamiento y disminuyen las probabilidades de muerte de las especies favorecidas, y por ende generan el efecto opuesto en las menos favorecidas. Mayores magnitudes en esta diferencia hacen que en cada iteración del modelo los sesgos positivos hacia las especies favorecidas sean mas fuertes. Es esperable entonces que la magnitud en las diferencias en el desempeño de las especies sea un factor determinante de la velocidad -número de iteraciones- con la que el sistema arriba a la situación de equilibrio. Al igual que en el modelo de metapoblaciones, en el modelo de lotería se asumió que en los parches originales existía equivalencia ecológica. La estructura del modelo de lotería es lo suficientemente flexible como para poder relajar este supuesto, dándole a las distintas especies diferencias en sus desempeños en los diferentes sitios. Explicitar estas diferencias de desempeño podría ser una interesante dirección para futuras investigaciones.

A diferencia de el modelo de campo medio, en este modelo se puede evidenciar de manera explícita el efecto que tiene la interacción entre el tamaño de la intervención y la migración desde el pool regional a la hora de generar un resguardo para las especies menos favorecidas. Para la diversidad γ y α , la caída en diversidad se da al incorporar 20 parches, la mínima cantidad analizada. El hecho de que no existan diferencias entre la mínima cantidad de parches incorporada y el resto de los escenarios (añadiendo 40 y 60 parches) apunta a una importancia relativamente menor del tamaño de la intervención en el caso de especies con equivalencia ecológica. El hecho de que alcance con el mínimo de parches añadidos para dar lugar a la perdida de especies es una señal de que el efecto de desbalance de las adecuaciones entre las especies se propaga de manera eficaz al resto del sistema aunque sean pocos los parches donde existan diferencias en el desempeño de las especies. Como ya fue mencionado previamente, el mecanismo mediante el cual se da la propagación del diferencial de

desempeño en los parches nuevos a los originales es el efecto de masa. Mejores desempeños en los parches, que significan menos muertes y mas nacimientos, significa mayores abundancias relativas en esos parches, lo cual se traduce en mayores dispersiones a parches vecinos. Los resultados indican que el número de parches incorporados es una variable con un impacto relativamente menor en las métricas analizadas. Al igual que con las magnitudes en las diferencias de desempeño, es probable que esto se deba a que estemos observando el estado de equilibrio del sistema y no su trayectoria hacia él. Es esperable que una mayor cantidad de parches añadidos, donde las especies favorecidas tengan mayores números poblacionales, resulte en un mayor efecto de masa y por ende un arribo al punto de equilibrio mas rápido.

En ambos modelos el impacto de la dispersión, aunque introducida de formas diferentes, tiene un efecto similar: aumenta el impacto negativo de la intervención al facilitar la propagación de las especies favorecidas, extendiendo el efecto de las diferencias de desempeño en los parches nuevos sobre los originales mediante el efecto de masa. Este fenómeno requiere particular atención, ya que muchas de las medidas de restauración apuntan a restituir la conectividad entre parches de hábitat al favorecer la restauración de corredores biológicos. Por otro lado, el impacto observado de la tasa de migración interna sobre los resultados es relativamente bajo. Como es esperado por la teoría (Mouquet & Loreau, 2003; Grainger & Gilbert, 2016), la diversidad β es menor a mayor dispersión entre parches y desde el pool y el número promedio de especies y por parche es mayor, así como el número total de especies del sistema. Una ventaja del modelo de lotería por sobre el de metapoblaciones es que los resultados se expresan en número de especies en el sistema en lugar de fracción de parches ocupados por el pool de especies menos favorecido, lo que lo hace mas sencillo de interpretar y permite visualizar claramente el efecto de perdida de especies.

Las conclusiones de esta tesis se ven reforzadas al existir complementariedad entre los modelos planteados. Por mas que los parámetros de cada uno de ellos no sean intercambiables entre si (por ejemplo, el valor de ϕ y el valor del filtro ambiental), si se puede trazar una analogía entre ellos. Que ambos modelos, con

grandes diferencias estructurales entre ellos, lleguen a la misma conclusión da a entender de que esta está bien anclada en el marco teórico y por ende sus predicciones son confiables a pesar de poder ser, en principio, contraintuitivas.

Por otro lado, una omisión relevante en estos modelos es la dimensión temporal. En primer lugar, todos los resultados exhibidos y discutidos en esta tesis son resultados de estos modelos en equilibrio. Cuanto tiempo el sistema demora en llegar a dicho equilibrio no está analizado en esta tesis. Para diferencias de desempeño muy pequeñas, los tiempos de exclusión pueden llegar a ser tan largos que, en la práctica, los augurios negativos aquí presentados no sucedan. Sin embargo, si podría explicar por qué ciertas intervenciones no funcionan como deberían (ver por ejemplo Moor et al. 2022). Una mayor comprensión de las escalas temporales de los transientes aquí mencionados sería útil para enmarcar estos resultados. Por otra parte, este trabajo considera a las diferencias en el desempeño de las especies en los nuevos parches como un fenómeno estático, cuando podría ser dinámico, por ejemplo asociado al estado sucesional del parche (Hels 2002). Si las diferencias en los desempeños de las especies presentes son dinámicas, es esperable que también cambien con el tiempo los resultados de las intervenciones, posiblemente dando lugar a pérdidas de especies luego de un aumento, o una situación opuesta.

Comprender los fundamentos mecanicistas que conducen a impactos negativos en las intervenciones de restauración de esta naturaleza permite plantear hojas de ruta de cómo asegurar la efectividad de las medidas de restauración. A la luz de las conclusiones de este trabajo, para evitar resultados contrarios a los deseados se hace necesario conocer la estructura de mecanismos igualadores y estabilizadores que existen en las comunidades donde se llevarán a cabo las intervenciones. Las consecuencias de las medidas tomadas serán diferentes si las especies co-ocurren con dinámicas cercanas a la neutralidad, con mecanismos estabilizadores débiles (Souza et al., 2016) que si existen mecanismos estabilizadores sobrecompensatorios (Adler et al., 2010). Sin embargo, determinar empíricamente los parámetros asociados a la Teoría Moderna de Coexistencia no es una tarea fácil (ver Godwin et al., 2019). Hoy en día son relativamente

escasos los trabajos donde se determina empíricamente las diferencias de desempeño relativo de las especies y sus solapamientos de nicho. Generar mayor evidencia respecto a la relación entre mecanismos estabilizadores e igualadores en sistemas naturales podría ayudar a evaluar los riesgos asociados a las medidas de restauración. Añadir parches heterogéneos entre si permitiría generar gradientes en los desempeños de las distintas especies presentes en el sistema, que terminen suprimiendo a la escala del paisaje las diferencias en el desempeño y manteniendo así la razón entre las adecuaciones de las especies. No obstante, hacer esto con éxito requiere de conocer las condiciones que determinan el desempeño de las distintas especies del sistema para así diseñar intervenciones con heterogeneidad en las condiciones y a la escala correcta. Para cualquier intervención de esta naturaleza, se hace de vital importancia mantener el monitoreo y el manejo adaptativo y así realizar ajustes en caso de observarse tendencias hacia la pérdida de ocupación de parches por las especies o señales de dominancia de alguna de ellas. Por ultimo, es necesario que se reduzca la brecha entre implementación de las medidas y la investigación, por lo que es necesario reportar y evaluar los resultados de las intervenciones, particularmente si estas son negativas, para romper el probable sesgo hacia el reporte de casos de éxito (Godet, 2018)

El mensaje principal de ambos modelos es claro: las intervenciones de adición o cambio de hábitat tienen el potencial de tener un impacto contrario al deseado y su potencialidad de un efecto negativo puede comprenderse a la luz de la Teoría Moderna de Coexistencia. Dado un paisaje donde existe coexistencia entre especies, esta existe gracias a un balance entre mecanismos igualadores y estabilizadores. Una intervención de restauración que modifica los mecanismos igualadores que garantizan esta coexistencia conducirá a una pérdida de especies por exclusión competitiva si no existe una diferenciación de nicho suficiente que permita que se siga cumpliendo el criterio de invasibilidad (Figura 14). Esta conclusión que es, al menos hasta donde yo sé, inexplorada, es de enorme importancia en un contexto donde este tipo de intervenciones son cada vez más tenidas en cuenta en las políticas de conservación. Las conclusiones de este

trabajo probablemente tengan un valor cualitativo más que cuantitativo. Esto se debe a que ajustar empíricamente el conjunto de parámetros de estos modelos probablemente sea difícil y en algunos casos, como el del parámetro ϕ , solo pueda ser realizado *ex post*. Sin embargo, saber que estos desenlaces son posibles y qué mecanismos están detrás de ellos permite diseñar intervenciones que los eviten. Esta tesis es una clara demostración de que los abordajes teórico-deductivos, bien anclados en el estado del arte a nivel del marco teórico en ecología, deben ser incorporados a las estrategias de restauración para asegurarnos su efectividad.

Referencias

- [1] Millennium Ecosystem Assessment (Program), ed. *Ecosystems and human well-being: synthesis*. OCLC: ocm59279709. Washington, DC: Island Press, 2005. ISBN: 978-1-59726-040-4 978-1-59726-039-8.
- [2] Ronald W. Abrams. «Habitat Restoration: A 21st Century Pursuit». en. *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. Elsevier, 2018, B978012409548910867X. ISBN: 978-0-12-409548-9. DOI: 10.1016/B978-0-12-409548-9.10867-X. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B978012409548910867X> (visitado 10-04-2023).
- [3] Peter B. Adler, Stephen P. Ellner y Jonathan M. Levine. «Coexistence of perennial plants: an embarrassment of niches: Embarrassment of niches». en. *Ecology Letters* (jun. de 2010), no-no. ISSN: 1461023X, 14610248. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01496.x. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2010.01496.x> (visitado 15-05-2023).
- [4] Peter B. Adler, Janneke HilleRisLambers y Jonathan M. Levine. «A niche for neutrality». en. *Ecology Letters* 10.2 (feb. de 2007), págs. 95-104. ISSN: 1461-023X, 1461-0248. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00996.x. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2006.00996.x> (visitado 10-04-2023).

- [5] D Alonso, R Etienne y A Mckane. «The merits of neutral theory». en. En: *Trends in Ecology & Evolution* 21.8 (ago. de 2006), págs. 451-457. ISSN: 01695347. DOI: 10.1016/j.tree.2006.03.019. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534706001650> (visitado 13-04-2023).
- [6] Priyanga Amarasekare y Roger M. Nisbet. «Spatial Heterogeneity, Source-Sink Dynamics, and the Local Coexistence of Competing Species». en. En: *The American Naturalist* 158.6 (dic. de 2001), págs. 572-584. ISSN: 0003-0147, 1537-5323. DOI: 10.1086/323586. URL: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/323586> (visitado 10-04-2023).
- [7] György Barabás, Rafael D’Andrea y Simon Maccracken Stump. «Chesson’s coexistence theory». en. En: *Ecological Monographs* 88.3 (ago. de 2018), págs. 277-303. ISSN: 0012-9615, 1557-7015. DOI: 10.1002/ecm.1302. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecm.1302> (visitado 13-04-2023).
- [8] Jordi Bascompte y Ricard V. Solé. «Effects of Habitat Destruction in a Prey–Predator Metapopulation Model». en. En: *Journal of Theoretical Biology* 195.3 (dic. de 1998), págs. 383-393. ISSN: 00225193. DOI: 10.1006/jtbi.1998.0803. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0022519398908037> (visitado 13-04-2023).
- [9] Corrado Battisti. «Habitat fragmentation, fauna and ecological network planning: Toward a theoretical conceptual framework». en. En: *Italian Journal of Zoology* 70.3 (ene. de 2003), págs. 241-247. ISSN: 1125-0003, 1748-5851. DOI: 10.1080/11250000309356524. URL: <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/11250000309356524> (visitado 13-04-2023).
- [10] Malyon D. Bimler et al. «Accurate predictions of coexistence in natural systems require the inclusion of facilitative interactions and environmental dependency». en. En: *Journal of Ecology* 106.5 (sep. de 2018). Ed. por Oscar Godoy, págs. 1839-1852. ISSN: 0022-0477, 1365-2745. DOI: 10.1111/

1365-2745.13030. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2745.13030> (visitado 13-04-2023).

- [11] Ana I. Borthagaray et al. «Heterogeneity in the isolation of patches may be essential for the action of metacommunity mechanisms». En: *Frontiers in Ecology and Evolution* 11 (mar. de 2023), pág. 1125607. ISSN: 2296-701X. DOI: 10.3389/fevo.2023.1125607. URL: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2023.1125607/full> (visitado 02-05-2023).
- [12] Ana Inés Borthagaray et al. «Effects of Metacommunity Networks on Local Community Structures». en. En: *Aquatic Functional Biodiversity*. Elsevier, 2015, págs. 75-111. ISBN: 978-0-12-417015-5. DOI: 10.1016/B978-0-12-417015-5.00004-9. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780124170155000049> (visitado 15-05-2023).
- [13] James H. Brown y Astrid Kodric-Brown. «Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction». en. En: *Ecology* 58.2 (mar. de 1977), págs. 445-449. ISSN: 00129658. DOI: 10.2307/1935620. URL: <http://doi.wiley.com/10.2307/1935620> (visitado 13-04-2023).
- [14] Caroline R. Bulman et al. «MINIMUM VIABLE METAPOPOPULATION SIZE, EXTINCTION DEBT, AND THE CONSERVATION OF A DECLINING SPECIES». en. En: *Ecological Applications* 17.5 (jul. de 2007), págs. 1460-1473. ISSN: 1051-0761. DOI: 10.1890/06-1032.1. URL: <http://doi.wiley.com/10.1890/06-1032.1> (visitado 21-04-2023).
- [15] P. Chesson. «Quantifying and Testing Species Coexistence Mechanisms». En: Bilbao: Valladares, F., Camacho, A., Elosegui, A., Gracia, C., Estrada, M., Senar, J.C., & Gili, J.M., 2008, págs. 119-164.
- [16] P. L. Chesson y S. Ellner. «Invasibility and stochastic boundedness in monotonic competition models». en. En: *Journal of Mathematical Biology* 27.2 (abr. de 1989), págs. 117-138. ISSN: 0303-6812, 1432-1416. DOI: 10.1007/BF00276099. URL: <http://link.springer.com/10.1007/BF00276099> (visitado 13-04-2023).

- [17] Peter Chesson. «General Theory of Competitive Coexistence in Spatially-Varying Environments». en. En: *Theoretical Population Biology* 58.3 (nov. de 2000), págs. 211-237. ISSN: 00405809. DOI: 10.1006/tpbi.2000.1486. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0040580900914862> (visitado 10-04-2023).
- [18] Peter Chesson. «MacArthur's consumer-resource model». en. En: *Theoretical Population Biology* 37.1 (feb. de 1990), págs. 26-38. ISSN: 00405809. DOI: 10.1016/0040-5809(90)90025-Q. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/004058099090025Q> (visitado 13-04-2023).
- [19] Peter Chesson. «Mechanisms of Maintenance of Species Diversity». en. En: *Annual Review of Ecology and Systematics* 31.1 (nov. de 2000), págs. 343-366. ISSN: 0066-4162. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343. URL: <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343> (visitado 10-04-2023).
- [20] Peter Chesson. «Species coexistence». en. En: *Theoretical Ecology*. Oxford University Press, mayo de 2020, págs. 5-27. ISBN: 978-0-19-882428-2 978-0-19-186327-1. DOI: 10.1093/oso/9780198824282.003.0002. URL: <https://academic.oup.com/book/41045/chapter/349356856> (visitado 10-04-2023).
- [21] Peter L. Chesson. «The stabilizing effect of a random environment». en. En: *Journal of Mathematical Biology* 15.1 (sep. de 1982), págs. 1-36. ISSN: 0303-6812, 1432-1416. DOI: 10.1007/BF00275786. URL: <http://link.springer.com/10.1007/BF00275786> (visitado 13-04-2023).
- [22] Peter L. Chesson y Robert R. Warner. «Environmental Variability Promotes Coexistence in Lottery Competitive Systems». en. En: *The American Naturalist* 117.6 (jun. de 1981), págs. 923-943. ISSN: 0003-0147, 1537-5323. DOI: 10.1086/283778. URL: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/283778> (visitado 24-04-2023).

- [23] Steven J. Cooke et al. «On “success” in applied environmental research — What is it, how can it be achieved, and how does one know when it has been achieved?» en. En: *Environmental Reviews* 28.4 (dic. de 2020), págs. 357-372. ISSN: 1181-8700, 1208-6053. DOI: 10.1139/er-2020-0045. URL: <https://cdnsiencepub.com/doi/10.1139/er-2020-0045> (visitado 10-04-2023).
- [24] David Cunillera-Montcusí et al. «The European freshwater landscape and hotspot areas of mass effects and regional connectivity». en. En: *Diversity and Distributions* (mayo de 2023), pág. ddi.13711. ISSN: 1366-9516, 1472-4642. DOI: 10.1111/ddi.13711. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ddi.13711> (visitado 26-05-2023).
- [25] Charles Darwin. *On the origin of species*. eng. OCLC: 751720541. 1859. ISBN: 978-0-00-790223-1.
- [26] Andy P. Dobson, A. D. Bradshaw y A. J. M. Baker. «Hopes for the Future: Restoration Ecology and Conservation Biology». en. En: *Science* 277.5325 (jul. de 1997), págs. 515-522. ISSN: 0036-8075, 1095-9203. DOI: 10.1126/science.277.5325.515. URL: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.277.5325.515> (visitado 10-04-2023).
- [27] Sarah M. Durant et al. «Bridging the divide between scientists and decision-makers: how behavioural ecologists can increase the conservation impact of their research?» en. En: *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374.1781 (sep. de 2019), pág. 20190011. ISSN: 0962-8436, 1471-2970. DOI: 10.1098/rstb.2019.0011. URL: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2019.0011> (visitado 13-04-2023).
- [28] Miguel A. Fortuna, Abhay Krishna y Jordi Bascompte. «Habitat loss and the disassembly of mutualistic networks». en. En: *Oikos* 122.6 (jun. de 2013), págs. 938-942. ISSN: 00301299. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2012.00042.x. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1600-0706.2012.00042.x> (visitado 14-04-2023).

- [29] G. F. Gause. «Experimental Analysis of Vito Volterra's Mathematical Theory of the Struggle for Existence». en. En: *Science* 79.2036 (ene. de 1934), págs. 16-17. ISSN: 0036-8075, 1095-9203. DOI: 10.1126/science.79.2036.16.b. URL: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.79.2036.16.b> (visitado 10-04-2023).
- [30] Klementyna A. Gawecka y Jordi Bascompte. «Habitat restoration in spatially explicit metacommunity models». en. En: *Journal of Animal Ecology* 90.5 (mayo de 2021), págs. 1239-1251. ISSN: 0021-8790, 1365-2656. DOI: 10.1111/1365-2656.13450. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2656.13450> (visitado 10-04-2023).
- [31] Laurent Godet y Vincent Devictor. «What Conservation Does». en. En: *Trends in Ecology & Evolution* 33.10 (oct. de 2018), págs. 720-730. ISSN: 01695347. DOI: 10.1016/j.tree.2018.07.004. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534718301642> (visitado 10-04-2023).
- [32] Oscar Godoy y Jonathan M. Levine. «Phenology effects on invasion success: insights from coupling field experiments to coexistence theory». en. En: *Ecology* 95.3 (mar. de 2014), págs. 726-736. ISSN: 0012-9658. DOI: 10.1890/13-1157.1. URL: <http://doi.wiley.com/10.1890/13-1157.1> (visitado 11-05-2023).
- [33] Tess Nahanni Grainger y Benjamin Gilbert. «Dispersal and diversity in experimental metacommunities: linking theory and practice». en. En: *Oikos* 125.9 (sep. de 2016), págs. 1213-1223. ISSN: 00301299. DOI: 10.1111/oik.03018. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/oik.03018> (visitado 14-04-2023).
- [34] P. J. Grubb. «The Maintenance of Species-Richness in Plant Communities: Importance of the Regeneration Niche». en. En: *Biological Reviews* 52.1 (feb. de 1977), págs. 107-145. ISSN: 1464-7931, 1469-185X. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x> (visitado 10-04-2023).

- [35] Mats Gyllenberg e Ilkka Hanski. «Habitat Deterioration, Habitat Destruction, and Metapopulation Persistence in a Heterogenous Landscape». en. En: *Theoretical Population Biology* 52.3 (dic. de 1997), págs. 198-215. ISSN: 00405809. DOI: 10.1006/tpbi.1997.1333. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0040580997913332> (visitado 13-04-2023).
- [36] Ilkka Hanski. «Habitat Destruction and Metapopulation Dynamics». en. En: *The Ecological Basis of Conservation*. Ed. por S. T. A. Pickett et al. Boston, MA: Springer US, 1997, págs. 217-227. ISBN: 978-1-4613-7750-4 978-1-4615-6003-6. DOI: 10.1007/978-1-4615-6003-6_22. URL: http://link.springer.com/10.1007/978-1-4615-6003-6_22 (visitado 13-04-2023).
- [37] Ilkka Hanski. «Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes». en. En: *Trends in Ecology & Evolution* 9.4 (abr. de 1994), págs. 131-135. ISSN: 01695347. DOI: 10.1016/0169-5347(94)90177-5. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0169534794901775> (visitado 13-04-2023).
- [38] Ilkka Hanski. «Single-Species Spatial Dynamics May Contribute to Long-Term Rarity and Commonness». en. En: *Ecology* 66.2 (abr. de 1985), págs. 335-343. ISSN: 00129658. DOI: 10.2307/1940383. URL: <http://doi.wiley.com/10.2307/1940383> (visitado 13-04-2023).
- [39] Ilkka Hanski. «The Theories of Island Biogeography and Metapopulation Dynamics: Science Marches Forward, but the Legacy of Good Ideas Lasts for a Long Time». En: *The Theory of Island Biogeography Revisited*. Ed. por Jonathan B. Losos y Robert E. Ricklefs. Princeton University Press, dic. de 2009, págs. 186-213. ISBN: 978-1-4008-3192-0. DOI: 10.1515/9781400831920.186. URL: <https://www.degruyter.com/document/doi/10.1515/9781400831920.186/html> (visitado 13-04-2023).
- [40] Ilkka Hanski y Michael Gilpin. «Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain». en. En: *Biological Journal of the Linnean Society* 42.1-2 (ene. de 1991), págs. 3-16. ISSN: 00244066. DOI: 10.1111/j.1095-

8312.1991.tb00548.x. URL: <https://academic.oup.com/biolinnean/article-lookup/doi/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00548.x> (visitado 10-04-2023).

- [41] Ilkka Hanski y Otso Ovaskainen. «The metapopulation capacity of a fragmented landscape». en. En: *Nature* 404.6779 (abr. de 2000), págs. 755-758. ISSN: 0028-0836, 1476-4687. DOI: 10.1038/35008063. URL: <http://www.nature.com/articles/35008063> (visitado 10-04-2023).
- [42] Ilkka Hanski y Chris D. Thomas. «Metapopulation dynamics and conservation: A spatially explicit model applied to butterflies». en. En: *Biological Conservation* 68.2 (1994), págs. 167-180. ISSN: 00063207. DOI: 10.1016/0006-3207(94)90348-4. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0006320794903484> (visitado 21-04-2023).
- [43] Ilkka Hanski et al. «The Quantitative Incidence Function Model and Persistence of an Endangered Butterfly Metapopulation». en. En: *Conservation Biology* 10.2 (abr. de 1996), págs. 578-590. ISSN: 0888-8892, 1523-1739. DOI: 10.1046/j.1523-1739.1996.10020578.x. URL: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1523-1739.1996.10020578.x> (visitado 26-05-2023).
- [44] Garrett Hardin. «The Competitive Exclusion Principle: An idea that took a century to be born has implications in ecology, economics, and genetics.» en. En: *Science* 131.3409 (abr. de 1960), págs. 1292-1297. ISSN: 0036-8075, 1095-9203. DOI: 10.1126/science.131.3409.1292. URL: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.131.3409.1292> (visitado 13-04-2023).
- [45] Tove Hels. «Population dynamics in a Danish metapopulation of spadefoot toads *Pelobates fuscus*». en. En: *Ecography* 25.3 (jun. de 2002), págs. 303-313. ISSN: 09067590. DOI: 10.1034/j.1600-0587.2002.250307.x. URL: <http://doi.wiley.com/10.1034/j.1600-0587.2002.250307.x> (visitado 12-05-2023).

- [46] Robert D. Holt. «Population dynamics in two-patch environments: Some anomalous consequences of an optimal habitat distribution». en. En: *Theoretical Population Biology* 28.2 (oct. de 1985), págs. 181-208. ISSN: 00405809. DOI: 10.1016/0040-5809(85)90027-9. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0040580985900279> (visitado 14-04-2023).
- [47] Stephen P. Hubbell. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Monographs in population biology 32. Princeton: Princeton University Press, 2001. ISBN: 978-0-691-02129-4 978-0-691-02128-7.
- [48] G. E. Hutchinson. «Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals?» en. En: *The American Naturalist* 93.870 (mayo de 1959), págs. 145-159. ISSN: 0003-0147, 1537-5323. DOI: 10.1086/282070. URL: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/282070> (visitado 13-04-2023).
- [49] G. E. Hutchinson. «The Paradox of the Plankton». en. En: *The American Naturalist* 95.882 (mayo de 1961), págs. 137-145. ISSN: 0003-0147, 1537-5323. DOI: 10.1086/282171. URL: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/282171> (visitado 13-04-2023).
- [50] Andrew N. Kadykalo et al. «Bridging research and practice in conservation». en. En: *Conservation Biology* 35.6 (dic. de 2021), págs. 1725-1737. ISSN: 0888-8892, 1523-1739. DOI: 10.1111/cobi.13732. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/cobi.13732> (visitado 13-04-2023).
- [51] Yun Kang y Peter Chesson. «Relative nonlinearity and permanence». en. En: *Theoretical Population Biology* 78.1 (ago. de 2010), págs. 26-35. ISSN: 00405809. DOI: 10.1016/j.tpb.2010.04.002. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S004058091000033X> (visitado 13-04-2023).

- [52] C.A. Klausmeier. «Habitat destruction and extinction in competitive and mutualistic metacommunities». en. En: *Ecology Letters* 4.1 (ene. de 2001), págs. 57-63. ISSN: 1461-023X, 1461-0248. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2001.00195.x. URL: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1461-0248.2001.00195.x> (visitado 13-04-2023).
- [53] William F. Laurance et al. «Making conservation research more relevant for conservation practitioners». en. En: *Biological Conservation* 153 (sep. de 2012), págs. 164-168. ISSN: 00063207. DOI: 10.1016/j.biocon.2012.05.012. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0006320712002479> (visitado 13-04-2023).
- [54] M. A. Leibold et al. «The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology: The metacommunity concept». en. En: *Ecology Letters* 7.7 (jun. de 2004), págs. 601-613. ISSN: 1461023X, 14610248. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x> (visitado 13-04-2023).
- [55] Mathew A. Leibold. *Metacommunity ecology*. Monographs in population biology 59. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2018. ISBN: 978-0-691-04916-8.
- [56] Mathew A. Leibold y Mark A. McPeck. «COEXISTENCE OF THE NICHE AND NEUTRAL PERSPECTIVES IN COMMUNITY ECOLOGY». en. En: *Ecology* 87.6 (jun. de 2006), págs. 1399-1410. ISSN: 0012-9658. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[1399:COTNAN]2.0.CO;2. URL: [http://doi.wiley.com/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1399:COTNAN\]2.0.CO;2](http://doi.wiley.com/10.1890/0012-9658(2006)87[1399:COTNAN]2.0.CO;2) (visitado 24-04-2023).
- [57] Mathew A. Leibold y Thomas E. Miller. «From Metapopulations to Metacommunities». en. En: *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Elsevier, 2004, págs. 133-150. ISBN: 978-0-12-323448-3. DOI: 10.1016/B978-012323448-3/50008-8. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780123234483500088> (visitado 13-04-2023).

- [58] R. Levins. «Extinction». eng. En: *Some mathematical problems in biology: proceedings of the Symposium on Mathematical Biology, held at Washington, D.C., December 1966*. Lectures on mathematics in the life sciences 1. Meeting Name: Symposium on Mathematical Biology. Providence, R.I: American Mathemat. Soc, 1970. ISBN: 978-0-8218-1151-1.
- [59] R. Levins. «Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control». en. En: *Bulletin of the Entomological Society of America* 15.3 (sep. de 1969), págs. 237-240. ISSN: 0013-8754. DOI: 10.1093/besa/15.3.237. URL: <https://academic.oup.com/ae/article-lookup/doi/10.1093/besa/15.3.237> (visitado 10-04-2023).
- [60] Robert MacArthur. «Species packing and competitive equilibrium for many species». en. En: *Theoretical Population Biology* 1.1 (mayo de 1970), págs. 1-11. ISSN: 00405809. DOI: 10.1016/0040-5809(70)90039-0. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0040580970900390> (visitado 13-04-2023).
- [61] Robert H. MacArthur. «Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests». en. En: *Ecology* 39.4 (oct. de 1958), págs. 599-619. ISSN: 00129658. DOI: 10.2307/1931600. URL: <http://doi.wiley.com/10.2307/1931600> (visitado 13-04-2023).
- [62] Robert H. MacArthur y Edward O. Wilson. *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 1967. ISBN: 978-0-691-08836-5.
- [63] Pablo A. Marquet et al. «On Theory in Ecology». En: *BioScience* 64.8 (jul. de 2014). .eprint: <https://academic.oup.com/bioscience/article-pdf/64/8/701/14094079/biu098.pdf>, págs. 701-710. ISSN: 0006-3568. DOI: 10.1093/biosci/biu098. URL: <https://doi.org/10.1093/biosci/biu098>.
- [64] Carlos J. Melian y Jordi Bascompte. «Food web structure and habitat loss». en. En: *Ecology Letters* 5.1 (ene. de 2002), págs. 37-46. ISSN: 1461-023X, 1461-0248. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2002.00280.x. URL:

- <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1461-0248.2002.00280.x> (visitado 14-04-2023).
- [65] Robert A. Meyers, ed. *Encyclopedia of Sustainability Science and Technology*. en. New York, NY: Springer New York, 2012. ISBN: 978-0-387-89469-0 978-1-4419-0851-3. DOI: 10.1007/978-1-4419-0851-3. URL: <https://link.springer.com/10.1007/978-1-4419-0851-3> (visitado 13-04-2023).
- [66] Atte Moilanen e Ilkka Hanski. «Habitat Destruction and Coexistence of Competitors in a Spatially Realistic Metapopulation Model». En: *The Journal of Animal Ecology* 64.1 (ene. de 1995), pág. 141. ISSN: 00218790. DOI: 10.2307/5836. URL: <https://www.jstor.org/stable/5836?origin=crossref> (visitado 13-04-2023).
- [67] Helen Moor et al. «Bending the curve: Simple but massive conservation action leads to landscape-scale recovery of amphibians». en. En: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119.42 (oct. de 2022), e2123070119. ISSN: 0027-8424, 1091-6490. DOI: 10.1073/pnas.2123070119. URL: <https://pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.2123070119> (visitado 13-04-2023).
- [68] Nicolas Mouquet y Michel Loreau. «Community Patterns in Source-Sink Metacommunities». en. En: *The American Naturalist* 162.5 (nov. de 2003), págs. 544-557. ISSN: 0003-0147, 1537-5323. DOI: 10.1086/378857. URL: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/378857> (visitado 14-04-2023).
- [69] Sean Nee y Robert M. May. «Dynamics of Metapopulations: Habitat Destruction and Competitive Coexistence». En: *The Journal of Animal Ecology* 61.1 (feb. de 1992), pág. 37. ISSN: 00218790. DOI: 10.2307/5506. URL: <https://www.jstor.org/stable/5506?origin=crossref> (visitado 13-04-2023).
- [70] Michael P. Perring et al. «Advances in restoration ecology: rising to the challenges of the coming decades». en. En: *Ecosphere* 6.8 (ago. de 2015),

- art131. ISSN: 2150-8925. DOI: 10.1890/ES15-00121.1. URL: <http://doi.wiley.com/10.1890/ES15-00121.1> (visitado 10-04-2023).
- [71] James Rosindell, Stephen P. Hubbell y Rampal S. Etienne. «The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten». en. En: *Trends in Ecology & Evolution* 26.7 (jul. de 2011), págs. 340-348. ISSN: 01695347. DOI: 10.1016/j.tree.2011.03.024. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534711000942> (visitado 10-04-2023).
- [72] Axel G. Rossberg et al. «Let's Train More Theoretical Ecologists – Here Is Why». en. En: *Trends in Ecology & Evolution* 34.9 (sep. de 2019), págs. 759-762. ISSN: 01695347. DOI: 10.1016/j.tree.2019.06.004. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534719301715> (visitado 13-04-2023).
- [73] Joan Roughgarden, Robert M. May y Simon A. Levin, eds. *Perspectives in ecological theory*. Princeton, N.J: Princeton University Press, 1989. ISBN: 978-0-691-08507-4 978-0-691-08508-1.
- [74] Alexandre F. Souza, Amarilys D. Bezerra y Solon Jonas Longhi. «Quasi-neutral community assembly: Evidence from niche overlap, phylogenetic, and trait distribution analyses of a subtropical forest in South America». en. En: *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 23 (dic. de 2016), págs. 1-10. ISSN: 14338319. DOI: 10.1016/j.ppees.2016.09.006. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S143383191630097X> (visitado 15-05-2023).
- [75] R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria, 2022. URL: <https://www.R-project.org/>.
- [76] *The State of the World's Biodiversity for Food and Agriculture*. en. FAO, 2019. ISBN: 978-92-5-131270-4. DOI: 10.4060/CA3129EN. URL: <http://www.fao.org/documents/card/en/c/ca3129en> (visitado 10-04-2023).

- [77] David Tilman. «Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats». en. En: *Ecology* 75.1 (ene. de 1994), págs. 2-16. ISSN: 00129658. DOI: 10.2307/1939377. URL: <http://doi.wiley.com/10.2307/1939377> (visitado 13-04-2023).
- [78] Derek P. Tittensor y Boris Worm. «A neutral-metabolic theory of latitudinal biodiversity: Neutral-metabolic theory of latitudinal diversity». en. En: *Global Ecology and Biogeography* 25.6 (jun. de 2016), págs. 630-641. ISSN: 1466822X. DOI: 10.1111/geb.12451. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/geb.12451> (visitado 21-04-2023).
- [79] Peter Török y Aveliina Helm. «Ecological theory provides strong support for habitat restoration». en. En: *Biological Conservation* 206 (feb. de 2017), págs. 85-91. ISSN: 00063207. DOI: 10.1016/j.biocon.2016.12.024. URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S000632071631103X> (visitado 10-04-2023).
- [80] Mark Vellend. «Conceptual Synthesis in Community Ecology». en. En: *The Quarterly Review of Biology* 85.2 (jun. de 2010), págs. 183-206. ISSN: 0033-5770, 1539-7718. DOI: 10.1086/652373. URL: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/652373> (visitado 10-04-2023).
- [81] Mark Vellend. *The theory of ecological communities*. Monographs in population biology. Princeton: Princeton University Press, 2016. ISBN: 978-0-691-16484-7.
- [82] David Sloan Wilson. «Complex Interactions in Metacommunities, with Implications for Biodiversity and Higher Levels of Selection». en. En: *Ecology* 73.6 (dic. de 1992), págs. 1984-2000. ISSN: 00129658. DOI: 10.2307/1941449. URL: <http://doi.wiley.com/10.2307/1941449> (visitado 13-04-2023).
- [83] B. Worm y Derek P. Tittensor. *A theory of global biodiversity*. Monographs in population biology 60. OCLC: on1005124728. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 2018. ISBN: 978-0-691-15483-1.

- [84] T. P. Young, D. A. Petersen y J. J. Clary. «The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms: Ecology of restoration». en. En: *Ecology Letters* 8.6 (abr. de 2005), págs. 662-673. ISSN: 1461023X, 14610248. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00764.x. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2005.00764.x> (visitado 14-04-2023).

A. Anexos

A.0.1. Anexo I: Derivación del solapamiento de nicho en el modelo de metapoblaciones de campo medio

Para calcular los valores del solapamiento de nicho, ρ , en los términos del modelo, primero es necesario encontrar los valores de los coeficientes de competencia intra e interespecíficos. Los mismos son los efectos que tiene sobre la tasa de crecimiento per cápita un individuo de la misma o de la otra especie. Podemos extender este razonamiento basado en individuos a uno basado en parches ocupados (ver Tilman 1994), y de esta forma es necesario calcular el valor de las pendientes resultantes de graficar la tasa de crecimiento per cápita y las fracciones de parches ocupados por cada conjunto de especies como puede verse en la figura S1 :

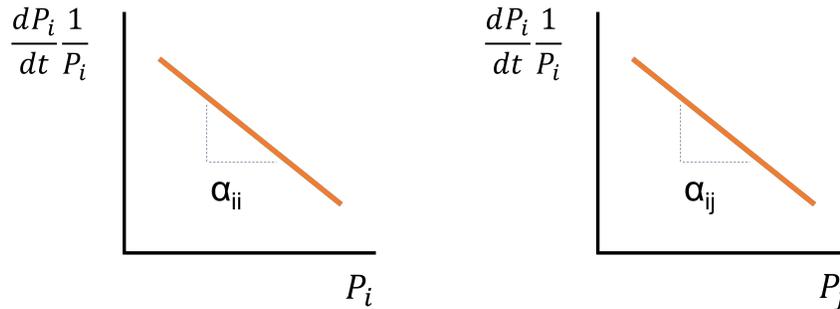


Figura S1: Las pendientes de la recta resultante de graficar las tasas de crecimiento per cápita en la fracción de parches ocupados y la fracción de parches ocupados nos permite obtener los coeficientes de competencia Lotka-Volterra

Dado que se está tratando de encontrar el solapamiento en los parches originales, se utilizan las ecuaciones que refieren al hábitat original, igualando H_1 a 1 e igualando a cero el valor de H_2 y los valores de la fracción de parches ocupados por cada especie en el H_2 :

$$\begin{cases} \frac{dP_1}{dt} = cP_1(1 - P_1 - \theta P_2) - eP_1 \\ \frac{dP_2}{dt} = cP_2(1 - P_2 - \theta P_1) - eP_2 \end{cases} \quad (\text{S1})$$

Por lo que:

$$\begin{cases} \frac{dP_1}{dt} \frac{1}{P_1} = c(1 - P_1 - \theta P_2) - e \\ \frac{dP_2}{dt} \frac{1}{P_2} = c(1 - P_2 - \theta P_1) - e \end{cases} \quad (\text{S2})$$

Que reordenando en los términos de la ecuación de la recta:

$$\begin{cases} \frac{dP_1}{dt} \frac{1}{P_1} = -cP_1 + c - c\theta P_2 - e \\ \frac{dP_2}{dt} \frac{1}{P_2} = -cP_2 + c - c\theta P_1 - e \end{cases} \quad (\text{S3})$$

Dado que la competencia es simétrica, los coeficientes intraespecíficos e interespecíficos son iguales para ambas especies, tomando los valores:

$$\alpha_{12} = \alpha_{21} = -c\theta \quad (\text{S4})$$

$$\alpha_{11} = \alpha_{22} = -c \quad (\text{S5})$$

A partir de esto y las ecuaciones (2) y (3) puede verse que:

$$\rho = \theta \quad (\text{S5})$$

A.0.2. Anexo II: Figuras Suplementarias

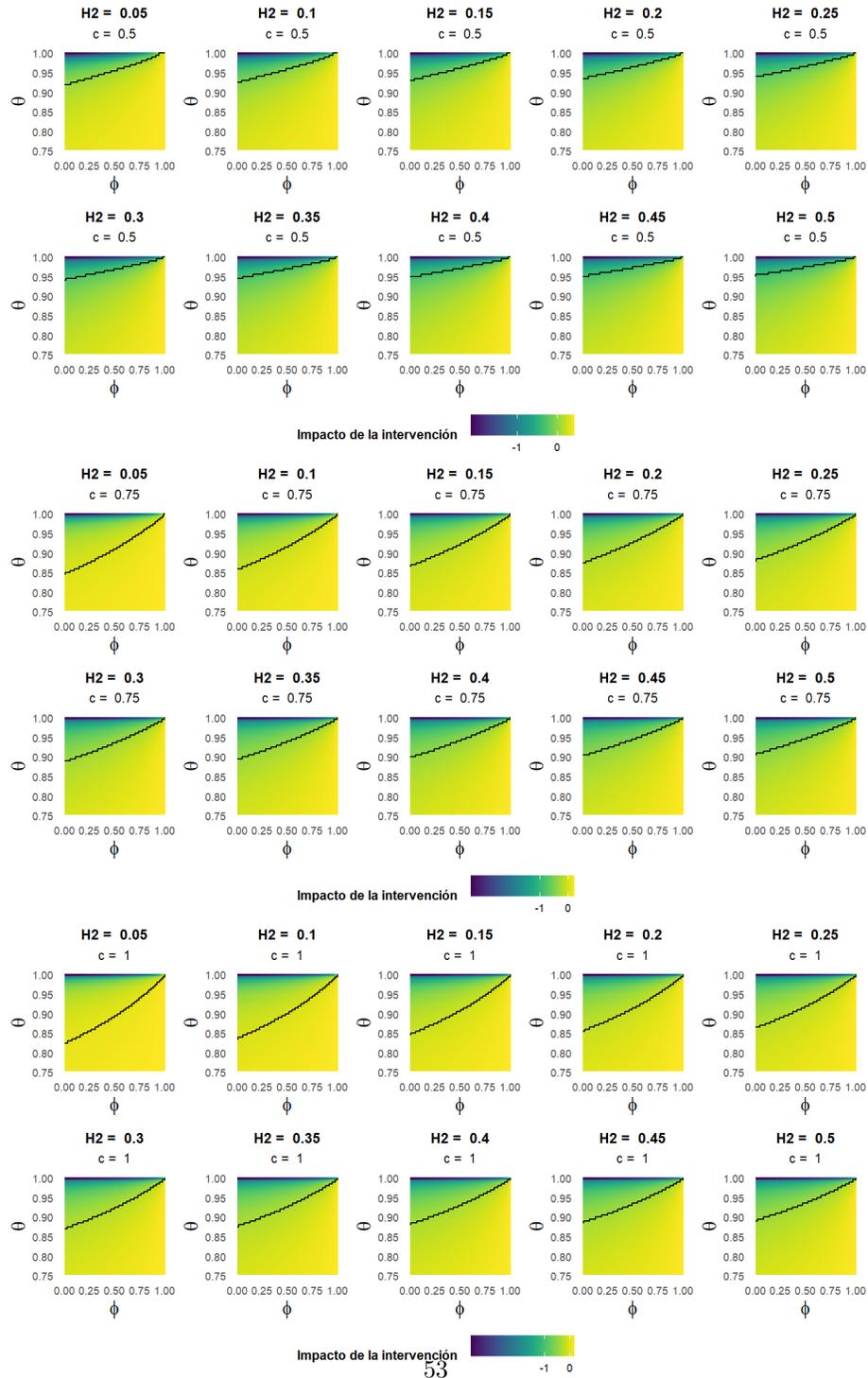


Figura S2: Resultados para todas las combinaciones de parámetros exploradas. Nótese que la escala del eje z (impacto de la intervención) varía para una mejor visualización. Figuras solo contemplan valores de θ superiores a 0.75 ya que intervención es siempre positiva para valores menores.

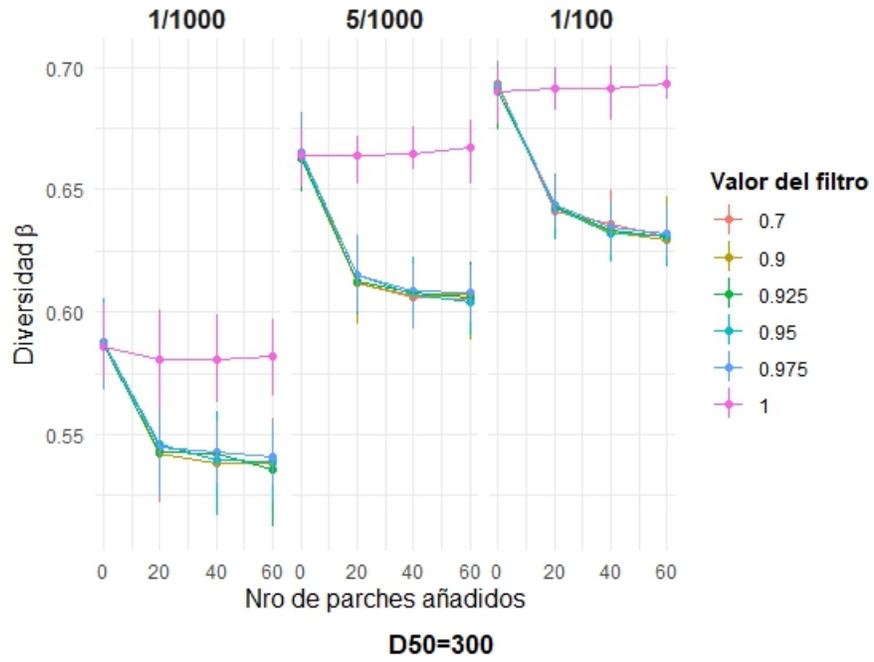


Figura S3: Diversidad θ promedio (Índice de Jaccard promedio) y número de parches añadidos al sistema para distintos valores de migración desde el pool y de diferencias en el desempeño de las especies menos favorecidas. Valor de D50 es 300.

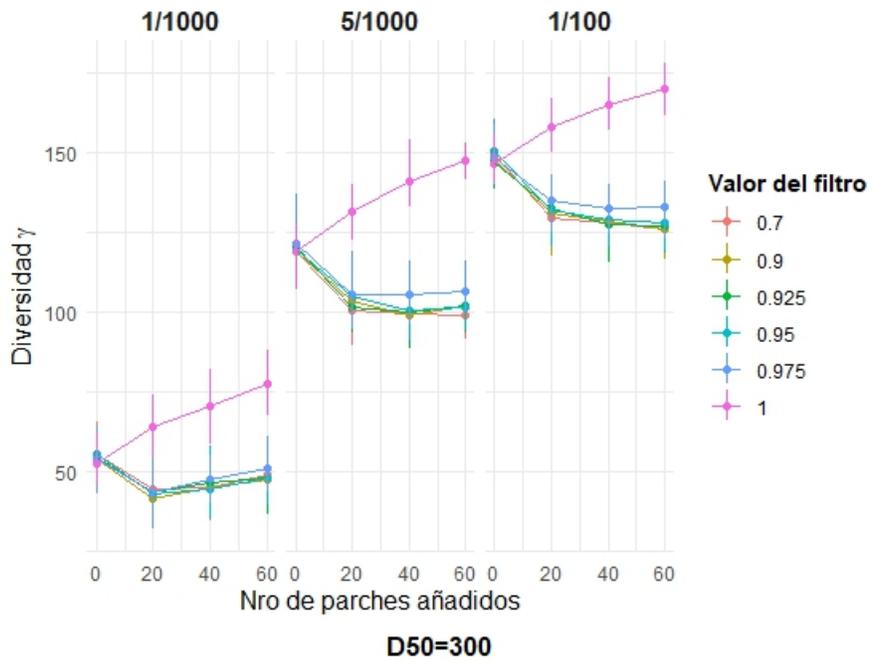


Figura S4: Diversidad γ (número total de especies en el sistema) y número de parches añadidos al sistema para distintos valores de migración desde el pool (1, 5 y 10 de cada mil) y de diferencias en el desempeño de las especies menos favorecidas. Valor de D50 es 300 .

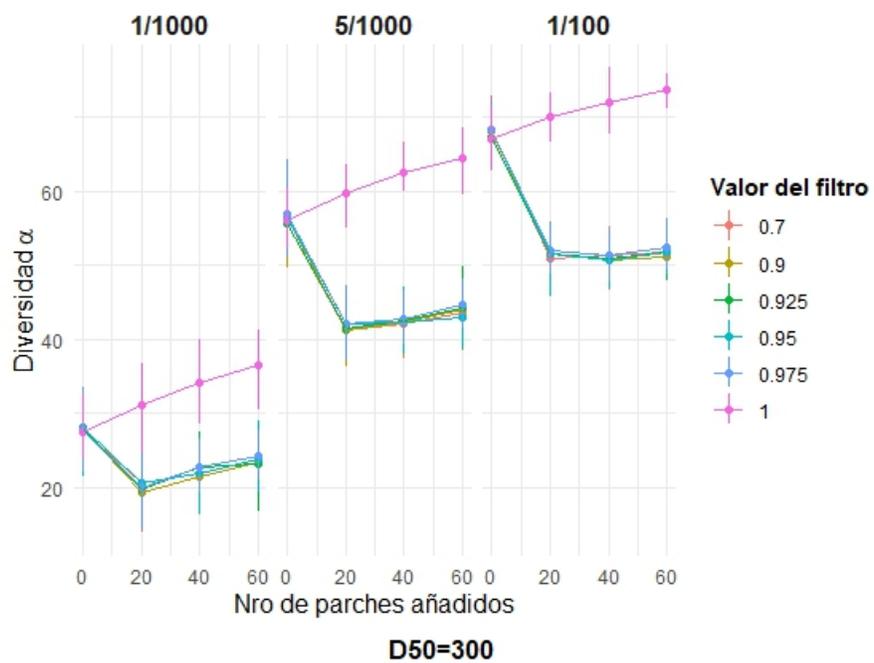


Figura S5: Diversidad α promedio (promedio de especies por parche) y número de parches añadidos al sistema para distintos valores de migración desde el pool (1, 5 y 10 de cada mil) y de diferencias en el desempeño de las especies menos favorecidas. Valor de D50 es 300.

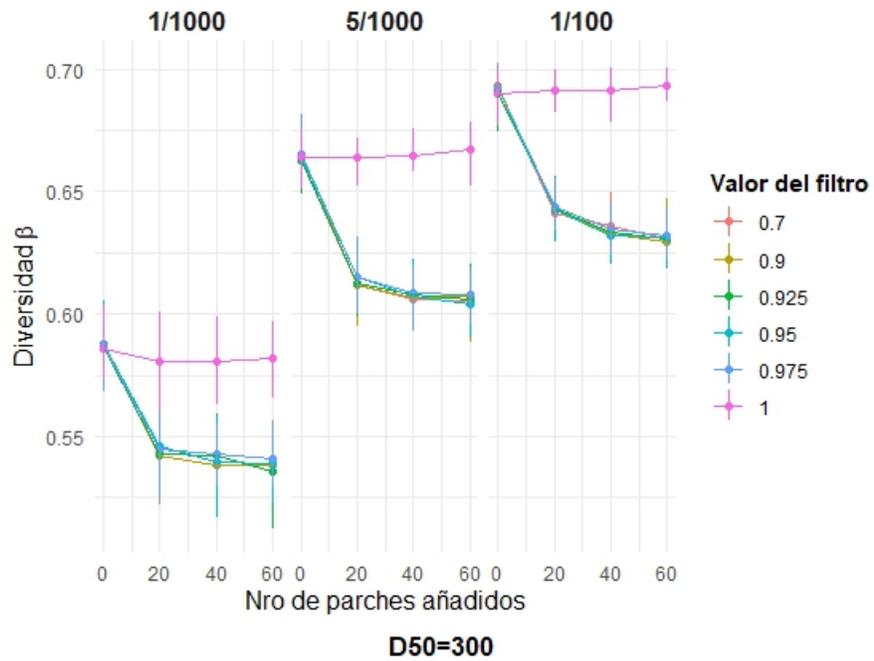


Figura S6: Diversidad β promedio (Índice de Jaccard promedio) y número de parches añadidos al sistema para distintos valores de migración desde el pool y de diferencias en el desempeño de las especies menos favorecidas. Valor de D50 es 300.

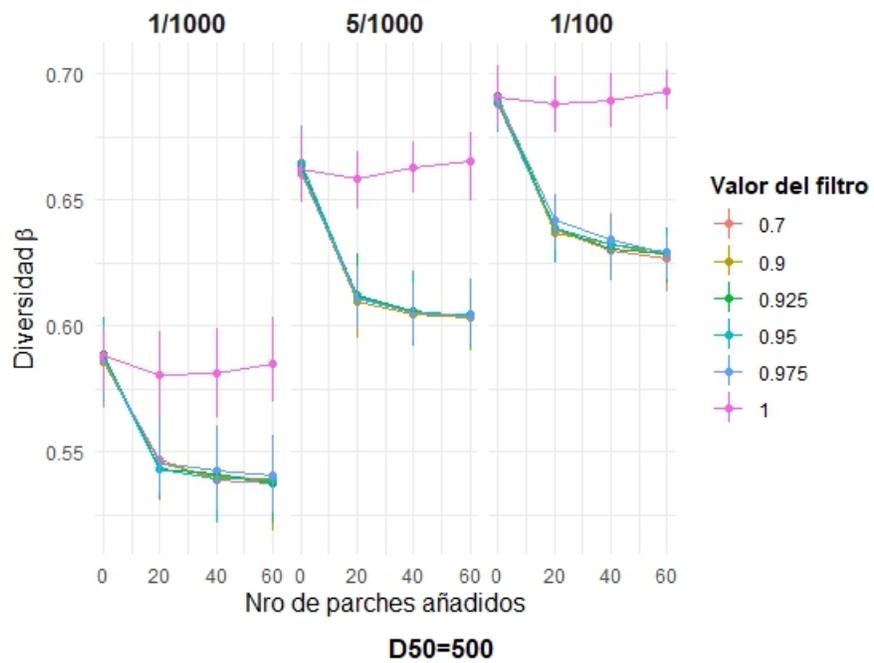


Figura S7: Diversidad β promedio (Índice de Jaccard promedio) y número de parches añadidos al sistema para distintos valores de migración desde el pool y de diferencias en el desempeño de las especies menos favorecidas. Valor de D50 es 500.

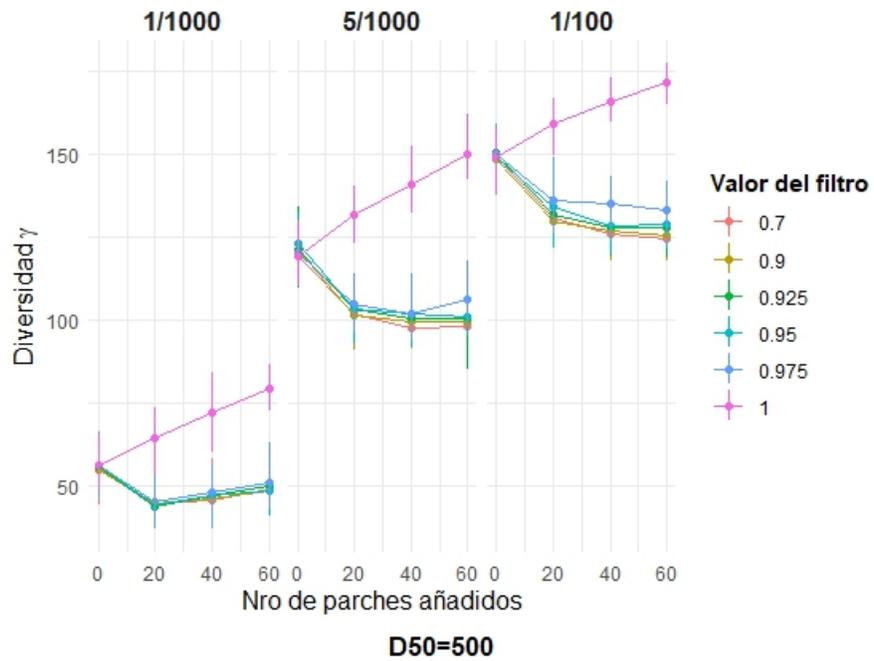


Figura S8: Diversidad γ (número total de especies en el sistema) y número de parches añadidos al sistema para distintos valores de migración desde el pool (1, 5 y 10 de cada mil) y de diferencias en el desempeño de las especies menos favorecidas. Valor de D50 es 500 .

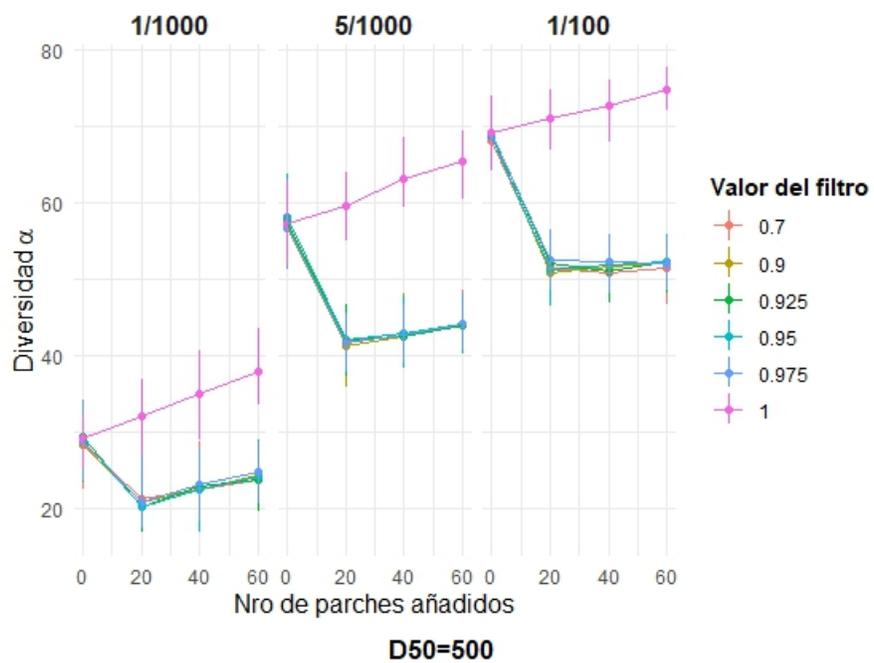


Figura S9: Diversidad α promedio (promedio de especies por parche) y n\u00famero de parches a\u00f1adidos al sistema para distintos valores de migraci\u00f3n desde el pool (1, 5 y 10 de cada mil) y de diferencias en el desempe\u00f1o de las especies menos favorecidas. Valor de D50 es 500.