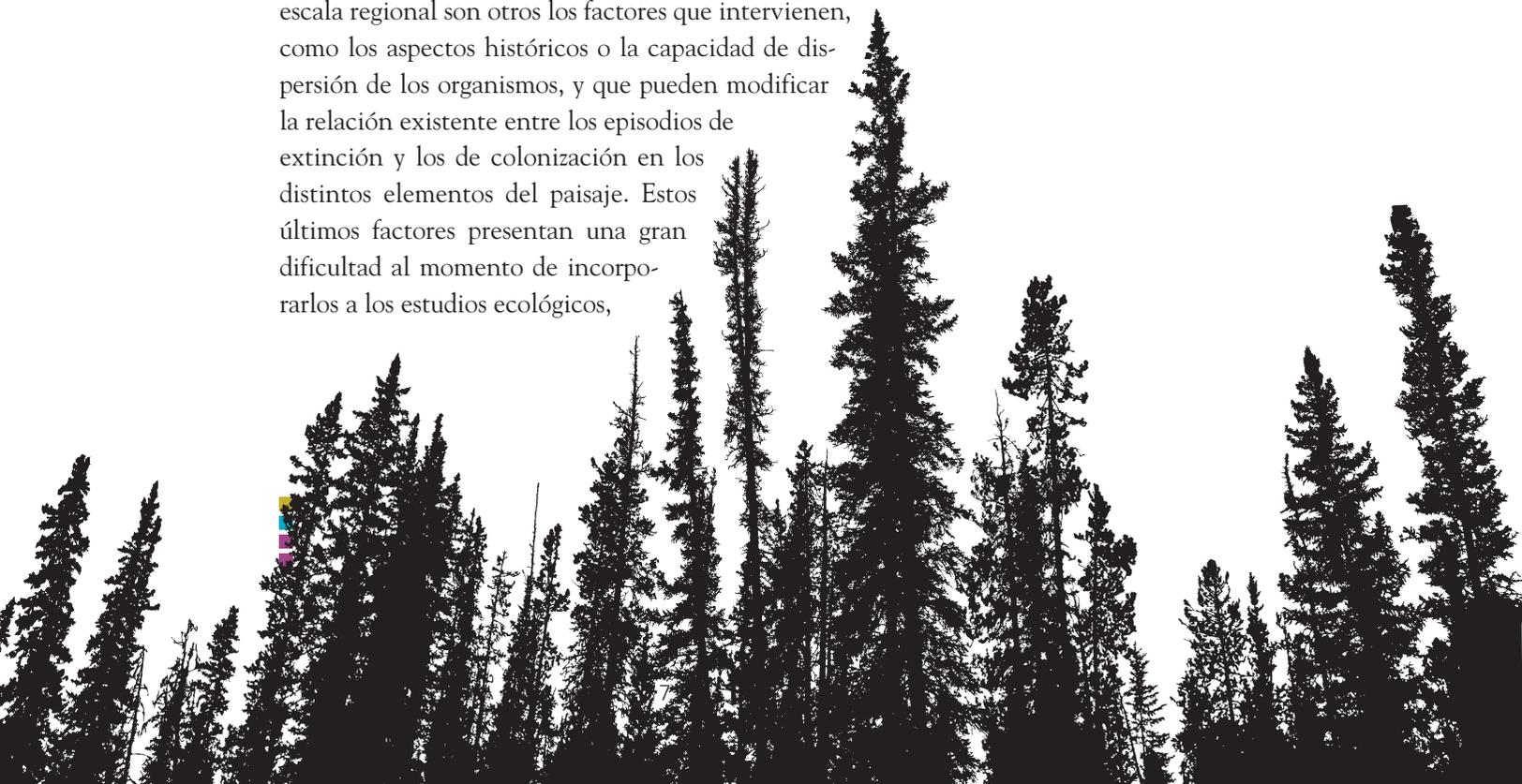


Nancy R. Mejía Domínguez, Leticia M. Ochoa Ochoa y Julián A. Velasco

# Dinámica de **metacomunidades** en **ecosistemas fragmentados**

La fragmentación de los ecosistemas es una realidad en México. La pérdida no uniforme de la cobertura vegetal ha dejado comunidades aisladas. Durante mucho tiempo la restauración ecológica se desarrolló sin un marco teórico de respaldo. Ante esto, la dinámica de metacomunidades surge para ayudar a determinar qué procesos ecológicos ocurren y en qué escalas (temporal y espacial) se desarrollan.

Un tema recurrente en el área de ecología en las últimas décadas se refiere a comprender aquellos procesos ecológicos que ocurren a escala local y regional, con el objetivo de determinar cómo se estructura una comunidad a escala local; es decir, conocer el número de especies y la abundancia de cada una de ellas en un lugar y tiempo determinado. Se han descrito diversos factores que modifican la estructura de una comunidad ecológica a escala local. En la escala regional son otros los factores que intervienen, como los aspectos históricos o la capacidad de dispersión de los organismos, y que pueden modificar la relación existente entre los episodios de extinción y los de colonización en los distintos elementos del paisaje. Estos últimos factores presentan una gran dificultad al momento de incorporarlos a los estudios ecológicos,





**Parche** ▶ Unidad geográfica delimitada por características ambientales propias (incluida la vegetación) que la diferencian del paisaje circundante.

pues por lo general se producen a gran escala, tanto espacial como temporal, y son dependientes de una o varias especies. Aunque actualmente existe un reconocimiento generalizado acerca de la importancia de los mecanismos que impactan en ambas escalas sobre las comunidades, aún existen modelos que siguen haciendo énfasis en los fenómenos locales, e incluso consideran implícitamente que una comunidad local está aislada y cerrada (por ejemplo, interacciones interespecíficas), así como modelos enfocados en los procesos regionales (por ejemplo, equilibrio entre tasas de extinción y de colonización).

**Metacomunidad: definición**

El concepto de metacomunidad ha reconciliado estos dos puntos de vista o escalas diferentes para observar el proceso de integración o **ensamble** de especies en una comunidad. En este sentido, la definición del término *metacomunidad* considera que la dinámica local de las comunidades se ve en parte influenciada por fenómenos que pueden actuar a escala regional. La clave es considerar que, en el proceso de ensamblaje de las comunidades, todas las especies “disponibles” (o fuente de especies colonizadoras) deben provenir de algún lugar específico, incluso de otros sitios locales con dinámicas similares. Si es el caso, estamos hablando de un sistema más extenso que una comunidad ecológica convencional. Entonces, una metacomunidad es el conjunto de comunidades locales conectadas a través de la dispersión de una o todas las especies que las componen.

**Ensamble** ▶ Conjunto de especies que comparten un tiempo y lugar geográfico delimitado.

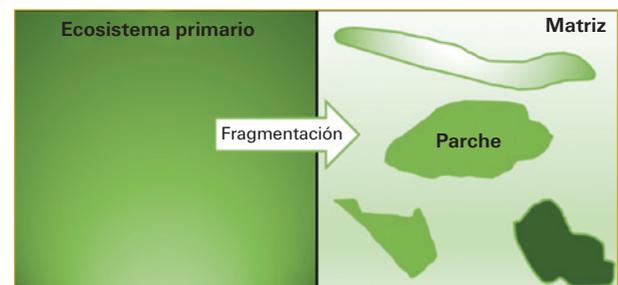
Para integrar la escala regional, una metacomunidad incluye a todos los individuos y las especies (de nivel trófico similar) en una colección regional de comunidades locales, unidas por la dispersión. Esta definición parece una extensión del concepto de metapoblación; sin embargo, la metacomunidad examina los mecanismos que mantienen local y regionalmente la riqueza de las especies. De este modo, se pueden plantear hipótesis al respecto de los procesos que explican el ensamble y los patrones de abundancia de las especies en una comunidad local con relación a aquellos fenómenos que puedan actuar a escala regional (fuente de especies). Este

desarrollo teórico y las investigaciones derivadas se han realizado a partir de cuatro principales modelos teóricos o paradigmas acerca de la dinámica de las metacomunidades. Cabe aclarar que, para todos estos enfoques, un **parche** es equivalente a una comunidad local, y que son modelos espacialmente implícitos. Esto significa que no consideran las relaciones espaciales entre estos parches; es decir, no influye el grado de similitud entre ellos de acuerdo con la distancia que los separa.

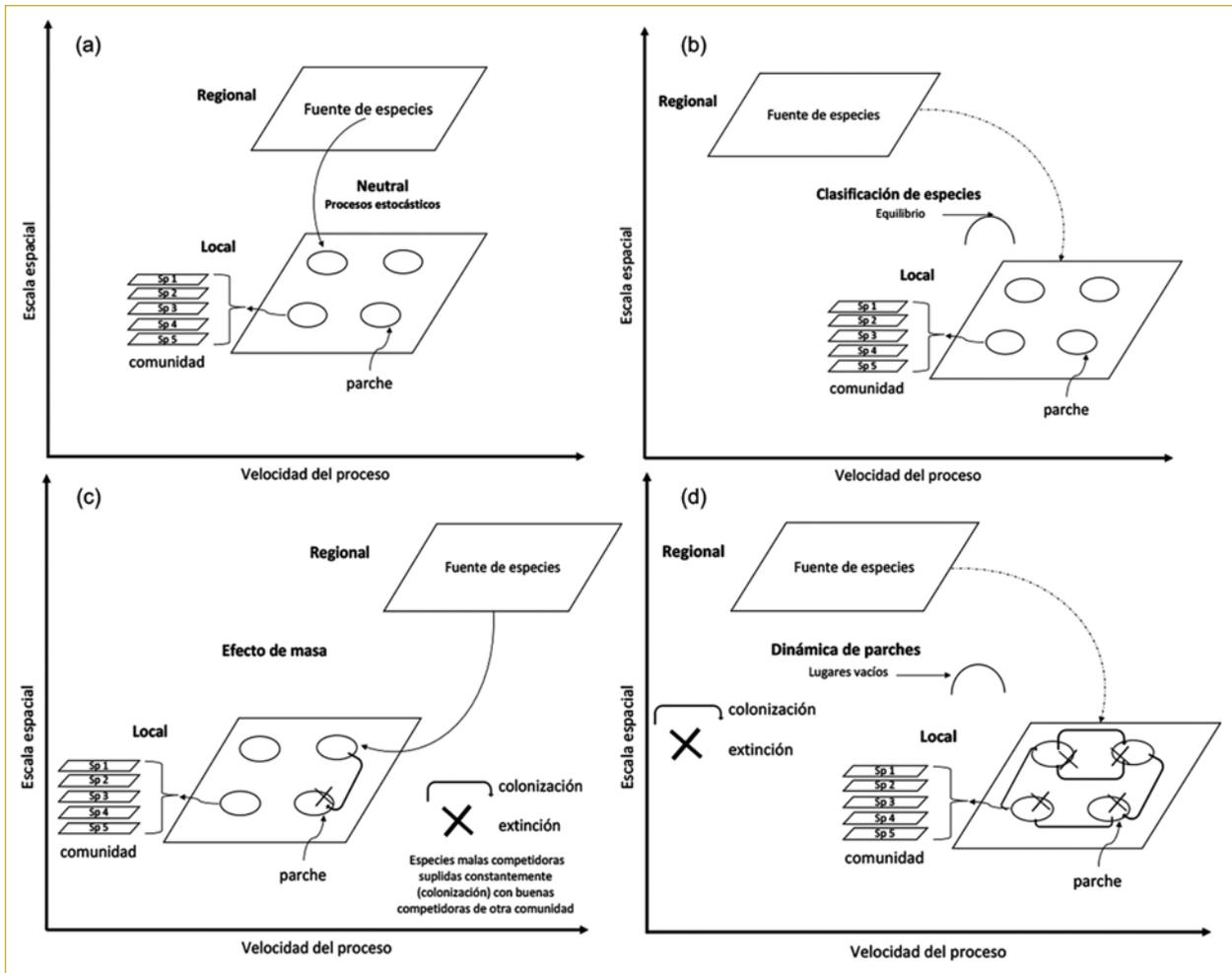
El surgimiento y desarrollo teórico de la dinámica de metacomunidades ha sido propiciado por la fragmentación del hábitat y su relación con la diversidad. Después de que un ecosistema es alterado, por lo general debido a las actividades humanas, quedan parches del ecosistema original inmersos en un paisaje o matriz diferente al “original” (véase la Figura 1). Los estudios de los ecosistemas fragmentados típicamente usan tendencias empíricas para predecir cómo cambiarían las comunidades durante la fragmentación; no obstante, hacía falta una teoría general para predecir las respuestas de las comunidades bajo estas circunstancias. En este sentido, los vínculos entre comunidades son especialmente críticos para la persistencia de las especies en paisajes alterados y complejos donde los fragmentos de vegetación varían espacial y temporalmente.

**Cuatro modelos teóricos**

El primero de los modelos es el llamado neutral (véase la Figura 2a), según el cual todas las especies



**Figura 1.** Representación de los parches que se forman después de la fragmentación ocasionada, por lo general, debido a las actividades humanas que modifican el ecosistema primario. La superficie donde quedan inmersos estos parches se conoce como matriz.



**Figura 2.** Procesos ecológicos de la dinámica de metacomunidades según los cuatro modelos teóricos. La dinámica espacial (regional-local) está representada en el eje de las ordenadas; la velocidad a la que ocurren los diferentes procesos está representada en el eje de las abscisas. *a)* En el modelo neutral, se espera que la diversidad local de especies resulte del balance estocástico entre la colonización y la extinción de los parches locales a partir de la fuente regional de especies. Ambos procesos ocurren a la misma velocidad. *b)* En el modelo de clasificación de especies, la diversidad local resulta de las interacciones ecológicas entre las especies y estos procesos ecológicos ocurren de forma más rápida en los parches locales. *c)* En el modelo de efecto de masa, los procesos que generan la diversidad de especies son interacciones ecológicas y balances de colonización y extinción estocásticos. Los procesos que ocurren a escala local son más lentos. *d)* En el modelo de dinámica de parches, la diversidad local es explicada por un balance de colonización y extinción, pero que ocurre a una tasa más rápida que en el modelo neutral.

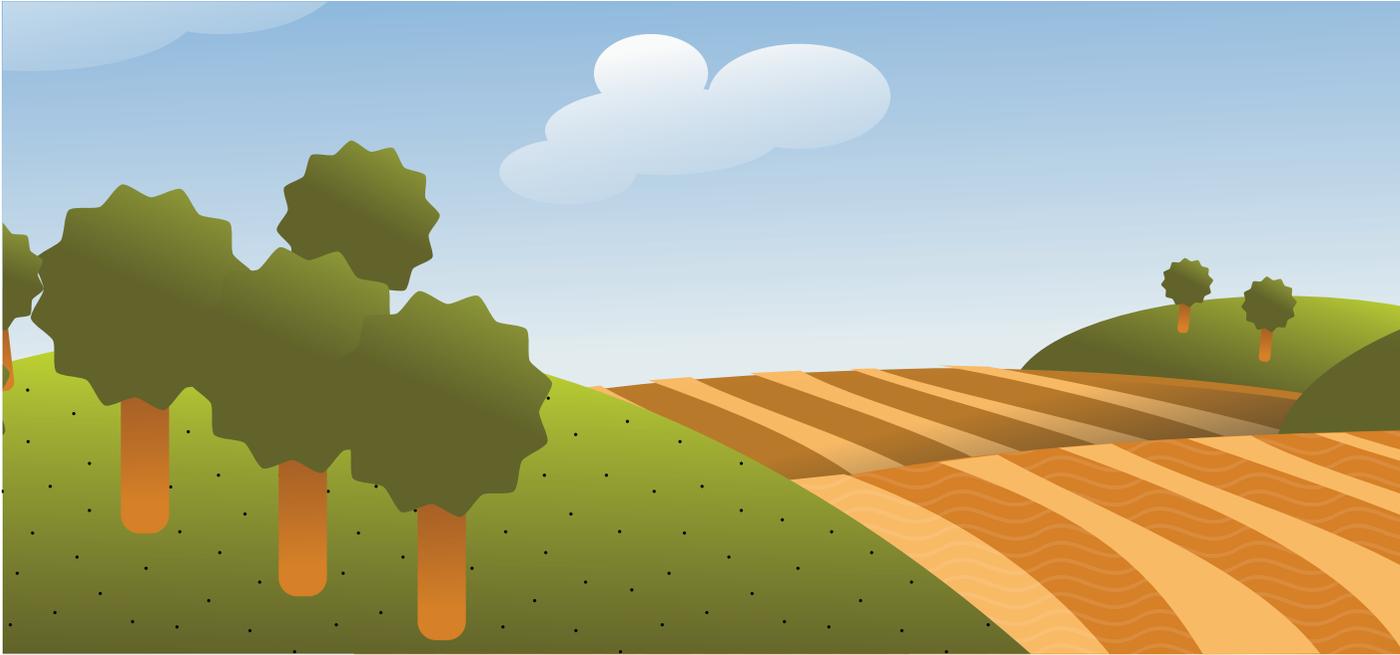
son idénticas en sus rasgos ecológicos; es decir, todas son similares en su habilidad competitiva, dispersión y adecuación (capacidad de dejar descendencia fértil). De esta manera, el ensamble entre ellas no ocurre en forma determinista, y la dinámica de las comunidades locales es impulsada por procesos azarosos o **estocásticos** (probabilidades de emigración, inmigración, especiación y extinción).

El segundo modelo es el de clasificación de especies (*species-sorting*), el cual considera que los procesos que actúan a escala local son suficientemente

efectivos como para excluir a especies localmente en función de sus cualidades específicas. Asimismo, explica que los procesos locales (por ejemplo, las interacciones ecológicas) ocurren a mayor velocidad que los fenómenos de dispersión. Este modelo supone que la comunidad local y la metacomunidad están en un equilibrio, conforme al cual las especies son equivalentes en términos ecológicos a escala local bajo condiciones de disponibilidad ilimitada de todos los recursos. En este sentido, en un gradiente ambiental o heterogeneidad alta de recursos entre

### Estocásticos

Pertenecientes o relativos al azar. En ecología, se refiere a aquellos procesos que tienen un comportamiento indeterminado.



los parches, se espera que haya diferencias relevantes en el número de nacimientos y muertes de las especies (demografía) y la dispersión entre parches será importante porque permitirá que se originen cambios en la composición de las comunidades locales bajo diferentes condiciones ambientales (véase la Figura 2b). Así, las especies quedarán más o menos segregadas en sus respectivos nichos ecológicos con episodios recurrentes de dispersión.

El tercer modelo, llamado efecto de masa (*mass-effect*), es opuesto al modelo de clasificación de especies, ya que supone que los episodios de dispersión se presentan a un ritmo superior al de los mecanismos locales de coexistencia (por ejemplo, competencia). Por lo tanto, se espera que sean excluidas las especies que son “malas competidoras” en una comunidad, las cuales serán continuamente reemplazadas con nuevos individuos provenientes de comunidades donde son especies llamadas “buenas competidoras”. Bajo este concepto, la dinámica de los inmigrantes es la que determina a la comunidad en una escala local; entonces, a escala regional no se observa una segregación tan clara de las especies, ya que son rescatadas localmente (véase la Figura 2c).

El último modelo, llamado dinámica de parches (*patch dynamics*), supone que los parches son homo-

géneos en recursos y condiciones, por lo que propone que la dinámica espacial es dominada por la extinción y la colonización local. De este modo, las extinciones estocásticas en las comunidades locales pueden detener la llegada al punto “clímax” esperado (por ejemplo, un punto donde ya no pueden llegar más especies) en el proceso de ensamble y, asimismo, permitir “lugares vacíos” (como aquellos sitios donde las especies nuevas podrían colonizar por estar libres de competidores). Sin embargo, predice que los competidores inferiores pueden existir en las comunidades locales, incluso si se extinguen en prácticamente todas éstas, sólo si tienen una tasa de dispersión más alta que la de los competidores superiores (véase la Figura 2d).

El desarrollo teórico de estos modelos ha seguido avanzando, aunque, por lo general, de manera separada, mediante ajustes y, a veces, contrastes con el resto de los modelos. El caso más claro es el del modelo neutral, cuyo desarrollo teórico recibe críticas y modificaciones constantes. La equivalencia ecológica propuesta por esta teoría se evalúa en las comunidades locales para contrastarla con el modelo de clasificación de especies. Aunque existe evidencia que documenta la coexistencia de especies que parecen ser similares o idénticas (Chase y Leibold, 2003),



también hay muchos casos de segregación de nicho (por ejemplo, donde dos especies se diferencian en sus rasgos para minimizar la competencia interespecífica), así como de la observación de diferencias ecológicas múltiples y significativas entre especies de cualquier comunidad. Sin embargo, resulta ser un enfoque poco productivo a la hora de determinar si la segregación de nicho o la dinámica neutral son responsables de la estructuración de las metacomunidades. El autor de la teoría neutral, Stephen Hubbell, la propone no como modelo único, sino como una forma de poner a prueba (a manera de modelo nulo) la importancia de los procesos estocásticos (por ejemplo, cambio aleatorio de la abundancia de las especies a lo largo del tiempo, dispersión al azar, o bien especiación al azar) para la estructuración de las comunidades naturales.

Los estudios que integran ambos enfoques (local y regional) han mostrado que realmente los supuestos de las teorías de las metacomunidades dependen de la escala, como en el caso de la teoría neutral, pues aparentemente la supuesta equivalencia ecológica se pierde a escalas muy pequeñas. Estos resultados sugieren que los mecanismos de coexistencia neutrales y de repartición del **espacio ecológico disponible** pueden funcionar de manera simultánea en

diferentes escalas temporales y espaciales. Además, una visión espacialmente explícita de la coexistencia (donde la distancia y configuración geográfica de los parches importan) podría ser una manera de estudiar esta dinámica para reconciliar ambas perspectivas. Estas evidencias han dado pauta a que, más que someter a prueba una teoría, se evalúe el papel de cada uno de los modelos o la combinación de los procesos propuestos en la estructuración de las comunidades.

### ■ **Relación con los sistemas fragmentados**

■ Los modelos conceptuales de la dinámica de metacomunidades permiten dar otro enfoque al estudio de la estructuración de las comunidades en los ecosistemas fragmentados o espacialmente estructurados. La principal contribución de la teoría de las metacomunidades es la consideración de que estos procesos de ensamble suceden en las comunidades que están conectadas, integradas y abiertas en distintos niveles. Entonces, debemos evaluar las predicciones de los diferentes modelos respecto de las comunidades locales (véase la Figura 2). Bajo la perspectiva de la clasificación de especies, la dispersión no tiene un efecto sobre la diversidad local y supone que ésta no afecta la demografía de las especies. Esta visión corresponde al enfoque clásico en el estudio de la regeneración natural en un sistema fragmentado, en el cual sólo se evalúa la variación de los factores limitantes y de las disyuntivas de las especies en sus habilidades competitivas. Por otra parte, el modelo de efecto de masa también reconoce las disyuntivas entre especies, pero enfatiza la variación en su habilidad de colonización de los fragmentos; por ejemplo, uno de los efectos de la dispersión es la inmigración de individuos, que puede aumentar la tasa de reclutamiento más allá de lo que se espera en las comunidades cerradas. Este enfoque es más parecido a lo que actualmente se ha tratado de incorporar al estudio de la regeneración y de los ecosistemas fragmentados mediante los efectos de la dispersión limitada en la coexistencia de especies. Sin embargo, no se han abordado los efectos aditivos de la inmigración en la demografía de las

#### **Espacio ecológico disponible**

Dado un espacio geográfico determinado, es el espacio donde puede existir la vida.



especies en las comunidades locales. El integrar estos efectos permitiría evaluar la influencia del flujo de individuos, como propone la perspectiva del efecto de masa. No obstante, el efecto de rescate del flujo de individuos se ha demostrado mediante el estudio de las consecuencias de la fragmentación, pero no de las predicciones *a priori*. Hay estudios que muestran indicios de este efecto sobre la diversidad de especies en cada fragmento y han demostrado que al mantener **corredores** entre los fragmentos se favorece la dispersión, que puede reducir la pérdida de especies. Por otro lado, la perspectiva de la dinámica de parches, en principio, pareciera no tener implicaciones en la manera de estudiar la regeneración de parches de vegetación, por el supuesto de homogeneidad; sin embargo, el enfoque para abordar la disyuntiva entre habilidad competitiva y de dispersión de las especies podría ser útil para comprender sus efectos sobre el mantenimiento de las conexiones entre parches similares en una matriz heterogénea.

Adicionalmente, la teoría neutral también puede hacer predicciones sobre algunos de los efectos de la fragmentación del hábitat, en cuanto al tamaño del parche. No obstante, habría que incorporar la influencia desproporcionada sobre la colonización y

extinción local de las especies según sus rasgos ecológicos. Además, a nivel trófico, si una especie es diferente respecto a su capacidad de competir en los distintos parches y para la colonización de los nuevos, estas diferencias serán afectadas por la fragmentación del hábitat. No obstante, la teoría neutral no toma en cuenta las diferencias entre los rasgos de la especie y puede decir poco sobre cómo la fragmentación diferenciada alteraría la composición de las especies, así como sus interacciones con otras especies en la comunidad.

### Comentarios finales

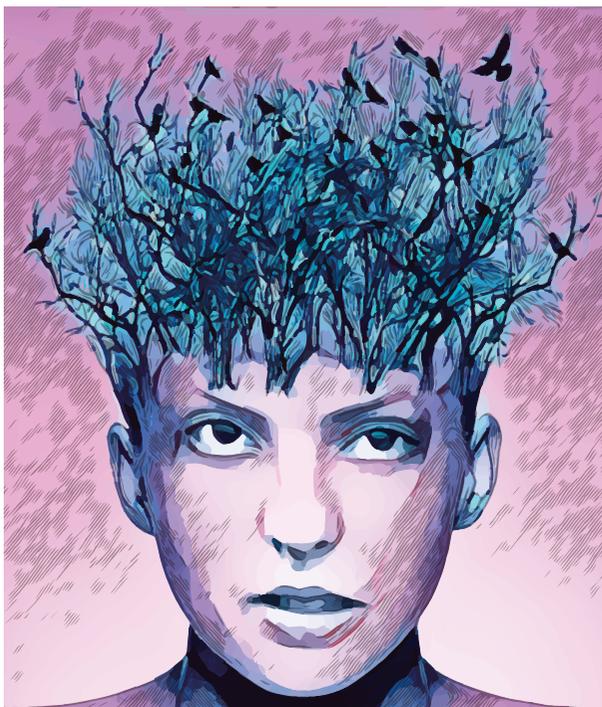
Los cuatro modelos descritos se enfocan en diferentes procesos para el estudio de la estructuración de las comunidades fragmentadas. Sin embargo, ninguno de ellos hace explícito cuáles son los efectos del tamaño del parche o fragmento que pueden afectar el potencial regenerativo de los bosques. También omiten las consecuencias de la disimilitud de los parches en función de la distancia entre ellos sobre las tasas dispersión de las especies y su desempeño en éstos. Al no ser modelos espacialmente explícitos, ignoran la probabilidad de que los parches cercanos sean más parecidos entre sí (autocorrelación espacial), lo cual podría modificar la probabilidad de que un individuo (especie) llegue a un sitio “favorable” para su establecimiento o donde puede ser excluido (bajo la perspectiva de efecto de masa o clasificación de especies). Tampoco consideran que el grado de conectividad entre los parches está muy relacionado con el arreglo espacial de los mismos. Está claro que considerar explícitamente el contexto espacial mejoraría los modelos y los haría más realistas. Pero sabemos que obtener un modelo más parecido a la realidad es mucho más complejo y, por lo tanto, más difícil de plasmar y examinar.

En resumen, las contribuciones del desarrollo teórico de la dinámica de metacomunidades al estudio de los ecosistemas fragmentados son las siguientes:

1. El proceso de intercambio de individuos (especies) no sucede en sitios (microhábitats, parches o comunidades) aislados ni cerrados.

### Corredores

Espacios geográficos delimitados que proporcionan conectividad, a partir del movimiento de individuos, entre paisajes, ecosistemas y parches -naturales o modificados- y aseguran el mantenimiento de la diversidad biológica y los procesos ecológicos y evolutivos.



2. Es necesario incorporar procesos que ocurren a una escala mayor dentro del estudio de la diversidad local (micrositios y localidades).
3. El aspecto clave entre estas escalas y los procesos que suceden en ellas es la dispersión.
4. Se debe considerar la influencia de los procesos propuestos en cada uno de los cuatro modelos sobre el ensamble de la comunidad.
5. Finalmente, es crucial identificar la importancia de cada uno de estos procesos o su efecto combinado.

En este sentido, el estudio de los ecosistemas espacialmente estructurados o fragmentados debería integrar procesos que permitan la incorporación de individuos de otras comunidades o parches con efectos en la dinámica de la comunidad local en un contexto espacial.

#### **Nancy R. Mejía Domínguez**

Red de Apoyo a la Investigación, Coordinación de la Investigación Científica, Universidad Nacional Autónoma de México.

nmejia@cic.unam.mx

#### **Leticia M. Ochoa Ochoa**

Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

leticia.ochoa@ciencias.unam.mx

#### **Julián A. Velasco**

Centro de Ciencias de la Atmósfera, Universidad Nacional Autónoma de México.

juvelas@gmail.com

#### **Referencias específicas**

- Amarasekare, P. y R. M. Nisbet (2001), "Spatial Heterogeneity, Source-Sink Dynamics, and the Local Coexistence of Competing Species", *The American Naturalist*, 158:572-584.
- Cadotte, M. W. (2007), "Concurrent niche and neutral processes in the competition-colonization model of species coexistence", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 274:2739-2744. Disponible en: <doi.org/10.1098/rspb.2007.0925>, consultado el 17 de agosto de 2020.
- Chase, J. M. y M. A. Leibold (2003), *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*, Chicago, University of Chicago Press.
- Grainger, T. N. y B. Gilbert (2016), "Dispersal and diversity in experimental metacomunities: linking theory and practice", *Oikos*, 125:1213-1223.
- Holyoak, M., M. A. Leibold y R. D. Holt (2005), *Metacomunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*, Chicago, University of Chicago Press.
- Hubbell, S. P. (2001), *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Princeton, Princeton University Press.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau y A. González (2004), "The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology", *Ecology Letters*, 7:601-613. Disponible en: <doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>, consultado el 17 de agosto de 2020.
- Logue, J. B., N. Mouquet, H. Peter, H. Hillebrand y Metacommunity Working Group (2011), "Empirical approaches to metacomunities: a review and comparison with theory", *Trends in Ecology & Evolution*, 26:482-491.
- Presley, S. J., C. L. Higgins y M. R. Willig (2010), "A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure", *Oikos*, 119:908-917.
- Tilman, D. (2004), "Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101:10854-10861.