

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS FÍSICAS

DEPARTAMENTO DE ESTRUCTURA DE LA MATERIA, FÍSICA TÉRMICA Y
ELECTRÓNICA



TRABAJO DE FIN DE GRADO

Código de TFG: ETE40

Física de los Ecosistemas

Ecosystem physics

Supervisor/es: Francisco Javier Cao García

Arturo Abril Martínez

Grado en Física

Curso académico 2021-22

Convocatoria Julio

Resumen:

En este trabajo se estudia numéricamente el efecto que tienen el tamaño del sistema, las dinámicas locales y la dispersión en una meta-población unidimensional que, tras ser perturbada, se deja evolucionar hacia su solución de equilibrio estable. Se evalúa el efecto que tienen los parámetros tanto del modelo como de la perturbación en el tipo de recuperación del sistema y su estabilidad, así como la relación que existe entre ambas. Se incluye, junto al resultado de las simulaciones, un análisis dimensional del sistema que predice el tipo de recuperación en función de los parámetros del sistema para una perturbación dada. Por último, se comentan ejemplos más complejos a los que se puede extender el marco teórico desarrollado y dificultades en su aplicabilidad.

Abstract:

In this work the effect of sistem size, local dynamics and dispersal on the recovery of a one dimensional meta-population from a single pulse disturbance is studied. The main assumptions are that this sistem has an equilibrium solution and that it always recovers from the disturbance. The effect of both the model and the disturbance parameters on the recovery process is investigated, as well as the relationship between recovery and the system stability. A dimensional analysis is also done along with simulations which predicts the transition between recovery regimes given both the model and the disturbance parameters. Lastly, some examples are discussed as well as to what extent this framework is aplicable.

Índice

1. Introducción	3
2. Objetivos	4
3. Métodos	4
4. Resultados	5
4.1. Perfiles de recuperación y mapas de parámetros	5
4.2. Tiempos de recuperación	8
4.3. Regímenes de recuperación y transición entre regímenes.	8
4.4. Análisis dimensional y frentes de propagación	10
5. Conclusiones	10
A. Anexo	13
A.1. Estudio analítico de las fronteras entre regímenes de recuperación	13
B. Referencias	14

1. Introducción

La física de los ecosistemas estudia las relaciones existentes entre organismos vivos y su ambiente desde un enfoque teórico. Usando como punto de partida un modelo matemático, se realizan simulaciones numéricas para explicar y predecir el comportamiento de un sistema.

Este trabajo se encuentra, más concretamente, dentro del marco de la dinámica de poblaciones.

Como punto de partida, se definen algunos conceptos básicos a los que se hará referencia a lo largo del trabajo: Una **población** es un conjunto de organismos vivos de la misma especie que, en esencia, se reproducen y mueren. La velocidad con la que suceden estos acontecimientos (nacimientos y muertes) fija las dinámicas locales de esta población. Una **meta-población** o “población de poblaciones” es un conjunto de poblaciones de organismos de una misma especie interconectadas. El paso de individuos entre las diferentes poblaciones locales es potencialmente importante para la supervivencia del sistema en su totalidad.

Merece la pena remarcar que las **dinámicas locales** y la migración o **dispersión** de individuos operan en escalas espaciales distintas. El primer proceso dependerá del tamaño de cada población, definido como el número de individuos que la componen (localmente), mientras que el segundo dependerá de cómo se mueven los individuos por todo el sistema (entre cada una de las poblaciones locales)(págs. 2-6 [3]).

Este trabajo se centra en estudiar cómo influyen la dispersión, las dinámicas locales y el tamaño del sistema en la recuperación de una meta-población tras ser perturbada. El primero de estos tres factores es amplio y complejo. A continuación se presentan algunas ideas relacionadas extraídas de la bibliografía.

En primer lugar, la **dispersión** tiene dos efectos fundamentales en la dinámica de una meta-población: promueve la sincronía espacial e induce estabilidad en el sistema. Lo primero se entiende como una correlación positiva de las dinámicas locales entre sitios del sistema. La estabilidad inducida por la dispersión (EID) ocurre cuando un sistema tiene menor probabilidad de extinguirse globalmente¹ con dispersión que sin ella. En el estudio [2] se puede ver cómo estas dos consecuencias de la dispersión pueden estar tanto positiva como negativamente correlacionadas. A pesar de que una sincronía total entre los sitios del sistema tiene un efecto claramente desestabilizante, grados de sincronía menores pueden tanto promover como disminuir EID. En el modelo de este trabajo se puede observar claramente cómo valores mayores de dispersión resultan en una mayor sincronía y tiempos de recuperación más cortos, lo cual se relaciona con EID² (ver figura 1). Como casos extremos, la dispersión puede ser tan pequeña que no exista apenas EID y las partes del sistema más perjudicadas no puedan ser ayudadas por aquellas en buen estado (más pobladas) o bien puede ser tan grande que sincronice por completo las dinámicas locales del sistema (lo cual puede resultar, en caso de una perturbación en una parte del sistema, en una extinción global). El primero de estos casos, niveles bajos de dispersión que dificultan la recuperación de regiones dañadas, se ejemplifica en la disminución de los niveles de dispersión de algunas especies por el ser humano como consecuencia de la fragmentación de hábitat.

Por otra parte, existe una relación directa entre los niveles de dispersión y de biodiversidad en un sistema multiespecie. Si bien una dispersión que ocurra a escalas espaciales muy grandes puede llegar a disminuir la biodiversidad en ecosistemas en los que hay especies que compiten por los recursos [4], niveles intermedios promueven la biodiversidad, y ésta la estabilidad del sistema [5].

Con respecto al **tamaño del sistema**, existe una famosa relación en ecología: la relación

¹Se definen dos tipos básicos de extinción en un conjunto de poblaciones: **extinción local** (de una subpoblación) y **extinción global** (del sistema entero) correspondientes a los casos en los que el número de individuos que forman la subpoblación, población total llega a cero respectivamente.

²En este modelo la **estabilidad** del sistema se define como la rapidez con la que este se recupera tras ser perturbado.

especies-área (ver pág. 156 [3]). Esta relación establece que el número de especies es mayor en regiones de mayor área, y la justificación más directa es que mayores áreas tienen cabida para un mayor número de ecosistemas, y por tanto potencialmente para un mayor número de especies. Mayor diversidad, como se ha comentado anteriormente, influye positivamente en la estabilidad de un sistema.

Las **dinámicas locales** modulan los procesos comentados anteriormente inducidos por la dispersión: sincronización del sistema y EID. Aquí se trabaja con un modelo que refleja los efectos negativos de la perturbación haciendo que las dinámicas locales sean mucho más lentas en las zonas más afectadas (ver ec. 3.2).

2. Objetivos

El trabajo se centra en reproducir los resultados principales de la referencia [6], comprenderlos y sintetizar sus consecuencias. Se estudia numéricamente la recuperación de una meta-población en una dimensión en la que hay dispersión entre las partes del sistema tras una única perturbación de pulso. Las asunciones principales son que el sistema tiene un estado de equilibrio estable, que es en el que se encuentra antes de ser perturbado, y que las dinámicas locales son más lentas cuanto más lejos esté la parte del sistema en consideración del equilibrio. La recuperación del sistema se clasifica en tres regímenes: **Recuperación Aislada** (RA), en la que la dispersión no juega un papel relevante en la recuperación y cada parte del sistema se recupera de forma independiente, **Recuperación de Rescate** (RR), en la que es la dispersión entre sitios la que media la recuperación del sistema y **Recuperación Mezclada** (RM), en la que la dispersión es tan fuerte que, tras la perturbación, el sistema se homogeneiza primero para después empezar a recuperarse como un todo. Se exploran estos tres regímenes con simulaciones y se comparan los resultados obtenidos con los esperados por fórmulas analíticas derivadas de un análisis dimensional del sistema. Finalmente se comenta la relevancia del estudio y hasta que punto los resultados son extendibles a modelos más complejos.

3. Métodos

La ecuación que determina las dinámicas del modelo es

$$\partial_t N = rNF(N) + d\partial_{xx}N, \quad (3.1)$$

donde ∂_t denota la derivada parcial respecto al tiempo, ∂_{xx} la derivada parcial con respecto a la dimensión espacial dos veces, r es el **ratio de crecimiento** y d el **coeficiente de difusión** o dispersión. La función $N(t, x)$ representa el estado del sistema para cada instante de tiempo y punto de la red unidimensional, medido en biomasa, que se entiende como cantidad de individuos. El ratio de crecimiento se define constante como

$$r = \frac{\text{nacimientos per cápita} - \text{muertes per cápita}}{\text{tiempo}}$$

y sus unidades son por tanto $[r] = T^{-1}$. Las unidades del coeficiente de dispersión, d , son $[d] = L^2T^{-1}$, y es la constante que mide la fuerza de la dispersión entre sitios del sistema. La función $F(N)$ es

$$F(N) = (1 - N/K)(N/K)^\gamma, \quad (3.2)$$

y se elige de esta manera para cumplir con las asunciones mencionadas en la sección anterior: cada población tiene una solución de equilibrio estable (para $N = K$)³ y las dinámicas locales son más lentas cuanto más lejos se esté de la solución de equilibrio (esto está modulado por el **coeficiente de no-linealidad**, γ). El tamaño del sistema se denota por L .

Se utiliza el método de “Forward Euler Scheme” para la resolución numérica de la eq. 3.1, descrito en la referencia [1], y se exploran los resultados para varios valores de los parámetros. El tipo de recuperación que sigue el sistema depende de, además de los valores de los parámetros r , d , L y γ , de las características de la perturbación inicial. Esta perturbación inicial se caracteriza por su **extensión**, denotada por σ y su **intensidad**, ρ . El producto de estas dos cantidades es la **cantidad total de biomasa sustraída en la perturbación**, $s = \rho\sigma$.

Para la caracterización del tipo de recuperación que sigue el sistema se calcula, para discernir entre RA y RR, el tiempo que tarda el sistema en recuperarse al 99 % de su estado inicial fijando $d = 0$, definido como τ_0 ⁴, y el tiempo que tarda el sistema en recuperarse al 99 % de su estado inicial para el valor de d con el que se está trabajando, τ . Si la diferencia entre estos dos valores se encuentra dentro de unos límites establecidos, la recuperación es RA. Si, durante la recuperación, el sistema se homogeiniza (lo hace dentro de unos límites marcados) entonces la recuperación es RM. Si no ocurren ninguna de estas dos cosas la recuperación es RR.

4. Resultados

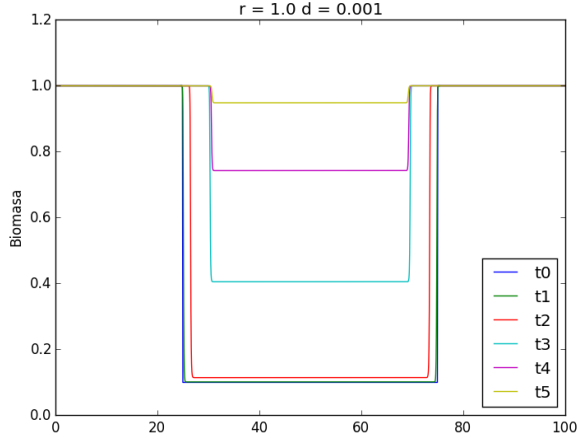
4.1. Perfiles de recuperación y mapas de parámetros

En las figuras 1a, 1c y 1e se ven los tres tipos de recuperación que sigue el sistema tras, partiendo de la solución de equilibrio $N(0, x) = K$, quitar una cierta cantidad de biomasa y dejar que evolucione de nuevo hacia la solución de equilibrio. En las figuras 1b, 1d y 1f se observa lo comentado anteriormente con respecto a la estabilidad: los tiempos de recuperación son mucho mayores para valores bajos de la dispersión. Además, con respecto a la forma que tiene de recuperarse la biomasa total mostrada en las figuras, se ve cómo para RA la recuperación es más lenta al principio, mostrando el efecto negativo de la intensidad de la perturbación en las dinámicas locales (fig. 1b). Para las figs. 1d y 1f el comportamiento es similar, con una recuperación aproximadamente lineal de la biomasa total a lo largo del tiempo.

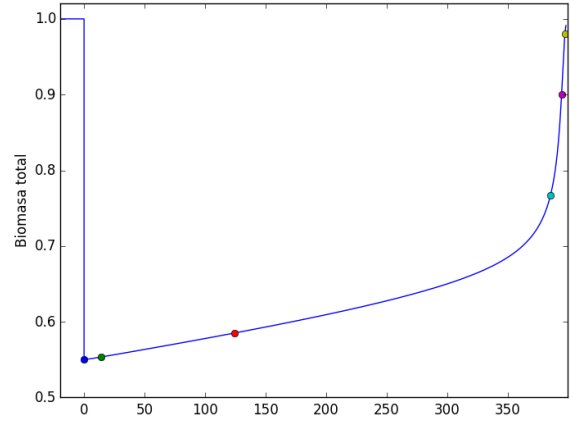
En la figura 2 se muestra la importancia que tienen en la recuperación del sistema las características de la perturbación. A pesar de quitar la misma cantidad de biomasa del sistema inicialmente, hacerlo de la manera más localizada (más intensa) posible hace que la recuperación sea mucho más lenta que si esa misma cantidad de biomasa sustraída se reparte por todas las subpoblaciones por igual. Los tiempos que aparecen en las gráficas 2c y 2e están dados en la escala temporal de r . No solo el tiempo de recuperación es afectado por las características de la perturbación sino también el tipo de recuperación. Cuando la perturbación es de intensidad máxima se forman **frentes de recuperación** propios de RR mientras que para la perturbación de extensión máxima la recuperación es de tipo RA.

³La constante K es la **capacidad de llenado** del sistema, y mide la cantidad máxima de individuos/ biomasa que puede alojar una población local. Refleja las limitaciones que pueden existir en un ecosistema tanto de espacio como de recursos.

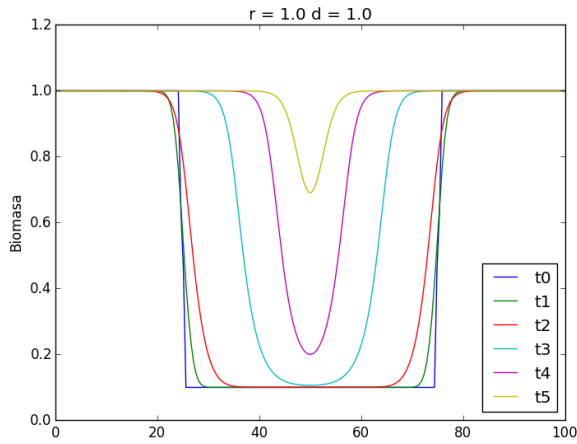
⁴Para simplificar los resultados presentados a lo largo de todo el trabajo se trabajará con $r = 1$. De esta manera, todos los tiempos que aparezcan en las gráficas vendrán dados en la escala temporal de r .



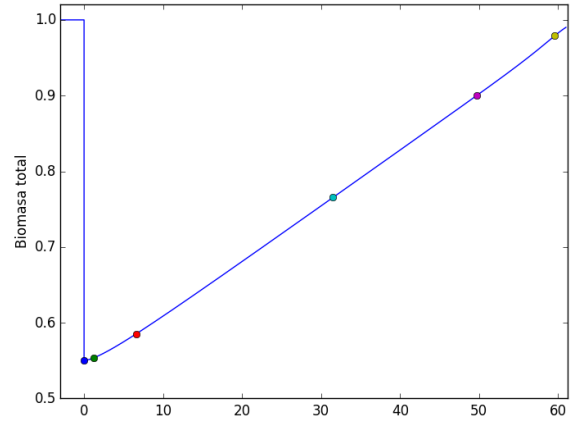
(a) RA



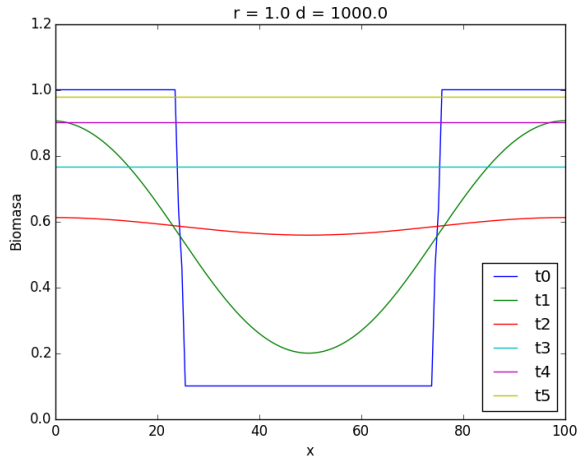
(b) Biomasa total vs. tiempo para 1a.



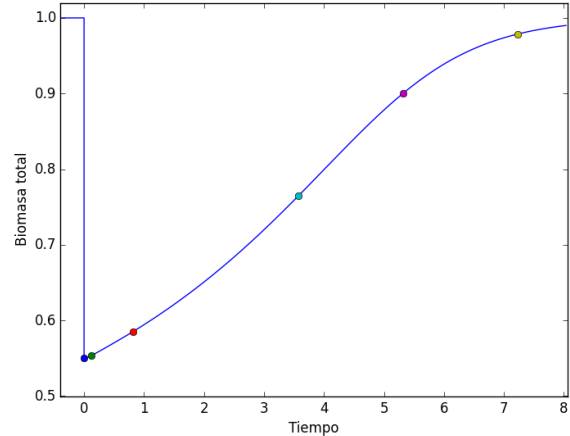
(c) RR



(d) Biomasa total vs. tiempo para 1c.

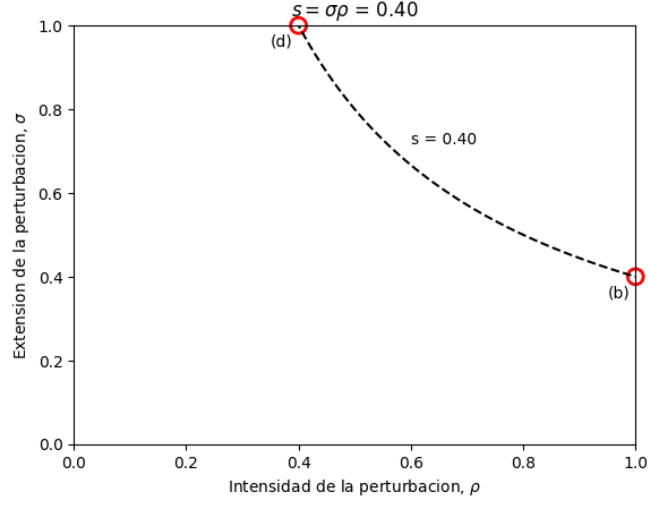


(e) RM

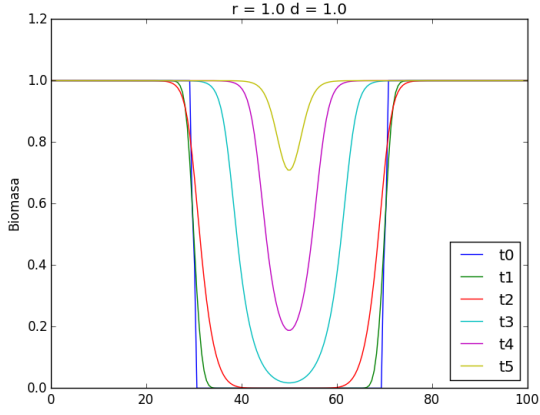


(f) Biomasa total vs. tiempo para 1e.

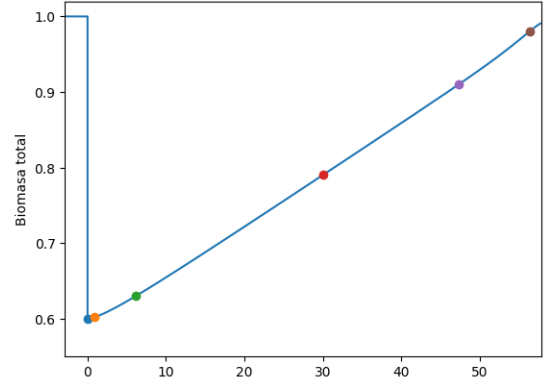
Figura 1: (1a, 1c, 1e) Perfiles de biomasa para diferentes momentos en la recuperación de un sistema con $r = 1$, $L = 100$, $\gamma = 3$, $\rho = 0.9$, $\sigma = 0.5$, $K = 1$ y valores de dispersión $d = 10^{-3}$ (1a), $d = 1$ (1c) y $d = 10^3$ (1e). (1b, 1d, 1f) Se muestra cómo evoluciona la biomasa total del sistema con el tiempo para cada sistema. Se puede apreciar claramente el comportamiento comentado en la sección anterior: Para RA cada parte del sistema se recupera de manera independiente, para RR son los procesos espaciales (la dispersión) los que median la recuperación y para RM el sistema se homogeneiza primero para después comenzar a recuperarse como un todo.



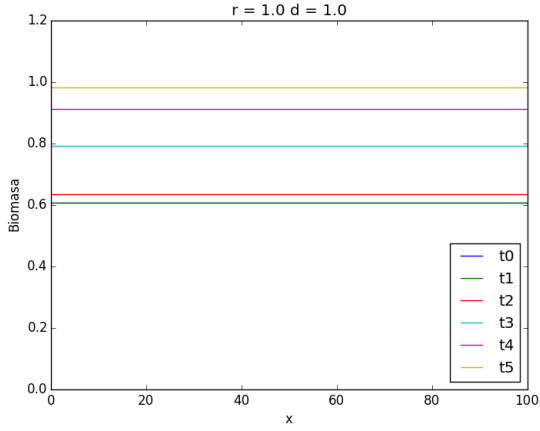
(a) Mapa de parámetros de la perturbación.



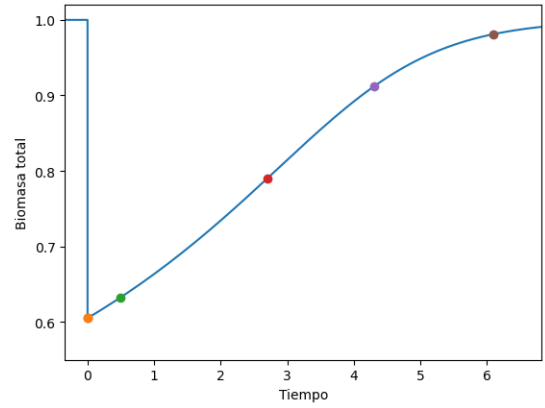
(b) $\rho = 1, \sigma = 0.4$.



(c) Biomasa total vs. tiempo para 2b.



(d) $\rho = 0.4, \sigma = 1$.



(e) Biomasa total vs. tiempo para 2d.

Figura 2: Diferencias en los tiempos de recuperación y el tipo de recuperación que sigue el sistema para una misma cantidad de biomasa quitada (denotada por $s = 0.4$ en 2a). En la figura 2a se muestran con círculos rojos en el mapa de parámetros de la perturbación los valores de ρ y σ para los casos de las figuras (2b, 2c) y (2d, 2e). Para el caso en el que la intensidad de la perturbación es máxima (fig. 2b y 2c) $\rho = 1$ y $\sigma = 0.4$. Para el caso en el que la perturbación tiene extensión máxima (fig. 2d y 2e) $\rho = 0.4$ y $\sigma = 1$. En ambos casos $r = 1$, $d = 1$, $\gamma = 3$, $L = 100$ y $K = 1$.

4.2. Tiempos de recuperación

Para cuantificar los resultados de la sección anterior se estudia el tiempo de recuperación, τ , definido como el tiempo que tarda el sistema en recuperarse al 99 % de su estado inicial, de un sistema de en función de la extensión de la intensidad, ρ , su extensión, σ , y la dispersión, d . Los resultados se presentan en la figura 3 para varios valores de dispersión.

Para una dispersión débil (figura 3a) se puede ver que las dinámicas del sistema están gobernadas por procesos locales, siendo el parámetro ρ , la intensidad de la perturbación, lo que determine esencialmente el tiempo de recuperación del sistema. En esta situación, es posible ignorar los efectos espaciales en lo que al tiempo de recuperación respecta. Sin embargo, para valores de ρ cercanos al máximo, las dinámicas locales son lo suficientemente lentas (recordar que $\gamma = 3$ y ec. 3.2) para que los procesos de recuperación mediados por la dispersión (procesos espaciales) tengan lugar. En esta situación es la extensión de la perturbación la que determina el tiempo de recuperación. El comportamiento que se acaba de describir sucede de manera análoga en la figura 3b pero en este caso el cambio de comportamiento (esto es, cuando los efectos espaciales empiezan a ser determinantes para el tipo de recuperación) sucede para valores menores de ρ . Por último, para valores altos de la dispersión (fig. 3c), el sistema se homogeneiza por completo antes de empezar a recuperarse, por lo que la extensión de la perturbación es aquí irrelevante, siendo la cantidad total de biomasa quitada ($s = \rho\sigma$) el parámetro que determine el tiempo de recuperación del sistema.

Esto tiene una vinculación directa con los regímenes de recuperación mencionados. Para un valor bajo-medio de la intensidad de la perturbación y dispersión baja (por debajo de la línea magenta punteada en figs. 3a y 3b) el sistema se recupera únicamente de manera local, esto es, RA y el tiempo de recuperación está controlado por ρ , sin importar σ . Para una intensidad de la perturbación alta y una dispersión baja-media (por encima de la línea en figs. 3a y 3b) los procesos espaciales (dispersión) son los que median la recuperación del sistema (RR) y es por ello que el tiempo de recuperación está controlado por σ . Por último, para una dispersión muy alta (fig. 3c) el tiempo de recuperación está controlado por s , la cantidad total de biomasa sustraída, ya que el sistema se homogeneiza antes de comenzar a recuperarse y la extensión de la perturbación pierde relevancia (RM).

Las líneas de frontera en las figuras 3a y 3b se han calculado de la manera comentada en la sección 3: el sistema se encuentra en RA si la diferencia entre τ y τ_0 no es superior a un cierto valor. En caso de que el sistema se homogeneice dentro de unos límites marcados, se le atribuye RM.

4.3. Regímenes de recuperación y transición entre regímenes.

En la sección 4.1 se ha visto cómo, para una perturbación dada, fijando el valor del ratio de crecimiento para un tamaño del sistema fijo, se pasaba de RA hacia RM pasando por RR a medida que aumentaba el coeficiente de dispersión. Esto se ha mostrado para tres valores de d en las figuras 1a, 1c y 1e, dejando advertir dos fronteras de transición entre regímenes (entre RA y RR y entre RR y RM) que se encontrarían para valores intermedios de d .

Para mostrar qué efecto tiene el tamaño del sistema en este proceso, se explora esto mismo variando, además del valor de la dispersión, el valor de L , manteniendo fijo $r = 1$. Intuitivamente, es de esperar que a menor tamaño del sistema, más fácilmente puedan extenderse los procesos espaciales y antes se de esta transición de regímenes. En la figura 4a se verifica esta intuición: a mayores valores de L más costosa es la expansión de los procesos espaciales por el sistema y es por ello que las fronteras tanto entre RA y RR como entre RR y RM se desplazan a mayores valores de d .

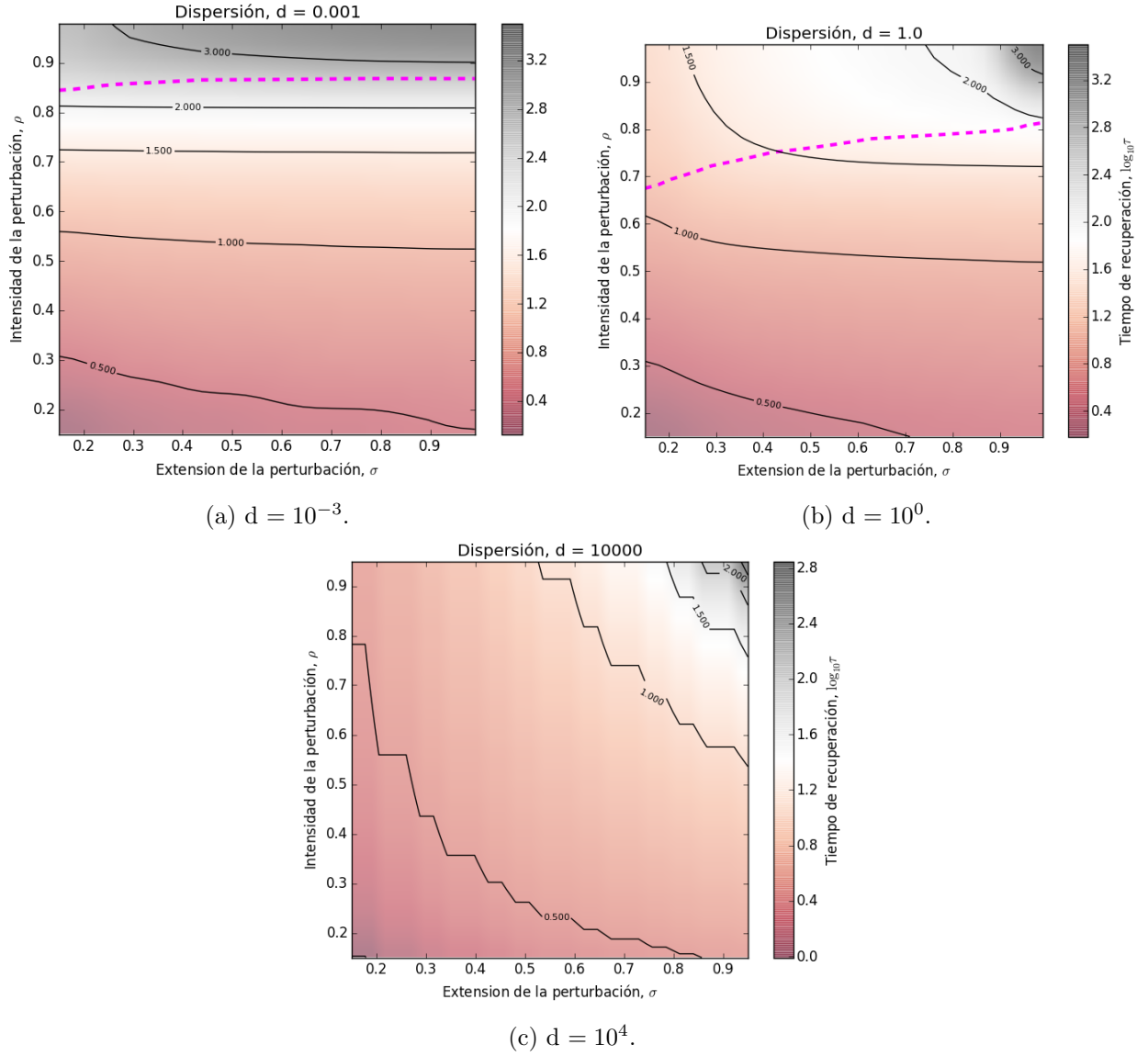


Figura 3: Tiempos de recuperación en función de la intensidad de la perturbación y su extensión. El tiempo de recuperación mostrado τ se define como el tiempo que tarda el sistema en recuperar el 99% de su biomasa inicial. Advértase la escala logarítmica en el tiempo de recuperación. La extensión de la perturbación cubre valores de $\sigma = [0.15, 0.99]$ y la intensidad de la perturbación $\rho = [0.15, 0.98]$. Los demás parámetros son $r = 1$, $L = 100$, $\gamma = 3$, y $d = \{10^{-3}, 10^0, 10^4\}$

En las figuras 4b y 4c se exploran de nuevo la variación de estas fronteras entre regímenes para varios valores de la dispersión, esta vez variando la intensidad de la perturbación, ρ , y la no linealidad de las dinámicas locales, γ , respectivamente. En ambos casos se ve cómo la frontera entre RA y RR se ve afectada de manera similar cuando ambos parámetros (γ y ρ) aumentan. Este comportamiento se justifica de manera intuitiva notando que valores mayores tanto de γ como de ρ hacen que las dinámicas locales se realenticen, permitiendo que los procesos espaciales de rescate propios de RR se den para valores menores de d . La escala temporal de estos procesos de rescate se ve inalterada por la variación de los parámetros ρ y γ , los cuales sí tienen un efecto muy importante en la escala temporal a la que sucede la recuperación local del sistema. La frontera entre RR y RM se ve prácticamente inalterada por la variación de ρ y γ . La justificación es, de nuevo, que los parámetros ρ y γ no afectan a la propagación de estos “frentes de recuperación” originados por el paso de individuos entre los sitios del sistema.

4.4. Análisis dimensional y frentes de propagación

Se puede encontrar una justificación analítica a los resultados de la sección anterior a partir de un análisis dimensional del problema y teniendo en cuenta que, tras perturbar inicialmente al sistema y para valores suficientemente grandes de la dispersión, se crean frentes de propagación entre las regiones que se encuentran en equilibrio y aquellas que están lejos del equilibrio. Estos frentes de propagación son claramente visibles en la figura 1c. La demostración detallada de los resultados se deja para el anexo A. La conclusión importante es que existe una cantidad adimensional que caracteriza al sistema, que podemos definir como su longitud efectiva $l_{\text{eff}} = L\sqrt{r/d}$, y dos valores de esta cantidad que determinarán dos fronteras entre regímenes (entre RA y RR y entre RR y RM). Esto es,

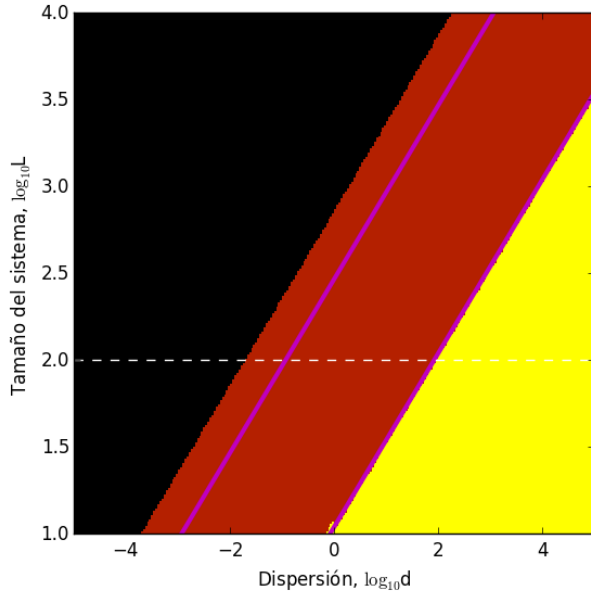
$$\underbrace{l_{\text{eff}} < 2u\tau_0}_{\text{RA}}; \quad \underbrace{2u\tau_0 < l_{\text{eff}} < \lambda}_{\text{RR}}; \quad \underbrace{\lambda < l_{\text{eff}}}_{\text{RM}}. \quad (4.1)$$

Como se ha comentado, τ_0 es el tiempo que tarda el sistema en recuperarse al 99 % de su estado inicial de equilibrio en ausencia de dispersión, escalado por r , u es la velocidad adimensionalizada de los frentes de propagación y λ es el tamaño del frente de propagación, también adimensionalizado. Las últimas dos cantidades no dependen de los parámetros del sistema ni de la perturbación, y se pueden calcular usando la versión adimensional de la ecuación 3.1, como se explica en el anexo. El tiempo de recuperación sin dispersión τ_0 sí que depende fuertemente de las dinámicas locales fijadas por el modelo y de la perturbación (de γ y de ρ), y por tanto se ha de calcular para cada caso en particular. Las fronteras teóricas definidas por 4.1 se muestran en la figura 4. Los valores de u y λ utilizados son 0.37 y 11 respectivamente. Su cálculo se explica en el anexo (ver A.1).

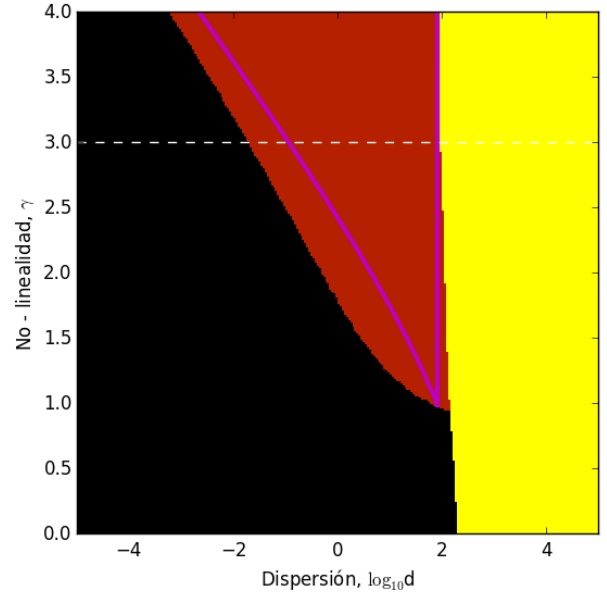
5. Conclusiones

En el trabajo se ha estudiado numéricamente el comportamiento de una meta-población unidimensional con dispersión que, partiendo de una solución de equilibrio estable, es perturbada una única vez y se deja evolucionar. Se ha visto que la recuperación de este modelo puede clasificarse en tres regímenes diferentes: Recuperación Aislada (RA), Recuperación de Rescate (RR) y Recuperación Mezclada (RM). La dispersión mejora significativamente la estabilidad del sistema ante una perturbación cuando la escala temporal a la que suceden los procesos de rescate mediados por ella es similar a la escala temporal a la que sucede la recuperación local del sistema.

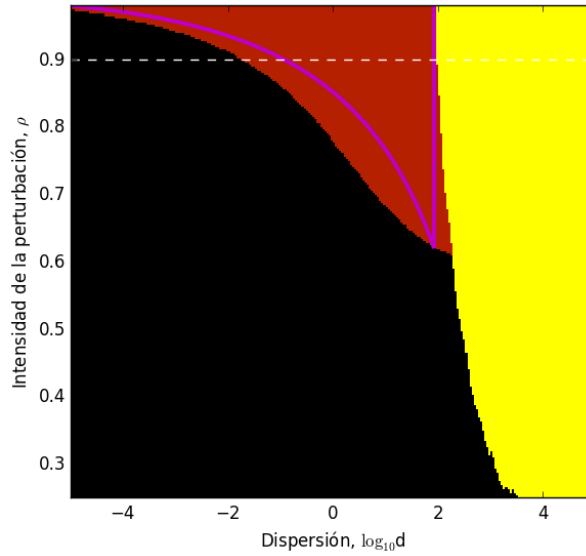
La dispersión, el ratio de crecimiento local y el tamaño del sistema se combinan para formar una cantidad adimensional. Si esta cantidad alcanza un determinado valor, entonces el sistema se homogeneiza primero para después comenzar a recuperarse como un todo. Si esto no sucede, será importante entonces fijarse en las dinámicas locales del sistema para caracterizar su recuperación.



(a) $r = 1$, $\rho = 0.9$, $\sigma = 0.5$ y $\gamma = 3$.



(b) $r = 1$, $\rho = 0.9$, $\sigma = 0.5$ y $L = 100$.



(c) $r = 1$, $L = 100$, $\sigma = 0.5$ y $\gamma = 3$.

Figura 4: Fronteras entre regímenes de recuperación en función de la dispersión, $d = [10^{-5}, 10^5]$, y del tamaño del sistema (4a), $L = [10, 10^4]$, el coeficiente de no linealidad (4b), $\gamma = [0, 4]$, y la intensidad de perturbación (4c), $\rho = [0.25, 0.98]$. La correspondencia es: negro - RA, rojo - RR y amarillo - RM. Las líneas magenta se corresponden a la predicción de las fronteras por la ec. 4.1. La línea blanca punteada en cada figura representa un sistema con los mismos parámetros $L = 100$, $\gamma = 3$, $\rho = 0.9$.

El régimen de recuperación en el que se encuentre el sistema es determinante para evaluar la estabilidad de este frente a una perturbación dada.

Como se estudia en [6], este marco conceptual puede ser extrapolado a modelos más complejos que el del trabajo. Algunos ejemplos son:

- Un modelo en dos dimensiones en el que se simula una fragmentación de hábitat de dos maneras: impidiendo la dispersión entre sitios del sistema desde fuera hacia dentro, es decir, desde la periferia del sistema hacia el centro, situación en la cual el sistema se “encoge” hacia RM, e impidiendo la dispersión entre sitios del sistema de manera aleatoria, situación en la cual las partes del sistema se “aislan” hacia RA. En este caso, la cantidad a tener en cuenta para caracterizar el régimen en el que se encuentra el sistema no es el tamaño del sistema sino la distancia media entre sitios.
- En un sistema que no tenga una solución de equilibrio estable, repetidas perturbaciones locales en sitios aleatorios del sistema conllevan un aumento de la probabilidad de extinción global tanto cuando el sistema esté en RA (y la dispersión no sirva de ayuda) como cuando esté en RM (y por tanto la dispersión sincroniza las dinámicas locales de todos los sitios del sistema).
- Se estudia un sistema multiespecie con condiciones ambientales que varían de forma aleatoria a lo largo del tiempo en el que también aparecen los regímenes de recuperación. Esta vez incluso sin tratar con perturbaciones en el sistema, y por tanto no se habla de estabilidad (definida aquí como capacidad del sistema para recuperarse de una perturbación). En este modelo lo que se mide es la producción total de biomasa y la relación que tiene con los regímenes de recuperación. Dependiendo del régimen en el que se encuentre el sistema la producción total de biomasa estará dominada por diferentes mecanismos, relacionados con la relevancia que tiene la dispersión. En vez de trabajar con el tiempo de recuperación tras la perturbación la escala temporal relevante es aquella a la que ocurren los cambios aleatorizados en el ambiente.

En general, los resultados de este estudio sugieren que, a partir de unas determinadas constantes adimensionales, es posible caracterizar el “grado de mezcla” de un sistema con dispersión y las transiciones entre los distintos regímenes discutidos. Como se ha ejemplificado, estas cantidades dependerán del modelo con el que se esté tratando y serán por tanto más complejas de determinar cuanto más complicado sea el modelo. Sin embargo, a partir del estudio de un sistema muy simple es posible sacar conclusiones aplicables a modelos más complejos y de mayor interés.

A. Anexo

A.1. Estudio analítico de las fronteras entre regímenes de recuperación

Para obtener la ecuación 4.1 se tiene en cuenta que, tras perturbar al sistema, se forman frentes de propagación de biomasa entre las regiones en equilibrio y las regiones afectadas por la perturbación debidos a la dispersión. Estos frentes se pueden caracterizar por su tamaño, Λ , y su velocidad de propagación por el sistema, U . Si el tamaño del frente es tan grande que cubre todo el sistema ($\Lambda = L$), entonces el sistema se homogeinizará y la recuperación será RM. Con respecto a la frontera entre RA y RR, se tienen en cuenta las escalas temporales a las que sucede la recuperación del sistema debida a las dinámicas locales, T_0 , y la escala temporal a la que sucede la recuperación del sistema por el paso de individuos de las zonas en equilibrio a las zonas afectadas (recuperación de rescate), T_R . Esta última se puede aproximar por $T_R = L/2U$, esto es, el tamaño del sistema dividido entre dos veces la velocidad del frente de recuperación (ya que se forman dos frentes simétricos). La frontera entre RA y RR coincide con el punto en el que la recuperación local sucede a la misma escala temporal que la recuperación mediada por la dispersión (o recuperación de rescate), esto es, $T_0 = L/2U = T_R$.

A partir de un análisis dimesional de las variables del problema, se pueden obtener ecuaciones adimensionales que caractericen las fronteras descritas. Recordando que $[r] = T^{-1}$ y $[d] = L^2T^{-1}$, es posible redefinir las fronteras entre regímenes de recuperación. La frontera entre RA y RR se dará cuando se cumpla

$$L/2U = T_0 \rightarrow L = 2u\tau_0\sqrt{d/r}. \quad (\text{A.1})$$

Para la frontera entre RR y RM,

$$L = \Lambda \rightarrow L = \lambda\sqrt{d/r}, \quad (\text{A.2})$$

donde se han introducido las cantidades adimensionales $u = U/\sqrt{dr}$, $\tau_0 = T_0r$ y $\lambda = \Lambda\sqrt{r/d}$. Definiendo la longitud adimensional del sistema o longitud efectiva $l_{\text{eff}} = L\sqrt{r/d}$ las ecs. A.1 y A.2 toman la forma

$$l_{\text{eff}} = 2u\tau_0 \quad (\text{A.3})$$

$$l_{\text{eff}} = \lambda \quad (\text{A.4})$$

A partir de A.3 y A.4 se sigue directamente 4.1.

Para la obtención de la velocidad y el tamaño del frente adimensionales, se utiliza la versión adimensional de la ecuación 3.1, fijando $r = d = K = 1$. No se hace aquí su cálculo explícito y se usan los valores del estudio en el que se basa este trabajo (ver [6]). τ_0 es el tiempo de recuperación del sistema en ausencia de dispersión ya definido en el texto principal.

B. Referencias

- [1] URL: http://hplgit.github.io/num-methods-for-PDEs/doc/pub/diffu/sphinx/._main_diffu001.html.
- [2] Karen C. Abbott. «A dispersal-induced paradox: Synchrony and stability in stochastic metapopulations». En: *Ecology Letters* 14 (11 2011). ISSN: 1461023X. DOI: [10.1111/j.1461-0248.2011.01670.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01670.x).
- [3] Nicholas J Gotelli. *A Primer of Ecology*, 4th ed. 2008.
- [4] Benjamin Kerr y col. «Local dispersal promotes biodiversity in a real-life game of rock-paper-scissors». En: *Nature* 418 (6894 2002). ISSN: 00280836. DOI: [10.1038/nature00823](https://doi.org/10.1038/nature00823).
- [5] Michel Loreau, Nicolas Mouquet y Andrew Gonzalez. «Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes». En: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100 (22 2003). ISSN: 00278424. DOI: [10.1073/pnas.2235465100](https://doi.org/10.1073/pnas.2235465100).
- [6] Yuval R. Zelnik, Jean François Arnoldi y Michel Loreau. «The three regimes of spatial recovery». En: *Ecology* 100 (2 2019). ISSN: 00129658. DOI: [10.1002/ecy.2586](https://doi.org/10.1002/ecy.2586).