

# Modelos Metapoblacionales y su importancia en ecología: más allá de Richard Levins

## Metapopulation models and their importance in ecology: beyond Richard Levins

Ramiro O. Bustamante<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Departamento de Ciencias Ecológicas, Instituto de Ecología y Biodiversidad, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile*

Fecha de recepción del manuscrito: 01/04/2022

Fecha de aceptación del manuscrito: 21/04/2022

Fecha de publicación: 29/04/2022

---

**Resumen**— El estudio de las metapoblaciones ha tenido un rol fundamental en nuestra comprensión de la Ecología Espacial, las metacomunidades y la Biogeografía, entre otras áreas. Richard Levins, definió a la metapoblación como una sistema de poblaciones locales viviendo en paisajes heterogéneos y conectados entre sí por el movimiento de individuos. Formuló además un primer modelo basado en ecuaciones diferenciales, para indagar bajo qué condiciones una metapoblación puede persistir indefinidamente. El modelo de Levins releva la importancia del movimiento de individuos entre parches para asegurar la persistencia de las metapoblaciones. Esta idea ha permeado las políticas de conservación de especies. Otros modelos basados en el modelo de Levins han incorporado otros factores ecológicos entre los que se destaca el efecto lluvia de propágulos y el efecto rescate. En este ensayo hago una revisión de estos modelos, estudio sus propiedades dinámicas y comento algunas de sus implicancias teóricas y aplicadas.

**Palabras clave**— Metapoblación, colonización, extinción, equilibrio dinámico, lluvia de propágulos, efecto rescate

---

**Abstract**— The study of metapopulations has played a fundamental role in our understanding Spatial Ecology, Metacommunities and Biogeography, among other areas. Richard Levins, defined the metapopulation as a system of local populations existing in an heterogeneous landscape, connected to each other by the movement of individuals. He also formulated a first model based on differential equations, to investigate the conditions under which a metapopulation can persist indefinitely. The Levins's model highlights the importance of the movement of individuals between patches to ensure the persistence of the metapopulations, an idea that has permeated species conservation policies. Other models based on the Levins's model have incorporated other ecological factors, among which the rain effect of propagules and the rescue effect stand out. In this essay, I review these models, study their dynamic properties and comment on some of their theoretical and applied implications.

**Keywords**— Metapopulation, colonization, extinction, dynamic equilibrium, propagules rain, rescue effect

---

### INTRODUCCIÓN

Dentro del rango de distribución de una especie, sus poblaciones locales se distribuyen en forma heterogénea, esto es persisten en hábitat adecuados que les permiten a los individuos sobrevivir y reproducirse, rodeados por una matriz hostil que impide la sobrevivencia y reproducción, pero que permite el movimiento de individuos entre poblaciones locales. Un sistema de poblaciones locales, distribuidas en el espacio geográfico y que se conectan entre sí por el movimiento de individuos, constituye una metapoblación.

Si bien este concepto, fue acuñado por Richard Levins el año 1969, la idea de que las poblaciones locales se conectan entre sí por el movimiento de individuos, ya existía entre genetistas y ecólogos de poblaciones, (Wright, 1931), (Andrewartha et al., 1954).

Además de acuñar el término, Richard Levins formuló un modelo de dinámica metapoblacional basado en ecuaciones diferenciales (Levins, 1969). Estas ideas permanecieron casi ocultas en la literatura hasta la década de los 80s, cuando surge la necesidad de entender cómo la fragmentación del

hábitat estaba afectando la persistencia de las especies en paisajes modificados por las actividades humanas. Frente a la escasez de evidencia empírica para dar respuestas, el modelo de Levins resurge con fuerza en Ecología y en Genética, proveyendo las primeras predicciones acerca de qué condiciones deberían darse para que una especie pueda persistir en un paisaje heterogéneo. Este ensayo pretende presentar los modelos y los conceptos más importantes que se han desarrollado en Ecología de Metapoblaciones. Se discuten además, sus aplicaciones hacia la Biología de la Conservación.

### MODELO DE LEVINS

El modelo propuesto por Levins constituye actualmente, la piedra angular de la teoría metapoblacional; sobresale por su simplicidad y además porque la variable de estado en vez de ser la abundancia de individuos, es la proporción de parches (poblaciones locales) ocupadas por una especie. Este modelo supone que la persistencia de una metapoblación depende de procesos de colonización y extinción de parches. Al interior de los parches, se pueden dar dos situaciones: si  $N = 0$ , el parche está desocupado; si  $N = K$  ( $K =$  capacidad de carga), el parche está ocupado. La dinámica poblacional local queda así minimizada y no juega un rol importante en la dinámica metapoblacional. Por otro lado, si bien se reconoce la existencia de heterogeneidad espacial, el modelo original de Levins no la incluye explícitamente. Además, no incluye el hecho de que los parches pueden ser de diferente tamaño y estar más o menos separados entre sí. El modelo de Levins se puede representar por la siguiente ecuación diferencial:

$$\frac{dp}{dt} = C - E$$

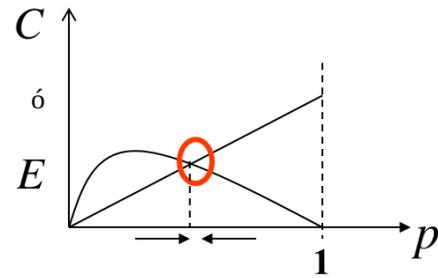
donde  $C$  es la tasa global de colonización a los parches y  $E$  es la tasa de extinción de parches. De acuerdo con el modelo de Levins, tanto  $C$  como  $E$  son una función de  $p$ , la proporción de parches ocupados. El modelo es de la siguiente forma:

$$\frac{dp}{dt} = cp(1 - p) - ep$$

En esta ecuación,  $c$  es la tasa de colonización por parche,  $e$  es la tasa de extinción por parche y  $p$  es la proporción de parches ocupados ( $0 \leq p \leq 1$ ). Por otro lado, esta ecuación representa el balance de dos fuerzas:  $cp(1 - p)$ , la tasa de colonización global, representada por una parábola y el término  $ep$ , la tasa de extinción global, representada por una recta. Por las propiedades dinámicas de este modelo, es claro que en el equilibrio ( $\frac{dp}{dt} = 0$ ), si  $c > e$  entonces  $p > 0$ . El punto de equilibrio es

$$\hat{p} = 1 - \frac{e}{c}$$

A continuación, se muestra una representación gráfica del modelo de Levins. Se observa un punto en que  $C = E$ . Este es un punto de equilibrio estable (atractor), lo cual indica que la dinámica metapoblacional tenderá inevitablemente a ese punto (Figura 1).



**Figura 1:** Representación gráfica del modelo de Levins. Se representa la tasa global de colonización  $C$  (función cuadrática) y la tasa de extinción global  $E$  (función lineal). El punto de equilibrio es aquel en donde  $C = E$  es un atractor

### Comentarios:

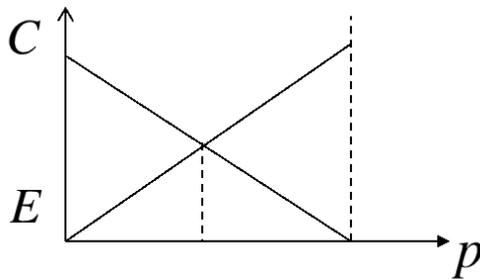
No obstante su simplicidad, los resultados de este modelo han sido muy importantes en Ecología pues nos enseñan que si queremos mantener una metapoblación en un paisaje fragmentado, debemos desarrollar medidas que mantengan altos niveles de movimiento de individuos entre parches. Si no fuera posible que las especies puedan hacerlo por sus propios medios, entonces este movimiento deberían ser asistido por el Hombre a través de medidas de recolocación, una práctica que ha sido usada en el campo de la Conservación (Fischer y Lindenmayer, 2000). Existen algunas críticas a esta práctica pues indican que mover individuos entre poblaciones ignora el hecho de que en algunos casos, hay diferenciación genética que podría homogenizarse al mover individuos entre poblaciones genéticamente muy diferentes (Fischer y Lindenmayer, 2000).

El modelo de Levins fue el punto de partida para el desarrollo de la Ecología de metapoblaciones. Hay algunos factores ecológicos que este modelo no incluye. A continuación veremos algunas modificaciones del modelo básico que incluye de manera muy brillante dos factores: el efecto lluvia de propágulos y el efecto rescate (Gotelli, 1991). Mostraremos en forma breve las ecuaciones y comentaremos implicancias ecológicas y aplicadas de estos modelos, para un análisis más detallado de estos modelos, ver (Gotelli, 1991).

### EFFECTO DE LLUVIA DE PROPÁGULOS

El modelo de Levins supone que una metapoblación vive en un “vacío” y toda su dinámica depende de los procesos de colonización/extinción que se produce entre los parches componentes. Sin embargo, la evidencia indica que por ejemplo, en el paisaje pueden haber parches muy grandes que podrían actuar como fuentes de propágulos hacia el resto de los parches. Esto significa que no existirían limitaciones a la colonización; la ecuación diferencial que representa este efecto es la siguiente:

$$\frac{dp}{dt} = c(1 - p) - ep$$



**Figura 2:** Representación gráfica del modelo efecto lluvia de propágulos. Se representa la tasa global de colonización  $C$  (función lineal que decrece con  $p$ ) y la tasa de extinción global  $E$  (función lineal que incrementa en forma lineal con  $p$ ). El punto de equilibrio en que  $C = E$  es un atractor.

En esta ecuación, la ausencia de limitaciones a la colonización está representado por una línea recta de pendiente negativa, cuyo intercepto es  $c$  y la tasa de extinción global se mantiene igual al modelo de Levins. En el equilibrio,  $\frac{dp}{dt} = 0$ , es claro que para que  $p > 0$ , sólo es necesario que  $c > 0$ .

$$\hat{p} = \frac{c}{c + e}$$

En el análisis gráfico (Figura 2), se aprecia además que la dinámica metapoblacional tiende a un punto de equilibrio estable, como se aprecia en la Figura 2.

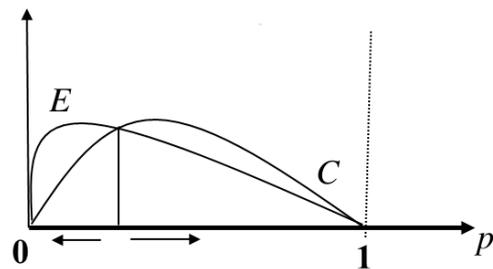
**Comentarios:**

Este modelo destaca la importancia de la existencia de parches de gran tamaño en los paisajes y que cualquier iniciativa que se vaya a hacer para la conservación de especies requiere que estos parches sean conservados, pues de esta manera asegurarían la persistencia de la metapoblación. Esta practica, de proteger parches de gran tamaño es una de las más usadas (Wilson y MacArthur, 1967); sin embargo, producto de la fragmentación de los ecosistemas naturales, la distribución de tamaño de los parches está sesgada hacia los parches pequeños, siendo lo parches grandes muy poco frecuentes. Nuevas evidencias indican que los parches de tamaño pequeños también permiten la persistencia de las metapoblaciones, si existe una buena conectividad entre ellos (Wintle et al., 2019).

Otro aspecto que resalta en este modelo es que es matemáticamente idéntico al modelo que representa la Teoría de Biogeografía de islas (Wilson y MacArthur, 1967). Esto se debe a que en ambos modelos existe un parche o isla de gran tamaño (continente) que entrega propágulos (en el caso de la Teoría de Biogeografía de Islas son especies diferentes), a un conjunto de parches o islas que se encuentran distantes del continente y que en nuestro caso conforman la metapoblación.

**EFFECTO RESCATE**

Los modelos metapoblacionales ya expuestos suponen que la tasa de extinción global aumenta con la fracción de parches ocupados; sin embargo ¿qué sucedería si al aumentar la proporción de parches ocupados la tasa de extinción empieza a



**Figura 3:** Representación gráfica del modelo con efecto rescate. Se representa la tasa global de colonización  $C$  (función cuadrática) y la tasa de extinción global  $E$  (función cuadrática). El punto de equilibrio en que  $C = E$ , es un repulsor y por lo tanto  $p$  puede tender a 0 ó 1.

decrecer? Una forma de explicar esto es que al aumentar  $p$ , aumenta también la cantidad de migrantes dentro de la metapoblación contribuyendo así a aportar con individuos a los parches vacíos, disminuyendo así la tasa de extinción: esto es lo que se denomina efecto rescate. Una forma de representar matemáticamente este efecto:

$$\frac{dp}{dt} = cp(1 - p) - ep(1 - p)$$

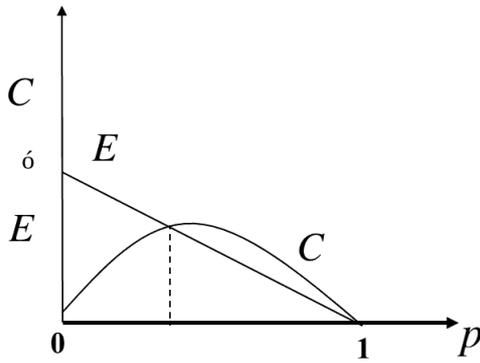
Así, este modelo incluye dos funciones cuadráticas: una que representa la tasa de colonización global (igual que el modelo de Levins) y la otra, representando el efecto rescate, o sea una función que empieza a decrecer a partir de cierto valor de  $p$ . La pregunta ahora es si existen condiciones para que en este escenario la metapoblación puede persistir ( $p > 0$ ).

Si llevamos al sistema a una condición de equilibrio, el modelo predice un punto de equilibrio inestable ( $C = E$ ) y dos puntos de equilibrio estables (i)  $p = 0$  ó (ii)  $p = 1$ . Esto se aprecia mejor en la Figura 3.

**Comentarios:**

Los resultados de este modelo han inspirado a los ecólogos a realizar algunas conjeturas. Por ejemplo, si ambos resultados son igualmente posibles, y si consideramos un conjunto de metapoblaciones dentro del rango de distribución de una especie, ¿es posible que hayan metapoblaciones en que  $p$  sea cercano a 0 y otras en que  $p$  sea cercano a 1, constituyendo así una distribución bimodal a nivel regional? La evidencia sugiere que al menos en algunos insectos, se cumple esta predicción (Hanski et al., 1999). Este patrón de distribución bimodal ha inspirado la hipótesis *core-satellite*, la cual predice que algunas especies tendrían una amplia distribución (especies *core*,  $p \sim 1$ ) y otras especies tendrían distribución más restringida (especies *satellite*,  $p \sim 0$ ) (Hanski et al., 1999).

Por otro lado, han existido discusiones si la mejor representación de la tasa de extinción es una parábola. De hecho, hay evidencias empíricas que sugieren que la tasa de extinción sería una función lineal con pendiente negativa Simberloff (1976), (Hanski et al., 1999), lo cual sugiere que el efecto



**Figura 4:** Representación gráfica alternativa del modelo con efecto rescate. Se representa la tasa global de colonización  $C$  (función cuadrática) y la tasa de extinción global  $E$  (función lineal que decrece con  $p$ ). El punto de equilibrio en que  $C = E$  es un repulsor y por lo tanto  $p$  va a tender a 0 ó a 1.

rescate empezaría a operar a bajos valores de  $p$ . Un modelo posible a esta nueva situación:

$$\frac{dp}{dt} = cp(1-p) - e(1-p)$$

Se aprecia en la Figura 4 que hay tres puntos de equilibrio: uno cuando  $C = E$  (inestable) y dos puntos de equilibrio estable alternativos:  $p = 0$  ó  $p = 1$ .

**EFFECTO RESCATE MÁS EFFECTO LLUVIA DE PROPÁGULOS**

La inclusión de ambos efectos tendrían un efecto estabilizador de la dinámica metapoblacional. El modelo matemático está formado por una función lineal y una parábolas, cada una representando las tasas de colonización y de extinción globales.

$$\frac{dp}{dt} = c(1-p) - ep(1-p)$$

En el equilibrio, se tiene que:

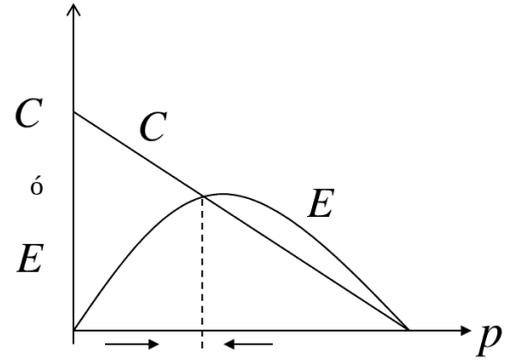
$$\hat{p} = \frac{c}{e}$$

**Comentarios:**

Al integrar ambos efectos, se aprecia que las predicciones obtenidas son las mismas que al incorporar el efecto lluvia de propágulos en forma independiente, lo cual destaca la importancia del movimiento de individuos entre parches y la existencia de una fuente externa a la metapoblación para asegurar la persistencia metapoblacional. Se confirman así los planteamientos iniciales de Richard Levins quien de una manera mucho más sencilla también había llegado a la misma conclusión.

**DISCUSIÓN**

El aporte de Richard Levins ha sido central en nuestro entendimiento de la dinámica de las metapoblaciones. El avance analítico (usando ecuaciones diferenciales) en este tema mantiene la esencia de sus ideas originales. De hecho,



**Figura 5:** Representación gráfica para el modelo que incluye efecto de lluvia de propágulos y efecto rescate. Se muestra la tasa global de colonización  $C$  (función lineal) y la tasa de extinción global  $E$  (función cuadrática). El punto de equilibrio en que  $C = E$ , es un atractor.

	CON EFECTO RESCATE	SIN EFECTO RESCATE
CON LLUVIA	$\frac{dp}{dt} = i(1-p) - ep(1-p)$	$\frac{dp}{dt} = i(1-p) - ep$
SIN LLUVIA	$\frac{dp}{dt} = ip(1-p) - ep(1-p)$	$\frac{dp}{dt} = ip(1-p) - ep$ <b>LEVINS</b>

**Figura 6:** Esquema conceptual que integra los cuatro modelos metapoblacionales presentados en este ensayo. Se aprecia que el modelo de Levins es un caso particular de una familia de modelos que incorpora más realismo al análisis (modificado de Gotelli 1991).

uno puede pensar que el modelo de Levins es el modelo más restrictivo, sin efecto lluvia de propágulos y sin efecto rescate) y las variaciones del modelo, analizadas en este ensayo, al incorporar estos efectos, incorporan condiciones menos restrictivas para la persistencia metapoblacional. Un esquema conceptual que integra todos los modelos, como se aprecia en la Figura 6.

Si bien las predicciones del modelo de Levins se mantienen casi inalterables, este avance conceptual ha permitido destacar conceptos adicionales, que no estaban en el modelo de Levins, tales como: tamaño de los parches, efecto rescate, especies “core” y especies “satélite”, que actualmente son de gran importancia para el manejo y diseño de áreas silvestres protegidas y la conservación de especies en paisajes heterogéneos producidos por los seres humanos.

En la medida que los modelos metapoblacionales han ido incorporando más factores a nivel de paisaje (distancia entre parches tamaño de los parches), o bien incorporando estocasticidad ambiental, las aproximaciones analíticas se hacen insuficientes para dar cuenta de las dinámicas metapoblacionales en paisajes complejos. En estos casos, se usan las simulaciones estocásticas, cuyos resultados se pueden visualizar en un mapa (Moilanen y Hanski, 1998). Estos avances, que tienen su sustento basal en los modelos de Levins y sus variaciones, han tenido una influencia clave hacia otras áreas

como la Ecología Metacomunitaria, la Ecología del Paisaje, la Genética y la Biogeografía.

## BIBLIOGRAFÍA

- [1] Andrewartha, H. G., Birch, L. C., et al. (1954). *The distribution and abundance of animals*. Número Edn 1. University of Chicago press.
- [2] Fischer, J. y Lindenmayer, D. B. (2000). "An assessment of the published results of animal relocations". *Biological conservation*, 96(1):1–11.
- [3] Gotelli, N. J. (1991). "Metapopulation models: the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis". *The American Naturalist*, 138(3):768–776.
- [4] Hanski, I. et al. (1999). *Metapopulation ecology*. Oxford University Press.
- [5] Levins, R. (1969). "Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control". *American Entomologist*, 15(3):237–240.
- [6] Moilanen, A. y Hanski, I. (1998). "Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure". *Ecology*, 79(7):2503–2515.
- [7] Simberloff, D. (1976). "Species turnover and equilibrium island biogeography: Critical field studies are needed to ascertain the frequency of local population extinction." *Science*, 194(4265):572–578.
- [8] Wilson, E. O. y MacArthur, R. H. (1967). *The theory of island biogeography*, volumen 1. JSTOR.
- [9] Wintle, B. A., Kujala, H., Whitehead, A., Cameron, A., Veloz, S., Kukkala, A., Moilanen, A., Gordon, A., Lentini, P. E., Cadenhead, N. C., et al. (2019). "Global synthesis of conservation studies reveals the importance of small habitat patches for biodiversity". *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(3):909–914.
- [10] Wright, S. (1931). "Evolution in mendelian populations". *Genetics*, 16(2):97.