

Efecto de la fragmentación del paisaje sobre la estructura genética de las poblaciones

Euler Pedraza Ortega

Universidad Nacional Autónoma de México

euler.pedraza@gmail.com

Resumen

Con el objetivo de evaluar como la arquitectura y los niveles de fragmentación del paisaje afectan la estructura genética de las poblaciones, se realizó un modelo basado en agentes para simular la reproducción y dispersión individuos diploides. Se evaluaron dos arquitecturas de paisaje, aleatorio y aleatorio-agregado, con distintos niveles de fragmentación. El grado de estructuración genética se midió mediante la evolución del estadístico F_{st} en el transcurso del tiempo. Bajo una arquitectura agregada la diferenciación genética ocurre más rápidamente en el tiempo, aún a niveles bajos de fragmentación, mientras que en la arquitectura aleatoria es mas robusta y requiere niveles de fragmentación elevados para alcanzar valores importantes de estructuración genética.

Introducción

El modelado basado en agentes ha sido utilizado con éxito para evaluar sistemas de lo más diverso. Estos modelos se basan en monitorear el comportamiento de un conjunto de entidades autónomas o agentes, cuyas interacciones locales son establecidas de antemano mediante un limitado número de reglas[1]. Aún los modelos mas sencillos han probado ser útiles a la hora de entender el complejo comportamiento de los sistemas que emulan [1]. En biología muchos sistemas son considerados complejos, no solo por el numero de componentes que los conforman, si no por que las interacciones entre ellos da origen a propiedades emergentes que no pueden deducirse cuando se analizan por si solos [2].

Un patrón muy común en la naturaleza, es el llamado efecto de aislamiento por distancia, que se refiere al hecho de que organismos geográficamente cercanos sean a nivel genético igualmente cercanos. Este patrón existe, aún sin que exista un efecto adicional del paisaje sobre el flujo genético [3], es decir que el ambiente es homogéneo y no existen barreras que impidan dicho flujo. Sin embargo, está no parece ser la regla en la naturaleza, para muchas especies existe heterogeneidad tanto espacial como temporal. En los últimos años, esto se ha acentuado debido a la actividad humana, que ha modificado el ambiente en su propio beneficio y fragmentado el hábitat natural de gran numero de especies.

Simulaciones anteriores sugieren que los patrones de aislamiento por distancia dependen del del arreglo espacial del hábitat, en conjunto con la tasa de migración y la densidad de las poblaciones[4]. En este trabajo nos concentraremos en observar el efecto del arreglo espacial del hábitat o arquitectura del paisaje y de los niveles de fragmentación, medidos estos últimos en términos del porcentaje de cobertura del territorio habitable.

Métodos

El modelo

Simulamos una población de organismos diploides sésiles, que habita sobre una rejilla rectangular de tamaño $n \times n$. No todo el espacio de esta rejilla es habitable, para ello se configuran distintas arquitecturas (A) y niveles de fragmentación (f). Se generan dos arquitecturas de paisaje, una totalmente aleatoria donde cada celda tiene la misma probabilidad de ser marcada como habitable, la segunda es también aleatoria pero en lugar de celdas individuales se crean cúmulos de ellas, a esta arquitectura es a la que denominaremos aleatorio-agregada (ver figura 1). Otro parámetro importante de nuestro modelo es la proporción de celdas que resultaran habitables f . La arquitectura del paisaje se establece inicialmente y no cambia a lo largo de la simulación.

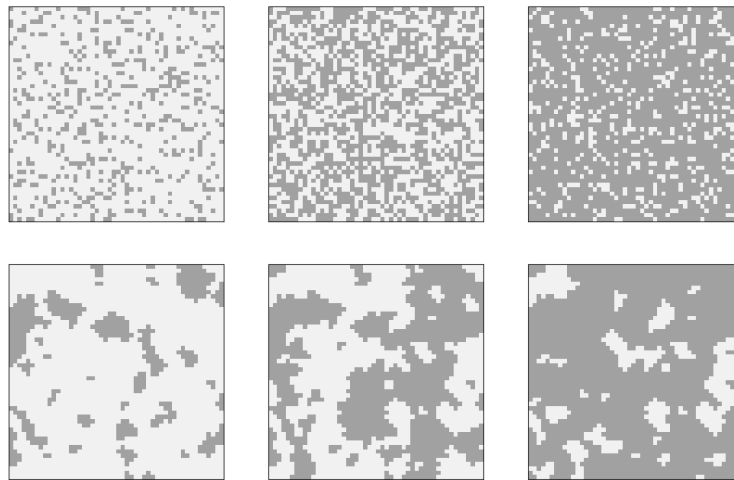


Figura 1: Arquitecturas de paisaje generadas con la biblioteca NMLpy. En la parte superior modelo aleatorio en la inferior aleatorio-agregado. En ambos casos con conberturas del 20, 50 y 80 % (de izquierda a derecha). Las áreas en gris oscuro representan el hábitat disponible.

Una vez definido el hábitat, se crea una población de tamaño N y se distribuye aleatoriamente entre las celdas que han sido marcadas como habitables. Los individuos son diploides y se reproducen sexualmente. Cada individuo se reproduce una sola vez y deja un único descendiente, después de lo cual muere y es eliminado de la simulación. El genotipo de un individuo consta de dos gametos, un gameto no es más que una cadena de caracteres de longitud l , en un inicio esta cadena es la misma para todos. Se establece una distancia de dispersión, dentro de la cual un individuo puede encontrar una pareja potencial y a su vez es la máxima distancia a la que pueden desplazarse su descendientes.

Durante la reproducción, elegimos aleatoriamente individuos dentro del radio de dispersión d como potencial pareja, no es necesario que esta pareja sea un individuo distinto, en esta población la posibilidad de autofecundación existe. Una vez que se han seleccionado a ambos padres, se elige aleatoriamente un gameto de cada uno de ellos para conformar el genotipo del hijo. Posteriormente se escoge aleatoriamente una celda habitable dentro su radio dispersión para establecer ahí al hijo. Si pensamos en plantas, la distancia de dispersión vía polen o semillas puede ser distinta, sin embargo para mantener la sen-

cillez del modelo optamos por usar el mismo parámetro para ambos. Durante la selección de los gametos se introducen mutaciones a una tasa constante μ , arbitrariamente hemos establecido el número de alelos en tres para cada loci, y elegido una tasa de mutación lo suficientemente alta como para ver diferencias a las pocas generaciones, una mutación cada diez eventos de reproducción.

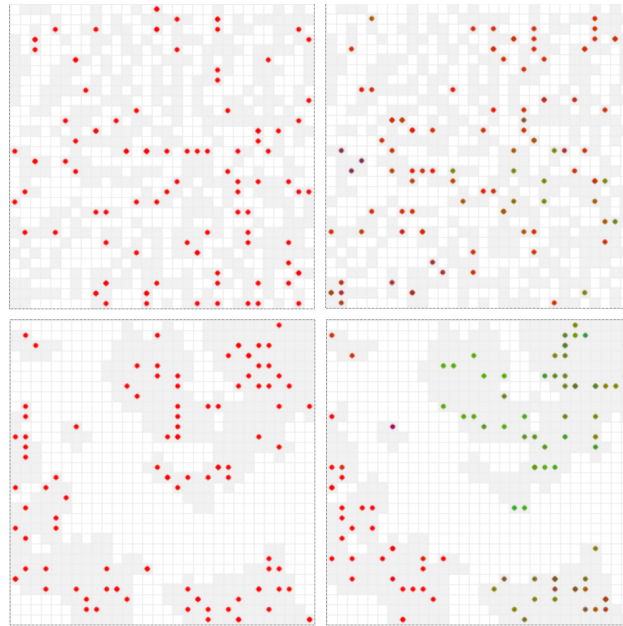


Figura 2: Modelo en ejecución con el vizualizador incluido por mesa. La generación 0 a la izquierda y la 500 a la derecha, arriba arquitectura aleatoria, abajo aleatoria-agregada. Los colores son una representación del no muy exacta del genotipo, inicialmente todos inician en rojo, pero conforme van mutando el color cambia. En ambos casos el modelo se ejecuto con una cobertura del 50%, una distancia de dispersión de 5 y un tamaño poblacional de 100 individuos, sobre una rejilla de 30×30 .

El modelo fue implementado en el lenguaje Python, con auxilio de la biblioteca mesa, las arquitecturas del paisaje se generaron con la biblioteca NMLpy [5], la cual dispone de funciones para modelar paisajes neutrales, para la arquitectura aleatoria se eligió a la función `nmlpy.random`, mientras que la función `nmlpy.randomClusterNN` fue seleccionada para generar las arquitecturas agrupadas (ver figuras 1 y 2). Las búsquedas dentro del radio de dispersión se facilitaron mediante la construcción de un índice proveído por la clase `BallTree` de la biblioteca `scikit-learn`. Una representación gráfica del modelo en las generaciones 0 y 500 de ambas arquitecturas, puede observarse en la figura 2.

Análisis de datos

Para cada arquitectura de paisaje, aleatorio y aleatorio-agregado, se ejecuto la simulación por 1000 generaciones, con niveles de fragmentación del 10 al 90 %, con incrementos del 20 %. Para cada simulación se realizaron cinco repeticiones. Cada 50 generaciones se registro la posición de los individuos y su genotipo, para su análisis posterior. El grado de estructuración genética se midió mediante el estadístico F_{st} , que toma valores entre 0 y 1, con cero cuando no existe diferenciación y uno cuando la diferenciación es máxima. Este estadístico, toma en cuenta tanto el número como la frecuencia de los alelos existentes entre las subpoblaciones. Una falta de estructura o un valor cero se logra solo si en

todas las sobpoblaciones existe el mismo número de alelos y se encuentran en la misma frecuencia. Para su calculo se subdividió el área total de la rejilla en una cuadrícula de 3×3 , generando con ello nueve subpoblaciones. Se estimo usando el paquete Pegas de el ambiente estadístico R.

Resultados

Nuestros resultados claramente muestran que la arquitectura de fragmentación del paisaje tiene un efecto sobre los niveles de diferenciación genética de las poblaciones, en este caso medidos por el valor de F_{ST} . Aún a coberturas de hábitat tan altas como del 90 % existió al menos un mínimo de estructuración genética. En el modelo aleatorio vemos que los valores de F_{st} se mantienen entre 0 y 0.25, este modelo también resulto el más robusto, pues estos valores rara vez sobrepasan el umbral de 0.25. Se necesita una cobertura tan baja como el 10 % para la estructuración genética sea consistentemente mayor a 0.25 (ver figura 3).

Por su parte, con una arquitectura del paisaje aleatorio-agregada, los niveles de estructuración genética superan este valor aún a altos niveles de cobertura como el del 70 %. A niveles de cobertura del 10 y 30 % se llegan alcanzar valores de F_{st} entre .25 y .5, superando en diversas ocasiones este último valor. También podemos observar que la varianza entre los valores de este parámetro es muy alta, sin embargo los promedios parecen mantenerse mas o menos estables, aunque siempre con variaciones (ver figura 3).

Discusión

Si lo pensamos en términos de probabilidades, vemos que en un paisaje fragmentado de forma aleatoria la probabilidad de alcanzar un celda habitable es mayor que lo ocurre cuando esta fragmentado de modo aleatorio-agregado, debido a que en el primero existe una distribución más homogénea de las celdas habitables. Cuando la fragmentación es agregada, es fácil alcanzar celdas contiguas, pero la probabilidad de saltar entre cúmulos se ve bastante afectada por la distancia de dispersión.

Pensarlo de este modo nos permite compararlo con el modelado de los procesos de percolación[6, 7]. La teoría de la percolación que estudia los flujos de materia entre redes interconectadas, predice que para modelos de rejilla existe un valor critico a partir del cual el flujo de materia no ocurre. Análogamente en nuestra simulación esperaríamos la existencia de un valor critico a para el cual la diferenciación genética medida en términos del parámetro F_{st} no ocurra. No obstante para las simulaciones que llevamos acabo no parece haber evidencia de este valor critico. En él podríamos esperar una transición de fase de poblaciones nada diferenciadas aquellas donde la diferenciación sea alta, no obstante esto no resulta evidente cuando se exploraron distintos niveles de cobertura.

Si bien ambos modelos pueden ser comparables, son a la vez distintos, en los modelos de percolación en una rejilla 2d, la interconexión posible se da entre celdas continuas, en nuestro modelo la interconexión puede ocurrir a más de una celda de distancia aún entre celda no contiguas. De cualquier modo, es factible estudiarlo en dichos términos, distintos modelos de interconexión en los procesos de percolación han revelado que el umbral

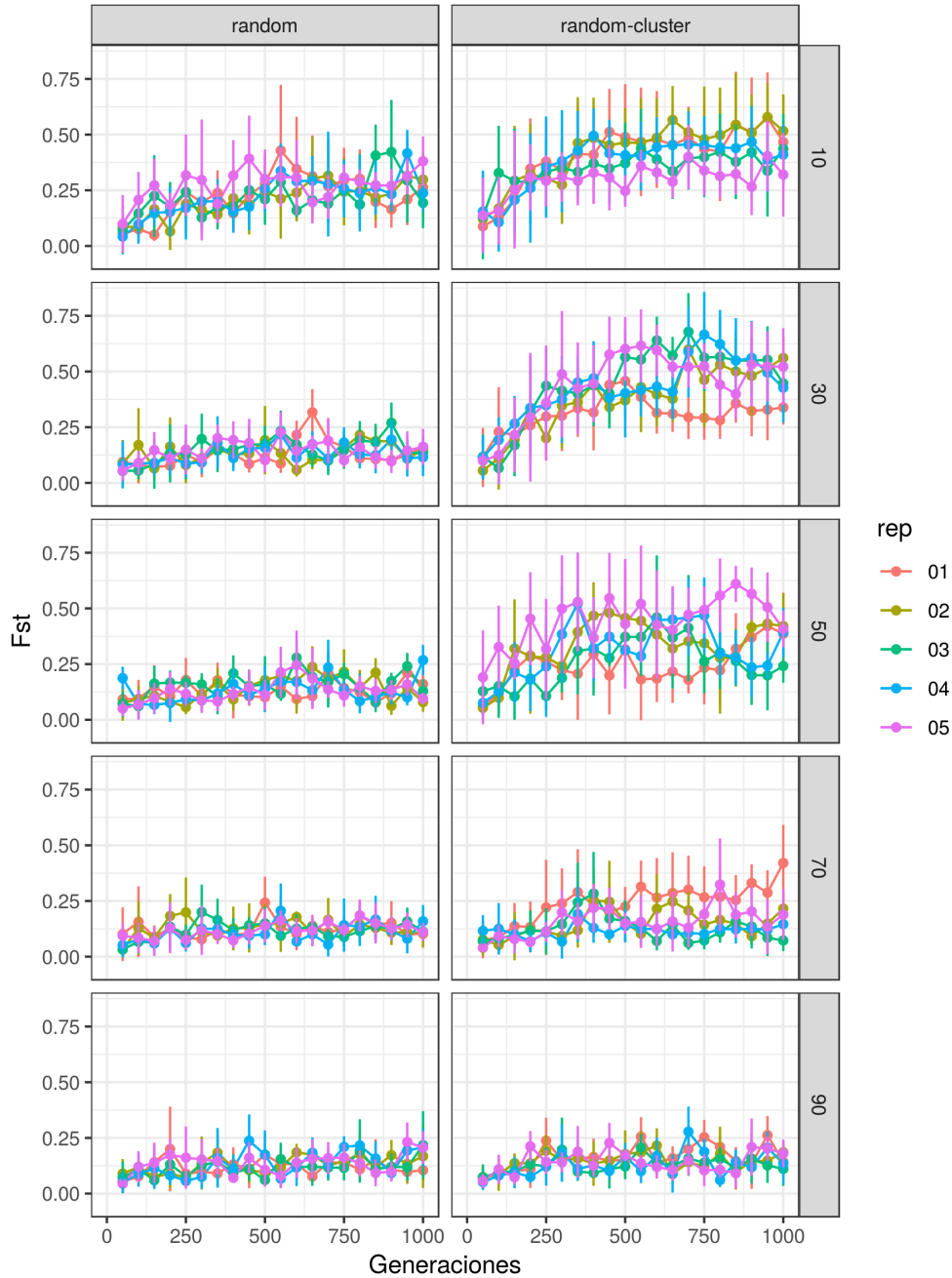


Figura 3: Gráfico de F_{st} promedio vs el numero de generaciones, para ambas arquitecturas aleatorio(random) y aleatorio-agregado(random-cluster), con porcentajes de cobertura del 10, 30, 50, 70 y 90%.

critico es también distinto. Simulaciones a nivel demográfico en ambientes fragmentados han encontrado que dicho valor critico existe, un umbral a partir del cual las poblaciones de una especie puede llegar a extinguirse aún antes de que el hábitat este totalmente fragmentado [8]. Lo cual sin duda tiene implicaciones importantes en términos de su conservación.

Probablemente necesitamos evaluar otras variables, quizá el tamaño de los cúmulos en el modelo agregado. No pensar en ello como distintas arquitecturas sino como un

continuo desde un modelo aleatorio hasta uno aleatorio-agregado, variando el tamaño del grupo de celdas contiguas. Otros parámetros que también valdría la pena evaluar son la densidad poblacional y el efecto de la distancia de dispersión.

Conclusiones y perspectivas

Es evidente la utilidad del uso de modelos basados en agentes para tratar de modelar la conducta de sistemas complejos. Sin lugar a duda en estos modelos existe la factibilidad de probar distintos escenarios y explorar el espacio de posibilidades que los distintos parámetros del modelo nos proporcionan. Sin embargo lo que realmente sería útil es simular estos sistemas con parámetros medidos en situaciones reales. Actualmente medir las tasas de migración y los tamaños poblaciones de manera directa no es factible, pero estos datos pueden inferirse a partir de estudios genéticos, por lo que es posible complementar nuestro modelo con valores cercanos a los reales.

En términos de conservación de las especies, es evidente que la fragmentación ocasionada por el hombre no es de ningún modo aleatorio, es más del tipo agregado. Consistentemente se ha propuesto el establecimiento de corredores de hábitat para mantener conectados distintas reservas o áreas de conservación. Modelos de este tipo pueden ser de gran ayuda para establecer donde y de que tamaño deben ser estos corredores. Es probable que estos corredores no necesiten ser áreas continuas, solo necesitan tener el tamaño adecuado para mantener poblaciones viables y facilitar la migración entre ellos.

Literatura Citada

- [1] Eric Bonabeau. "Agent-based modeling: Methods and techniques for simulating human systems". en. En: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99.suppl 3 (mayo de 2002), págs. 7280-7287. ISSN: 0027-8424, 1091-6490. DOI: [10.1073/pnas.082080899](https://doi.org/10.1073/pnas.082080899). URL: https://www.pnas.org/content/99/suppl_3/7280 (visitado 05-05-2019).
- [2] Mike Holcombe, Salem Adra, Mesude Bicak, Shawn Chin, Simon Coakley, Alison I. Graham, Jeffrey Green, Chris Greenough, Duncan Jackson, Mariam Kiran, Sheila MacNeil, Afsaneh Maleki-Dizaji, Phil McMinn, Mark Pogson, Robert Poole, Eva Qwarnstrom, Francis Ratnieks, Matthew D. Rolfe, Rod Smallwood, Tao Sun y David Worth. "Modelling complex biological systems using an agent-based approach". en. En: *Integr. Biol.* 4.1 (2012), págs. 53-64. ISSN: 1757-9694, 1757-9708. DOI: [10.1039/C1IB00042J](https://doi.org/10.1039/C1IB00042J). URL: <https://academic.oup.com/ib/article/4/1/53-64/5209940> (visitado 05-05-2019).
- [3] M J van Strien, R Holderegger y H J Van Heck. "Isolation-by-distance in landscapes: considerations for landscape genetics". en. En: *Heredity* 114.1 (ene. de 2015), págs. 27-37. ISSN: 0018-067X, 1365-2540. DOI: [10.1038/hdy.2014.62](https://doi.org/10.1038/hdy.2014.62). URL: <http://www.nature.com/articles/hdy201462> (visitado 05-05-2019).
- [4] J. J. Robledo-Arnuncio y F. Rousset. "Isolation by distance in a continuous population under stochastic demographic fluctuations". en. En: *Journal of Evolutionary Biology* 23.1 (ene. de 2010), págs. 53-71. ISSN: 1010061X, 14209101. DOI: [10.1111/j.1420-9101.2009.01860.x](https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01860.x). URL: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1420-9101.2009.01860.x> (visitado 05-05-2019).
- [5] Thomas R. Etherington, E. Penelope Holland y David O'Sullivan. "NLMpy: a python software package for the creation of neutral landscape models within a general numerical framework". en. En: *Methods in Ecology and Evolution* 6.2 (feb. de 2015). Ed. por Timothée Poisot, págs. 164-168. ISSN: 2041210X. DOI: [10.1111/2041-210X.12308](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12308). URL: <http://doi.wiley.com/10.1111/2041-210X.12308> (visitado 05-05-2019).
- [6] Alexander Herega. "Some Applications of the Percolation Theory: Review of the Century Beginning". En: *Journal of Materials Science and Engineering A* 5.12 (dic. de 2015). ISSN: 21616213, 21616213. DOI: [10.17265/2161-6213/2015.11-12.004](https://doi.org/10.17265/2161-6213/2015.11-12.004). URL: <http://www.davidpublisher.com/index.php/Home/Article/index?id=25647.html> (visitado 05-05-2019).
- [7] Abbas Ali Saberi. "Recent advances in percolation theory and its applications". en. En: *Physics Reports* 578 (mayo de 2015), págs. 1-32. ISSN: 03701573. DOI: [10.1016/j.physrep.2015.03.003](https://doi.org/10.1016/j.physrep.2015.03.003). URL: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0370157315002008> (visitado 05-05-2019).
- [8] G. P. Boswell, N. F. Britton y N. R. Franks. "Habitat fragmentation, percolation theory and the conservation of a keystone species". en. En: *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 265.1409 (oct. de 1998), págs. 1921-1925. ISSN: 1471-2954. DOI: [10.1098/rspb.1998.0521](https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0521). URL: <http://www.royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.1998.0521> (visitado 05-05-2019).